

# POSIBLE SIGNIFICACION DEL PORCENTAJE DE GENEROS BICONTINENTALES EN AMERICA TROPICAL

(Afinidades de la flora arbórea de regiones húmedas  
del sureste de México)

Por  
F. MIRANDA  
del Instituto de Biología

## AGRADECIMIENTO

Debo ante todo hacer constar mi reconocimiento por la ayuda de toda índole prestada para la realización de este trabajo a las siguientes personas o instituciones: al Instituto de Geografía de la Universidad Nacional de México, y en especial a su directora Sria. Rita López de Llergo; a la Fundación Rockefeller, de la ciudad de Nueva York; al Ing. Efraím Hernández X., de la Escuela Nacional de Agricultura de Chapingo, México, y al Dr. Aarón J. Sharp, de la Universidad de Tennessee.

## INTRODUCCION

La flora de las partes húmedas de la zona tropical americana es en general bastante homogénea (Good, 1953, p. 131), aunque pueden distinguirse en ella la flora de las partes bajas y la de las cordilleras, así como regiones con cierta individualidad florística, como la Antillana, la Amazónica, etc.

En el presente trabajo hemos tratado de fijar algunas de las relaciones de la flora y la vegetación de la zona húmeda del sureste de México, especialmente en su vertiente atlántica, que posee tierras bajas y altas. Para intentar dilucidar esas afinidades de un modo

comparativo, no se usaron floras completas, ya que éstas pueden incluir plantas de regiones muy diferentes ecológicamente, sino que se procuró realizar la comparación entre formaciones aproximadamente homogéneas. En consecuencia, el estudio comparativo se limitó a las selvas altas, medianas o bajas perennifolias, formaciones características de las regiones tropicales húmedas americanas, en localidades situadas a diversas latitudes. Hubiera sido difícil abarcar en la comparación la flora completa de dichas localidades, ya que en muchos casos ésta es incompletamente conocida. Por ello se compararon solamente los elementos arbóreos dominantes en las agrupaciones consideradas, y sólo a un nivel genérico, pues al nivel específico, no hubiera sido posible, como es natural, extender la comparación a regiones ya muy distantes de la mexicana.

Se incluyeron también en la comparación los elementos arbóreos de dos tipos de bosque húmedo, uno boreal (Este de Tennessee) y otro austral (región cercana a Valdivia, Chile). Con las reservas consiguientes se incluyeron, asimismo, en el estudio comparativo los géneros arbóreos, sobre todo los de afinidad tropical, de dos floras fósiles (Chalk Bluffs y Wilcox) bastante bien estudiadas de Norteamérica. Como puede comprenderse, de éstas no fue posible usar para el análisis más que los géneros que han sido identificados como iguales a géneros existentes en la actualidad.

En la zona tropical hemos distinguido las selvas de regiones bajas y las de las altas, con límite entre 1000 y 1500 m. (hacia 2000 m. en Colombia). En los lugares bajos se ha distinguido la selva de suelos bien drenados ("terra firme" en Brasil), la de lugares inundables ("várzea") y la de localidades más permanentemente inundadas ("igapó"). Se han mantenido también separadas las selvas de lugares o localidades restringidas, frente a los conjuntos que incluyen selvas de los diversos tipos indicados, aunque siempre se han considerado como entidades independientes las selvas de lugares altos y las de los bajos.

No fue posible disponer de numerosos trabajos que resultaran adecuados para el tipo de análisis que intentamos hacer, por lo que se usó solamente un número no muy extenso de localidades o regiones acerca de cuya vegetación se han publicado estudios satisfactorios para fines comparativos. (Una lista de las agrupaciones comparadas, así como de los autores de donde se tomaron los datos, se encontrará en el Apéndice II al presente trabajo.)

En los conjuntos de selvas de zonas bajas la comparación se hizo

empleando entre 100 y 200 o más géneros de los árboles de mayor difusión en las mismas. En las selvas de zonas altas los números de géneros arbóreos usados en el estudio comparativo son menores, pero comprenden, no obstante, la mayor parte de los dominantes en ellas. Como es natural, en localidades restringidas los números de géneros comparados son por lo general más bajos que lo que se ha indicado anteriormente.

En el sureste de México, las selvas de zonas altas (selvas bajas o medianas perennifolias) se hallan frecuentemente en contacto con el bosque decíduo, cuyos elementos, de afinidad boreal (*Quercus*, *Liquidambar*, *Nyssa*, etc.), pueden mezclarse a veces en la selva. Estos no se han incluido en la comparación, que en la zona tropical se ha restringido fundamentalmente a los elementos considerados como de afinidad tropical.

La distribución de los elementos comparados se ha considerado casi exclusivamente a la luz de su actual distribución, pero en las floras fósiles utilizadas se han tomado en consideración como ampliamente difundidos (bicontinentales) los géneros arbóreos de las mismas que hoy se encuentran solamente fuera del continente americano.

No se oculta al autor la subjetividad del concepto de género y lo variable de su delimitación según los grupos y los autores. No obstante, parece que puede ser tomado en general como un concepto, aunque mal definido, de afinidad entre grupos de plantas. Comúnmente se ha seguido para la delimitación de los géneros y su distribución el criterio de la gran obra taxonómica dirigida por Engler (*Die Natürliche Pflanzenfamilien*), pero también se ha usado con frecuencia para ese fin la útil obra de Record y Hess, *Timbers of the New World*.

Pueden acogerse con cierta reserva las determinaciones de restos fósiles de plantas, pero la única base que tenemos para el conocimiento de las floras del pasado son precisamente las determinaciones que de dichos restos nos ofrecen los especialistas en Paleobotánica y a ellas hemos tenido que atenernos.

Con todas las limitaciones señaladas, los resultados del análisis comparativo que se describen más adelante parecen presentar cierta coherencia que hace pensar que el método seguido en la comparación se aproxima a lo correcto, aunque los resultados obtenidos deben ser considerados solamente como aproximados.

## DESCRIPCION DE LOS RESULTADOS

Para definir la naturaleza fitogeográfica de las agrupaciones vegetales comparadas se han usado las siguientes características:

A. Porcentaje de géneros arbóreos bicontinentales, es decir, con distribución más allá del continente americano. (Una lista de esta clase de géneros ordenados según las formaciones en que se encuentran se incluye en el Apéndice I al presente trabajo.)

B. Diferencias de porcentajes entre los bicontinentales y los no bicontinentales (americanos) cuando se compara una agrupación local con el conjunto de que forma parte.

C. Porcentaje de géneros arbóreos de las diversas regiones consideradas que se encuentran también en el sureste de México.

D. Relación en las diversas agrupaciones entre el número de géneros bicontinentales encontrados en Asia y América y el número de aquéllos que se encuentran en Africa y América, así como porcentajes obtenidos dividiendo el primero y el segundo de estos grupos por el total de géneros bicontinentales.

Los resultados del estudio comparativo se presentan en forma de gráficas al final de este trabajo, antes de los apéndices. En todas ellas las localidades comparadas se han colocado en el eje horizontal según su latitud, comenzando por el norte a la izquierda. Cuando no se indica otra cosa, el eje vertical señala los porcentajes de las diversas relaciones.

GRÁFICA I. Porcentaje genérico bicontinental en árboles de diversas floras americanas.

OBSERVACIONES. El porcentaje de géneros arbóreos bicontinentales en conjuntos regionales de lugares bajos (línea entera de la Gráfica) decrece desde el límite norte de la zona tropical hacia el ecuador y vuelve a aumentar hacia el límite sur de dicha zona.

En la zona tropical alcanza su mayor valor en las regiones montañosas, aunque también en éstas parece decrecer (línea interrumpida) desde el norte (México) hacia el ecuador (Colombia).

Es casi siempre mayor en localidades restringidas que en los conjuntos donde se hallan las mismas (ver Gráfica II).

Es generalmente mayor en las localidades pantanosas o inundables que en las partes bien drenadas.

Los géneros de afinidad tropical de las dos floras fósiles nor-

teamericanas mencionadas anteriormente tienen porcentajes de bicontinentalidad más altos que las floras tropicales actuales, inclusive que las de regiones montañosas.

Para su latitud, Cuba tiene porcentaje algo bajo que parece mostrar mayores afinidades de su flora con regiones al sur (Costa Rica y Colombia). Esta clase de afinidad de la flora cubana fue ya señalada, entre otros, por el Hno. Alain (1958, pp. 86 y 93).

En los bosques de la zona templada del norte el porcentaje genérico bicontinental alcanza sus valores más elevados. En los bosques del sur de Chile dicho porcentaje es también alto, pero menos que en los de la zona templada del norte.

GRÁFICA II. Porcentajes de géneros arbóreos bicontinentales y americanos en localidades restringidas comparados con el conjunto de la región en que dichas localidades se encuentran.

OBSERVACIONES. Cuando se compara una agrupación local con el conjunto regional de que forma parte, se encuentra que la proporción de géneros iguales es siempre mayor en los bicontinentales que en los no bicontinentales.

Parece existir cierta proporcionalidad entre la diferencia de las áreas comparadas y la diferencia entre los porcentajes.

GRÁFICA III. Porcentaje total de géneros arbóreos que se encuentran en México en diversas floras extramexicanas.

OBSERVACIONES. El porcentaje total de géneros arbóreos en conjuntos de regiones bajas de la zona tropical que se encuentran también en México decrece hacia el ecuador y vuelve a aumentar hacia el límite meridional de dicha zona. Es mayor en localidades pantanosas o inundables y aún mayor en las montañosas.

Como es natural, alcanza su mayor valor en floras de países limítrofes con México, como Belice. Cuba vuelve a presentar de nuevo (ver anteriormente) mayor semejanza con Costa Rica que con México.

La flora fósil Wilcox, en sus géneros con relaciones tropicales, muestra alto porcentaje de afinidad con México, como ya fue certeramente indicado y analizado por Sharp (1951). Es notable que este porcentaje de afinidad con México sea más elevado en la flora Wilcox que en la actual flora de Cuba. Esto puede ser debido a que una parte de los elementos que componen la flora del sureste de México "puede haber venido del norte antes del Plioceno" (Sharp, 1953,

p. 379), y a que esos elementos no pudieron penetrar tan fácilmente en la zona cubana de las Antillas.

El porcentaje de afinidad con México decrece hacia los bosques de las zonas templadas desde los límites de la zona tropical, pero es mucho más bajo en los bosques del sur de Chile que en los de Norteamérica.

GRÁFICA IV. Porcentaje de géneros arbóreos bicontinentales que se encuentran en México en diversas floras extramexicanas.

OBSERVACIONES. El porcentaje de géneros bicontinentales que se encuentran en el sureste de México en las diversas agrupaciones comparadas es, salvo en la Wilcox, siempre mayor que el porcentaje total de géneros mexicanos en la agrupación correspondiente. Decrece también desde los límites de la zona tropical hacia el ecuador.

Es más bajo en localidades pantanosas e inundables de la zona ecuatorial y en cambio muy alto en las montañosas. Es relativamente bajo en bosques de la zona templada boreal y más aún en la austral.

GRÁFICA V. Porcentaje de géneros arbóreos no bicontinentales que se encuentran en México en diversas floras extramexicanas.

OBSERVACIONES. El porcentaje de géneros que se encuentran en México entre los no bicontinentales (americanos) de las agrupaciones comparadas es paralelo, pero, a excepción de la flora Wilcox, siempre menor que el porcentaje total de géneros mexicanos en las agrupaciones correspondientes.

GRÁFICA VI. Cociente *géneros pantropicales/géneros no pantropicales* en los arbóreos bicontinentales de diversas floras americanas.

OBSERVACIONES. En conjuntos de regiones bajas el número de géneros arbóreos pantropicales hacia los límites norte y sur de la zona tropical es algo más alto, pero cercano al 50% del total de géneros bicontinentales. Es menor del 50% hacia la zona ecuatorial, y mucho menor en las regiones montañosas, especialmente hacia el borde norte de la zona tropical.

GRÁFICA VII. Cociente *géneros en Asia/géneros en Africa* en los arbóreos bicontinentales de diversas floras americanas.

OBSERVACIONES. La proporción de géneros arbóreos que se encuentran en Asia en comparación con aquellos que se encuentran en Africa es cercana a la mitad del total de los bicontinentales en el límite norte de la zona tropical americana y en la flora Wilcox; decrece hacia la zona ecuatorial y aumenta de nuevo hacia los límites meridionales de la zona tropical.

Por el contrario, en las montañas el número de géneros arbóreos que se encuentran en Asia es extraordinariamente alto, yendo del doble (zona ecuatorial) a más del triple (S. E. de México) del de los africanos. También es de algo más del doble en la flora fósil (Chalk Bluffs) del oeste de Norteamérica.

GRÁFICA VIII. Porcentaje de géneros que se encuentran en Asia en los bicontinentales arbóreos de diversas agrupaciones americanas.

OBSERVACIONES. El porcentaje de géneros arbóreos que se encuentran en Asia en los bicontinentales de las diversas agrupaciones estudiadas decrece en los lugares bajos desde los límites de la zona tropical hacia el ecuador.

Por lo común es bajo en las regiones pantanosas o inundables y en cambio muy alto en las montañosas. Es alto también en las dos floras fósiles de Norteamérica comparadas, especialmente en la del oeste (Chalk Bluffs).

GRÁFICA IX. Porcentaje de géneros que se encuentran en Africa en los bicontinentales arbóreos de diversas floras americanas.

OBSERVACIONES. El porcentaje de géneros arbóreos bicontinentales que se encuentran en Africa en las agrupaciones comparadas es prácticamente inverso al porcentaje de los que se encuentran en Asia. (Compárese la presente Gráfica con la anterior.)

GRÁFICA X. Distribución latitudinal y altitudinal de la temperatura media del mes más frío (línea entera) comparada con el porcentaje genérico bicontinental en árboles (línea interrumpida) de diversas regiones americanas.

(En el eje vertical se han considerado grados centígrados y unidades de porcentaje con la misma magnitud; 24%, la cantidad más baja de porcentaje, se ha igualado a 25.2°C., la temperatura más alta de la escala, correspondiente a Belem, Pará, en el Bajo Amazonas).

OBSERVACIONES. Parece patente, según se desprende de la Gráfica, la relación inversa entre el decrecimiento de la temperatura al norte y al sur del ecuador, así como hacia las regiones altas, y el aumento del porcentaje de bicontinentalidad. La relación no presenta, como es natural, una proporcionalidad que se aproxime a una exactitud matemática.

#### DISCUSION Y CONSIDERACIONES GENERALES

En términos generales, los géneros arbóreos bicontinentales en la zona tropical americana presentan mayor difusión que los no bicontinentales (americanos). Esta conclusión se deduce de la existencia de mayor porcentaje de géneros iguales en los bicontinentales que en los no bicontinentales cuando se compara una agrupación local con el conjunto de que forma parte (Gráf. II). También deriva la misma conclusión del hecho de que la proporción de géneros que se encuentran en México en una flora extramexicana, sea siempre mayor en los bicontinentales que en los no bicontinentales (Gráfs. IV y V).

El porcentaje de géneros arbóreos bicontinentales presenta cierta uniformidad en toda la zona tropical húmeda americana, pero con aumentos significativos hacia los límites norte y sur de la misma (Gráf. I). A partir de estas latitudes, el porcentaje de bicontinentalidad aumenta rápidamente hacia las partes húmedas de las zonas templadas boreal y austral, pero con mayor rapidez en la primera.

Los porcentajes de afinidad con México muestran la misma tendencia en la zona tropical, pero decrecen a partir de los límites de la misma hacia el norte y el sur, aunque mucho más rápidamente en la zona templada austral (Gráf. III).

La vegetación arbórea tropical húmeda americana presenta, por lo tanto, a pesar de su relativa homogeneidad, una clara distribución bizonal, debida, al parecer, por lo menos en parte, a los más bajos límites altitudinales de elementos montanos o submontanos hacia los bordes norte y sur de la zona tropical, según se deduce del aumento en esas áreas de la proporción de afinidad con Asia (Gráfs. VII y VIII). Esta distribución bizonal de los porcentajes de bicontinentalidad parece ser, en cierto modo, un fenómeno semejante, y tener como causa factores análogos a los que produjeron los tipos de distribución bizonal que en grado más notable presenta cierto número

de xerofitos con áreas geográficas discontinuas, como *Atamisquea*, *Flourensia*, *Koeberlinia*, *Larrea*, *Menodora*, etc. Este tipo de distribución en xerofitos era ya conocido de antiguo, pero fue excelentemente analizado en tiempos recientes por Johnston (1946). Parece que los mismos factores que contribuyeron a originar los tipos de distribución bizonal mencionados, pudieron haber contribuido también, por lo menos en parte, a producir los tipos de distribución mal llamada bipolar, tan magistralmente estudiada por DuRoietz (1940).

La distribución bizonal del porcentaje de bicontinentalidad parece estar íntimamente relacionada con el clima, como se desprende de su paralelismo con la distribución de ciertos factores climáticos, por ejemplo, con el decrecimiento de la temperatura media del mes más frío a ambos lados del ecuador y en las regiones montañosas (Gráf. X).

El elevado porcentaje de bicontinentalidad en las zonas templadas boreal y austral, íntimamente relacionado con las conocidas afinidades circumpolares, podría interpretarse como debido a la mayor facilidad de difusión intercontinental de las floras correspondientes por regiones frescas, habiendo sido mayor o más reciente dicha facilidad en el hemisferio boreal.

El decrecimiento del porcentaje genérico bicontinental hacia la zona tropical y el ecuador parece ser consecuencia de la menor facilidad de difusión intercontinental de las floras que originaron a las hoy tropicales.

Por otro lado, el aumento de dicho porcentaje en las selvas de las regiones frescas de las montañas de la zona tropical y en las selvas de las partes bajas hacia los límites de la misma, sugiere mayores posibilidades de difusión intercontinental de sus elementos en ciertas épocas pasadas. Que la difusión intercontinental a que aludimos se realizó por zonas frescas, parece deducirse del carácter relativamente poco macrotérmico de los elementos de las selvas mencionadas. El porcentaje muy elevado de bicontinentalidad entre los elementos que hoy consideramos como de afinidad tropical de las dos floras fósiles de Norteamérica analizadas en este estudio, admite también la misma interpretación.

El predominio de elementos arbóreos bicontinentales, hoy de zonas montañosas o de lugares pantanosos o inundables, en floras fósiles norteamericanas del Eoceno, su gran difusión presente en la zona tropical y su actual distribución bizonal, por lo menos en lo que a proporción se refiere, todo ello parece indicar que esa clase de

elementos fue más preponderante en ciertas épocas pasadas. De varias floras ecuatoriales o subecuatoriales sudamericanas del Mioceno (según datos de Berry, 1938) se obtiene un porcentaje de 53% de géneros arbóreos al presente de distribución bicontinental, porcentaje que resulta bastante más elevado que el actual (24-29%) en lugares bajos de la misma zona. Para una flora, probablemente de baja montaña, del Plioceno de Bolivia (Berry, l. c.), con una curiosa mezcla de géneros arbóreos en la actualidad de lugares bajos (p. ej., *Copaifera*, *Enterolobium*, *Sweetia*, etc.) y de lugares montañosos (p. ej., *Escallonia*, *Podocarpus*, *Weinmannia*, etc.), resulta un porcentaje de bicontinentalidad de 72%, poco frecuente hoy día en las selvas tropicales americanas, aun en las de regiones montañosas (ver Gráfica I).

La única explicación probable para la distribución pasada y presente de los elementos arbóreos bicontinentales en la zona tropical americana, tal como ha sido presentada en los párrafos anteriores, es que en ciertas épocas pasadas las temperaturas en dicha zona fueron ligeramente más bajas que lo son al presente. Con temperaturas más bajas en la zona tropical los elementos actualmente de lugares bajos pantanosos o inundables y los de lugares montañosos pudieron coexistir en un mismo tipo de selva o en selvas cercanas, como de hecho parecen haber coexistido en selvas del Eoceno en Norteamérica. Parece evidente que la época de temperaturas más bajas que las actuales en la zona tropical no se refiere al Pleistoceno, como fue sugerido por Darwin (1859, pp. 377-379), sino que debe haber sido más antigua, y probablemente abarcó un largo período de tiempo. Debe haber coincidido con la distribución de temperaturas que produjo posteriormente los numerosos casos de distribución bipolar de plantas.

A propósito de esto, dice DuRietz (1940, p. 271): "Los elementos africanos bipolares y sus poblaciones conectantes de zonas montañosas tropicales sobre los fragmentos de altimesetas epirogénicas muestran que la distribución bipolar no dependió de la orogenia alpina. El encuentro de muchos géneros austral-antárticos de plantas en las tierras altas del sur de Brasil es también muy sugestivo, lo mismo que el encuentro en Mt Roraima y Mt Duida, sobre la frontera venezolano-brasileña, de *Sphagnum magellanicum*, *Weinmannia* y otras plantas y animales andinos".

La fragmentaria distribución de un género actualmente exclusivo de lugares montañosos en la zona tropical americana como

*Drimys* (véase el mapa del área geográfica de este género en América en A. C. Smith, 1943 p. 9) sólo puede ser explicada por una antigua (anterior al levantamiento de los Andes) área geográfica más continua, facilitada por temperaturas más bajas que las que ahora prevalecen en las regiones bajas de la zona tropical. La posibilidad de que elementos del bosque deciduo boreal, como *Fagus*, *Liquidambar*, etc., estuvieran ya establecidos en las partes tropicales de México por la mitad del Terciario, como diversos autores han señalado (véase para una discusión acerca de este problema Martin y Harrell, 1957, p. 471), puede ser explicada mejor por la existencia en ese período en la zona tropical de temperaturas más bajas que las actuales.

La suposición de la existencia de temperaturas más bajas en las partes altas de la zona tropical en el Terciario fue ya emitida por Enquist, como citado por DuRietz (1940, p. 261); este último autor dice: “. . . la distribución de climas sobre la tierra durante el período Terciario y tiempos más antiguos fue enteramente diferente de la actual y la de todo el período Cuaternario, con clima considerablemente más caliente en las tierras bajas de latitudes más altas y como resultado con una diferencia inevitable en la circulación del calor sobre el globo entero. La consecuencia de esto fue, de acuerdo con una teoría aparentemente bien sustentada propuesta por el prof. Enquist (Lecture in the Swedish Phytogeographical Society, May 1938), el descenso de zonas climáticas y de vegetación en las regiones ecuatoriales del globo, es decir, mayores posibilidades que las actuales para emigraciones transtropicales de floras templadas”.

Parece posible que el descenso de temperatura en la zona tropical durante el Terciario haya también dejado sentir sus efectos en partes relativamente bajas de la misma. No existen muchos datos que permitan especular acerca de la proporción en que la temperatura fue más baja en la zona tropical en esas épocas, pero en la Gráfica XI se presentan dos curvas latitudinales que parecen suministrar algunos indicios a este respecto. En la mitad superior de dicha Gráfica se incluye la curva de los porcentajes de bicontinentalidad en elementos arbóreos de las floras fósiles Chalk Bluffs, Wilcox, conjunto Colombia-Venezuela-Ecuador y río Pichileufu, Argentina (estas últimas según datos de Berry, 1938), comparada con la curva actual de dichos porcentajes que aparece en la Gráfica I; la mitad inferior de la Gráfica XI representa la curva de las posibles temperaturas medias del mes más frío en los períodos geológicos corres-

pendientes comparada con la curva actual a latitudes parecidas. La temperatura de  $11.9^{\circ}\text{C}$ . como media del mes más frío en la región donde se depositó la flora Wilcox fue ya establecida por Brooks, in Berry (1930, p. 39); las temperaturas respectivas de las floras fósiles conjunto Colombia-Venezuela-Ecuador y Pichileufu han sido deducidas por nosotros del carácter de esas floras y de sus porcentajes de bicontinentalidad.

Es necesario hacer la aclaración de que en las curvas anteriores (Gráfica XI) se han combinado dos períodos geológicos algo distintos, pues mientras la flora fósil Wilcox es de edad eocénica, las otras dos floras sudamericanas son del Mioceno, pero esa combinación parece permitida por los largos períodos de tiempo que han abarcado en esas épocas geológicas los cambios climáticos, como se deduce de la evolución de las floras en Norteamérica y Europa, durante esos períodos.

Los resultados del estudio de las floras fósiles mencionadas, como resalta de las curvas de la Gráfica XI, parecen indicar un descenso de la temperatura media del mes más frío de unos  $2^{\circ}\text{C}$ . hacia los  $32^{\circ}\text{N}$ . desde el Eoceno a los tiempos actuales; un ascenso de dicha temperatura de unos  $3^{\circ}$  a  $4^{\circ}\text{C}$ . en la zona ecuatorial desde el Mioceno al presente y un decrecimiento de la misma de unos  $6^{\circ}\text{C}$ . hacia los  $40^{\circ}\text{S}$ . a partir del Mioceno hasta ahora. Es de notar que para la zona ecuatorial el descenso de temperatura es aproximadamente el mismo presupuesto por Darwin (1859, pp. 378-379), aunque este autor, como se indicó, lo atribuyó al Pleistoceno.

Con el cambio climático, es decir, con el aumento de temperatura en la zona tropical a lo largo del Terciario, los elementos arbóreos bicontinentales deben haber perdido su predominio en la misma ante el avance de numerosos elementos más macrotérmicos, los no bicontinentales, o una parte importante de ellos, que hoy día constituyen entre el 60 y 75% de la flora arbórea de los lugares bajos. Por el contrario, con el descenso de temperatura en las zonas templadas, la expansión de los elementos de una flora más microtérmica eliminó en gran parte en Norteamérica, pero no totalmente (Sharp, 1955), a los elementos de afinidad tropical; lo mismo parece haber sucedido en Sudamérica. La suposición de que los elementos bicontinentales tuvieron en general una evolución más lenta que los no bicontinentales (americanos) puede que no sea contrapuesta a la hipótesis anterior, sino simplemente otra manera de enunciarla.

La explicación de que los elementos bicontinentales hayan podido conservar o ganar una posición más ventajosa en las localidades pantanosas o de ligero predominio en las montañosas de la zona tropical, parece encontrarse en que en estos lugares la alteración climática fue menos desfavorable para ellos.

Por lo común, en las partes bajas de la zona tropical americana buen número de los géneros arbóreos bicontinentales son pantropicales en su distribución, o a lo menos se hallan también muy difundidos en las regiones tropicales de Asia y Africa (Gráf. VI). No obstante, la proporción de géneros pantropicales disminuye algo hacia la zona ecuatorial. En cambio, dicha proporción es muy baja en las regiones montañosas. Por otro lado, en las partes bajas de la zona tropical el porcentaje de los géneros arbóreos bicontinentales que se encuentran en Asia disminuye hacia la zona ecuatorial y es más bajo en las regiones pantanosas, debido al ligero aumento de elementos africano-americanos (este grupo de elementos fue analizado con detalle por Engler, 1905). Este porcentaje, por lo contrario, es muy alto en las regiones montañosas a causa del marcado incremento en las mismas de los géneros asiático-americanos (Gráfs. VII, VIII y IX).

En consecuencia, se pueden distinguir en la zona tropical húmeda americana dos grupos florísticos con arreglo a las relaciones de distribución de sus elementos bicontinentales: uno, que podemos llamar "anfiatlántico", con ligero predominio de elementos africano-americanos, se encuentra en los lugares bajos, sobre todo en los pantanosos, y tiene actualmente su mayor desarrollo hacia la zona ecuatorial; el otro, o "anfipacífico", con acentuado predominio de elementos asiático-americanos, caracteriza a las regiones montañosas, sobre todo hacia el límite norte de la zona tropical.

No es muy clara por el momento la significación de la existencia de esos dos grupos florísticos en América tropical, pero es notable que en floras del Eoceno de Norteamérica parezcan presentarse ya semejantes relaciones, por lo menos a la luz de la actual distribución genérica. En efecto, mientras en la flora Wilcox, en el este, los géneros bicontinentales de afinidad tropical presentan poca diferencia entre los números de géneros arbóreos que se encuentran en Asia y los que se encuentran en Africa (tipo de flora tropical actual de lugares bajos), la flora de Chalk Bluffs, en el oeste, muestra marcado predominio de géneros asiático-americanos (tipo de flora actual de lugares montañosos tropicales). (Véase Gráf. VII.)

Si analizamos el grupo de 57 géneros bicontinentales del conjunto de 231 géneros arbóreos del Bajo Amazonas usados en el presente estudio comparativo, encontramos que sólo 12 géneros de esos 57 no llegan al sureste de México, a saber: *Carapa*, *Copaifera*, *Crudia*, *Macrolobium*, *Parinarium*, *Parkia*, *Pentaclethra*, *Poupartia*, *Ravenala*, *Saccoglottis*, *Symphonia* y *Thrysodium*. Todos estos géneros se encuentran también en Africa; tres de ellos (*Crudia*, *Parkia* y *Poupartia*) se extienden además a Asia, y uno (*Parinarium*) es prácticamente pantropical. De los 12 géneros mencionados, 4 (*Carapa*, *Crudia*, *Pentaclethra* y *Symphonia*) se extienden más o menos por Centroamérica y las Antillas; dos de éstos (*Carapa* y *Symphonia*) tienen, como otros géneros no bicontinentales, su límite norte de distribución continental muy cerca del sureste de México, en Belice, región que fue ya considerada por Miranda (1952-1953, 1ª P., pp. 27-29) como crítica en la distribución de elementos de la flora de las tierras bajas de Centroamérica. Los 8 géneros restantes están en la actualidad prácticamente confinados en su distribución en el Nuevo Mundo a Sudamérica.

Pudiera pensarse que lo que antecede habla en favor de la difusión de los géneros africano-americanos a través del Atlántico Central (Brasil-África), ya por emigración a larga distancia, o bien mediante puente intercontinental, o por contigüidad de los continentes (translocaciones continentales). No obstante, los siguientes hechos son indicio de la amplia distribución de este tipo de géneros en otras épocas: 1º, por lo menos dos (*Copaifera*, *Macrolobium*) de los ocho géneros indicados se encuentran entre los elementos de las floras fósiles Chalk Bluffs y Wilcox de Norteamérica; 2º, dos géneros arbóreos africano-americanos, como *Carpodiptera* y *Erblichia*, de las tierras bajas de México, que se extienden también a las Antillas o a parte de Centroamérica, faltan en la región Amazónica. Por consiguiente, la relativa abundancia actual de elementos del grupo africano-americano en Sudamérica, especialmente en la cuenca baja del Amazonas, parece ser consecuencia de la restricción de un área geográfica de distribución de los mismos en otros tiempos mucho más extensa.

Parecen desprenderse de la discusión precedente las siguientes consideraciones de índole general:

- 1) Las condiciones climáticas en la zona tropical a lo largo del Terciario y Cuaternario no fueron constantes.

2) El cambio climático a lo largo de esas épocas fue aparentemente inverso al experimentado en las zonas templadas.

3) En la zona tropical hubo también cierto cambio en las floras en relación con el cambio climático.

4) Las floras que menos cambio sufrieron en términos generales, fueron las que hoy se encuentran en lugares montañosos o en los pantanosos.

5) En el pasado, las floras arbóreas tropicales mundiales pudieron haber intercambiado parte de sus elementos por regiones relativamente frescas, tanto al norte como al sur.

6) La distribución actual de árboles en la América tropical no suministra pruebas concluyentes de una vía de difusión a través del Atlántico central; no ha sido tomada en consideración ninguna vía de difusión a través del Pacífico central.

#### SUMMARY <sup>1</sup>

(TRANSLATED BY ING. E. HERNÁNDEZ X.)

It was of interest to define the floristic and vegetative relationships of the humid zones of southeastern Mexico. In order to do this on a comparative basis, no complete floras were used. Instead, a comparison was made between the dominant arboreal genera in the evergreen rain forests, formations characteristic of the humid tropical regions. In addition, the comparison included two types of temperate forests, one from the north (Tennessee), and the other from the south (Valdivia, Chile) and also the arboreal genera with tropical affinities from two fossil floras (Chalk Bluffs, and Wilcox) well-known in North America.

The results of the comparative analysis seem to be sufficiently coherent to suggest that the method used approaches the correct one.

The following characteristics have been used to define the phytogeographical nature of the floras studied:

A. Percentage of arboreal genera with a bicontinental distribution, that is, with a distribution extending beyond the american continent.

<sup>1</sup> Este resumen en inglés fue presentado ante la Sección de Taxonomía del IX Congreso Internacional de Botánica como "comunicación oral".

B. Differences in the percentages obtained between the bicontinental and non-bicontinental genera when a local association is compared with the regional formation of which it is a part.

C. Percentage of arboreal genera from the various floras outside Mexico, which are also found in southeastern Mexico.

D. Ratio between the number of bicontinental genera found in Asia and America, and the number of those found in Africa and America; also, a study is made of the percentages obtained by dividing the first and second of these groups by the total of bicontinental genera.

The results of the comparative study are presented in the graphs.

DISCUSSION. In general, the arboreal genera with a bicontinental distribution, show a greater diffusion, within the american tropical zone, than the non-bicontinental ones (exclusively american). This conclusion is derived from the fact that when a comparison is made between a local flora and the regional flora to which they belong, it is found that a larger percentage of identical genera exists among the bicontinental group than in the non-bicontinental group (Graph II). One is led to the same conclusion by the fact that the proportion of genera found in Mexico and also in the non-mexican floras is always higher in the bicontinental group than in the non-bicontinental (Graphs. IV and V).

The percentages of bicontinental arboreal genera show certain uniformity throughout the humid tropical american zone, but with significant increase toward the northern and southern limits of said zone (Graph. I). Beyond these latitudinal limits, the percentages increases rapidly towards the humid areas of the boreal and austral temperate zones, but with a much greater increase in the northern areas.

The percentages of genera from diverse extra-mexican floras also found in the mexican region, show the same tendency in the tropical zone, but they decrease from the northern and southern limits of the tropics onward, with a much more rapid decrease in the southern temperate zone (Graph III).

As a consequence, the american tropical humid arboreal flora presents, in spite of its relative homogeneity, a clear bizonal distribution seemingly due to the lower altitudinal limits of mountainous or submountainous elements along the northern and southern bound-

aries of the tropical zone. This is deduced from the increase, in these areas, in the proportion of affinity with Asia (Graphs. VII and VIII).

The bizonal distribution of the percentages of bicontinental elements seems to be closely related to the climate. This relationship is noted in the parallel pattern between the curve of percentages and the distribution of certain climatic factors such as the decrease in the mean temperature of the coldest month north and south from the equator and also in the mountainous regions (Graph. X).

The high percentage of bicontinental genera in the boreal and austral temperate zones could be explained as due to the greater ease of intercontinental diffusion of the corresponding floras through cool regions, this facility having been greater or more recent in the northern hemisphere.

The decrease in the percentage of bicontinental genera towards the tropical zone and the equator, seems to result from the difficulty of intercontinental movement of the elements which gave rise to the present tropical floras.

The increase in the percentage of bicontinental genera in the tropical forests of the cooler regions of the mountainous areas and in the lower regions towards the limits of the tropical zone, suggests greater possibilities of intercontinental diffusion of their elements during certain periods, probably through cooler corridors. The same interpretation holds for the high percentage of bicontinental elements within the genera which we now consider as having tropical affinities in the fossil flora of North America.

The predominance of arboreal bicontinental genera, now in mountainous zones and swampy or flooded areas, in the fossil Eocene floras of North America, and their present day extensive diffusion in the tropical zone as well as their bizonal distribution, at least in reference to their proportion; all this seems to indicate that such a type of element was more preponderant during certain past epochs. From various equatorial or subequatorial South American Miocene floras one obtains (according to the data presented by Berry, 1938) 53% of bicontinental genera at present, which is higher than the corresponding figure (24-29%) for the flora today in the same zone.

With an increase in the temperature of the tropical zone, the bicontinental elements seem to have lost their predominance in this

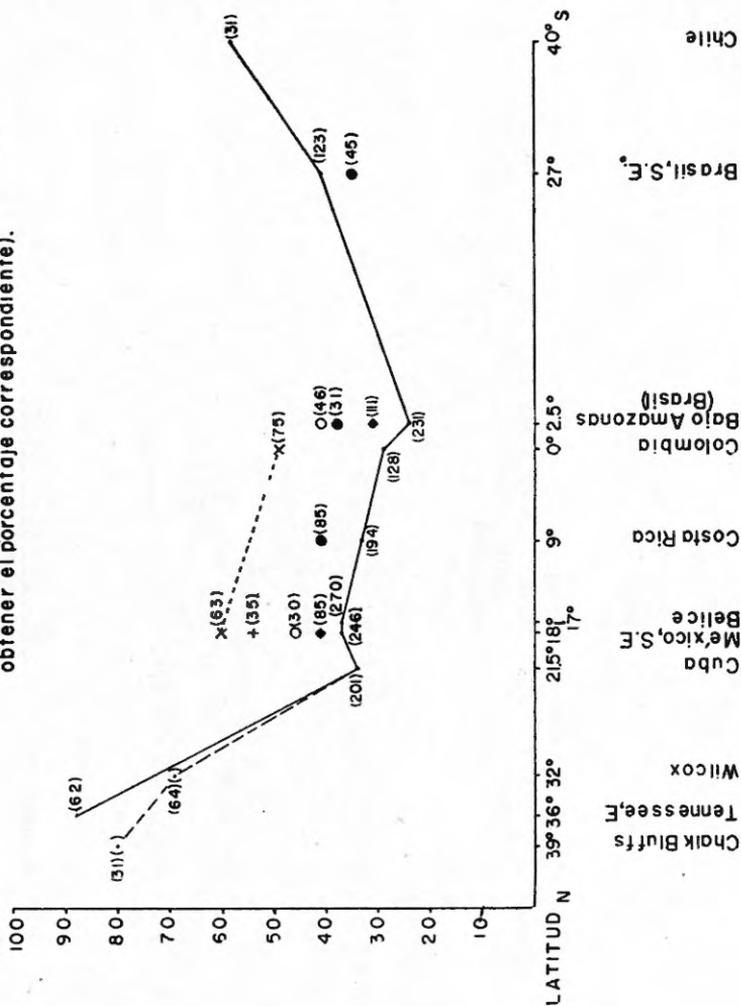
area due to the extension of numerous more macrothermic elements, the non-bicontinental or an important part of them, which today constitute between 60 and 75% of the arboreal flora of the low areas. The bicontinental elements could maintain or acquire a slightly predominant position in the swampy and mountainous areas, situations where the climatic changes were less unfavourable to them. In contrast in North America, with the descent of the temperatures, the expansion of a more microthermic flora eliminated in great part, but not completely (Sharp, 1955), the elements with tropical affinities. The idea that the evolutionary change was slower in general among the bicontinental elements than among the american ones in the tropical zone, in reality may not be opposed to the hypothesis herein expressed, it may be just another way of expressing the same thing.

Commonly, a good number of bicontinental arboreal genera of the low areas, are also pantropical, or at least they are found distributed also in the tropical zones of Asia and Africa. The percentages of those also found in Asia decrease towards the equatorial zone being lowest in the swampy areas, due to the slight increase in the african-american genera. In contrast these percentages are very high in the mountainous regions due to the marked increase in the number of the asiatic-american genera. As a consequence, it is possible to distinguish in the american humid tropical zone, two floristic groups in reference to the distributional relationships of their bicontinental elements. One, which may be designated "amphiatlantic", with slight dominance of the african-american elements, is found in the low areas, especially in the swampy, and has its greater development in the equatorial zone; the other, or "amphipacific", with a marked dominance of asiatic-american elements, characterizes the mountainous regions, specially towards the northern limits of the tropical zone. (Graphs. VIII and IX.)

The significance of the existence and distribution of these two floristic groups in tropical America is not clear for the time being, but it is worthy of note that even in the Eocene floras of North America similar relationships seem to occur, at least on the basis of the present generic distribution. (Graph. VII.)

**GRAFICA I**  
**PORCENTAJE GENERICO BICONTINENTAL EN ARBOLES DE DIVERSAS FLORAS AMERICANAS**  
 (Entre paréntesis el número de géneros usado para obtener el porcentaje correspondiente).

- Tipos de Selva o Bosque
- Conjuntos lugares bajos.
- (•) Floras fósiles.
- ◆ Lugares bien drenados.
- Lugares inundables
- Lugares pantanosos
- + Lugares inundables y costeros
- x Montañas



Chalk Bluffs  
Tennessee, F  
Wilcox

Cuba  
Mexico, S.F

Costa Rica

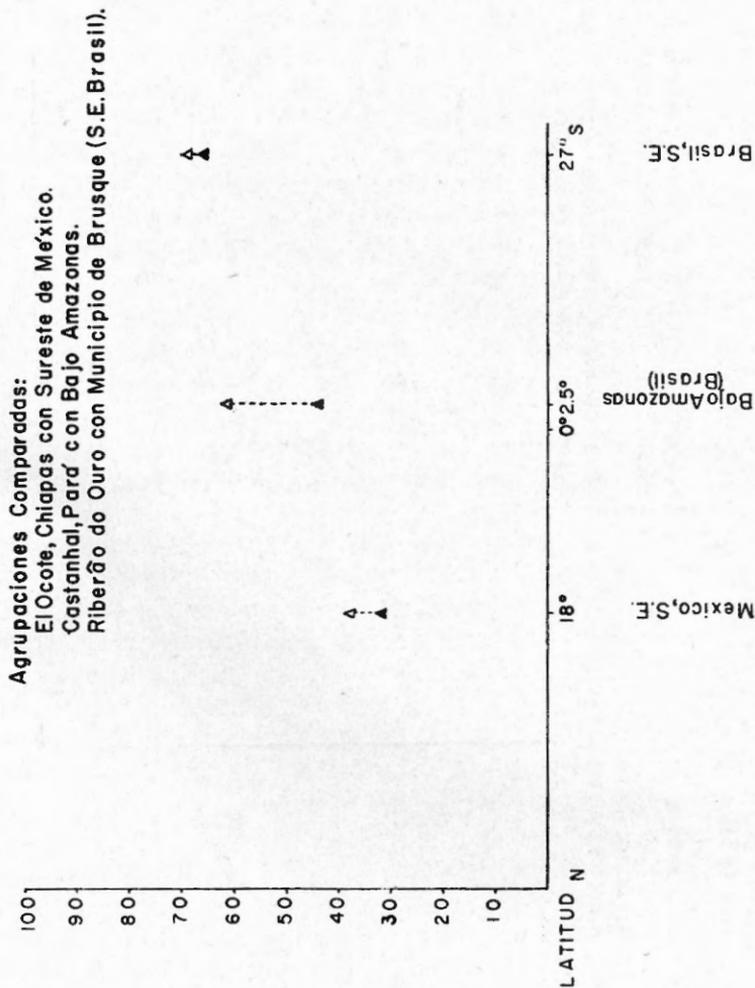
Colombia  
Bajo Amazonas  
(Brasil)

Brasil, S.E.

Chile

## GRAFICA II

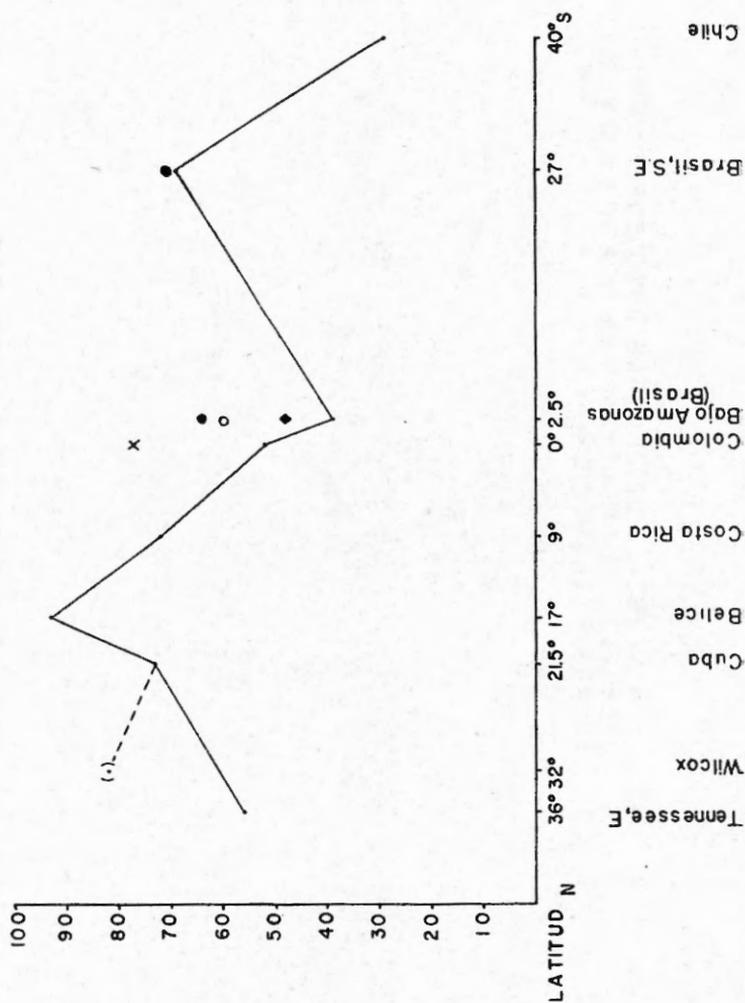
PORCENTAJE DE GENEROS ARBOREOS BICONTINENTALES ( $\Delta$ ) Y AMERICANOS ( $\blacktriangle$ ) EN LOCALIDADES RESTRINGIDAS COMPARADAS CON EL CONJUNTO DE LA REGION EN QUE DICHAS LOCALIDADES SE ENCUENTRAN.



## GRAFICA III

PORCENTAJE TOTAL DE GENEROS ARBOREOS QUE SE ENCUENTRAN EN MEXICO DE DIVERSAS FLORAS EX-TRAMEXICANAS.

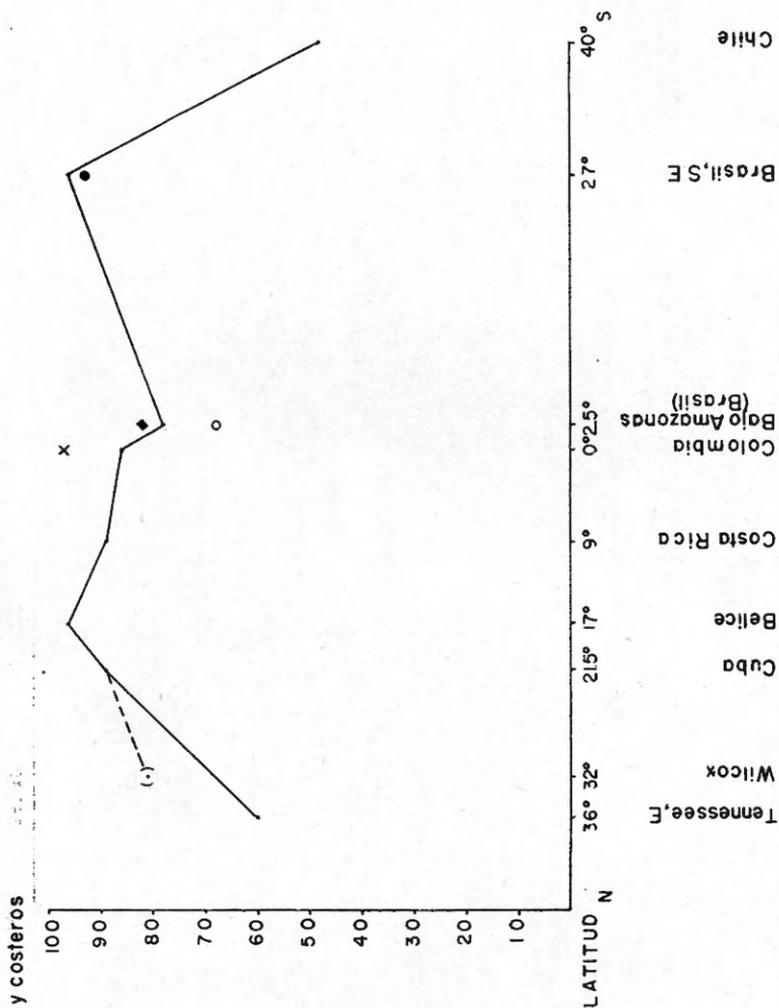
- Tipos de Selva o Bosque.  
 Conjuntos lugares bajos.  
 (·) Floras fósiles.  
 ● Lugares bien drenados.  
 ○ Lugares inundables.  
 + Lugares pantanosos.  
 x Lugares inundables y costeros.  
 Montañas



## GRAFICA IV

PORCENTAJE DE GENEROS ARBOREOS BICONTINENTALES QUE SE ENCUENTRAN EN MEXICO EN DIVERSAS FLORAS EXTRAMEXICANAS

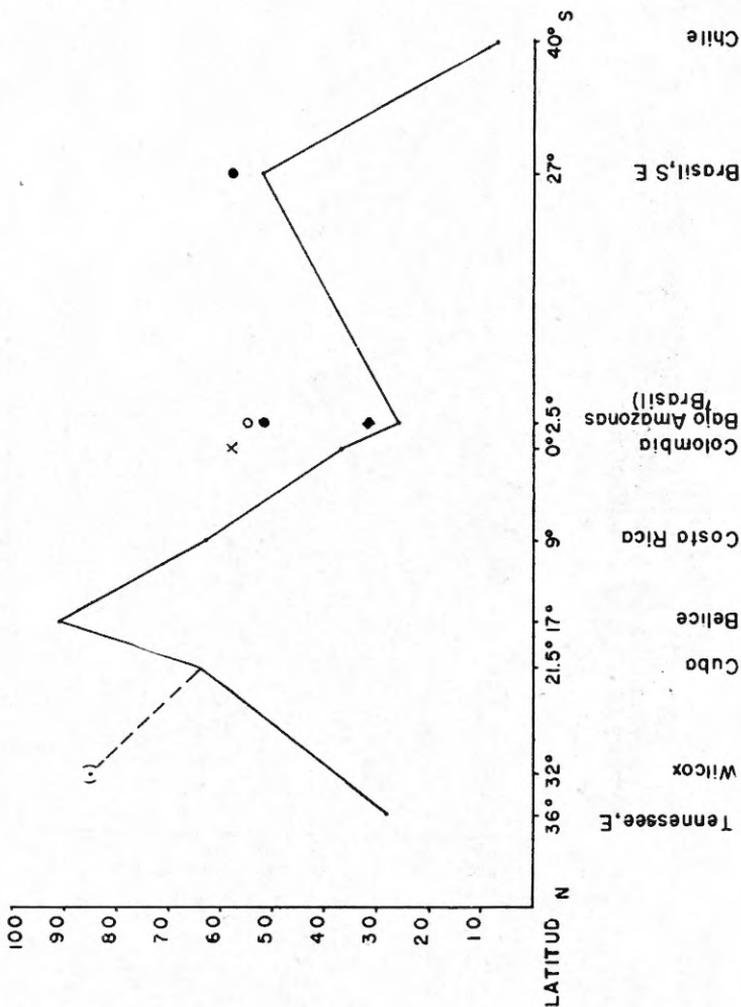
- Tipos de Selva o Bosque  
 Conjuntos lugares bajos  
 (•) Flores fósiles.  
 ◆ Lugares bien drenados  
 ● Lugares inundables  
 ○ Lugares pantanosos  
 + Lugares inundables y costeros  
 x Montañas



## GRAFICA V

PORCENTAJE DE GENEROS ARBOREOS NO BICONTINENTALES QUE SE ENCUENTRAN EN MEXICO DE DIVERSAS FLORAS EXTRAMEXICANAS.

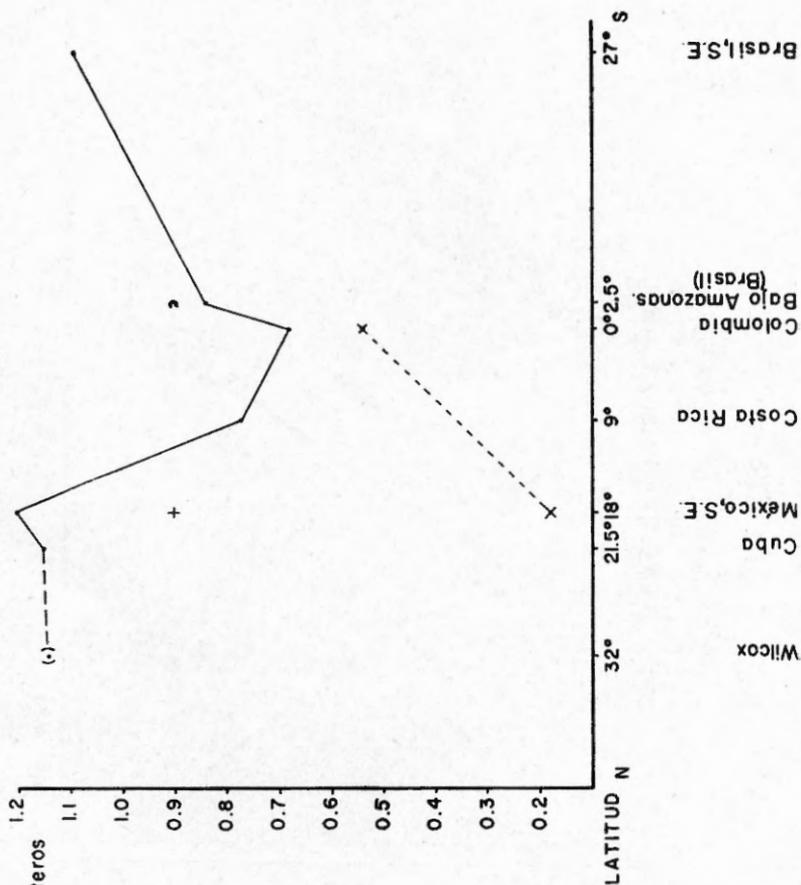
- Tipos de Selva o Bosque
- Conjuntos lugares bajos
  - (•) Floras fósiles
  - ◆ Lugares bien drenados
  - Lugares inundables.
  - Lugares pantanosos
  - + Lugares inundables y costeros.
  - x Montañas



**GRAFICA VI**  
**COCIENTE GENEROS PANTROPICALES / GENEROS NO PAN-**  
**TROPICALES EN LOS ARBORES BICONTINENTALES DE DI-**  
**VERSAS FLORAS AMERICANAS.**

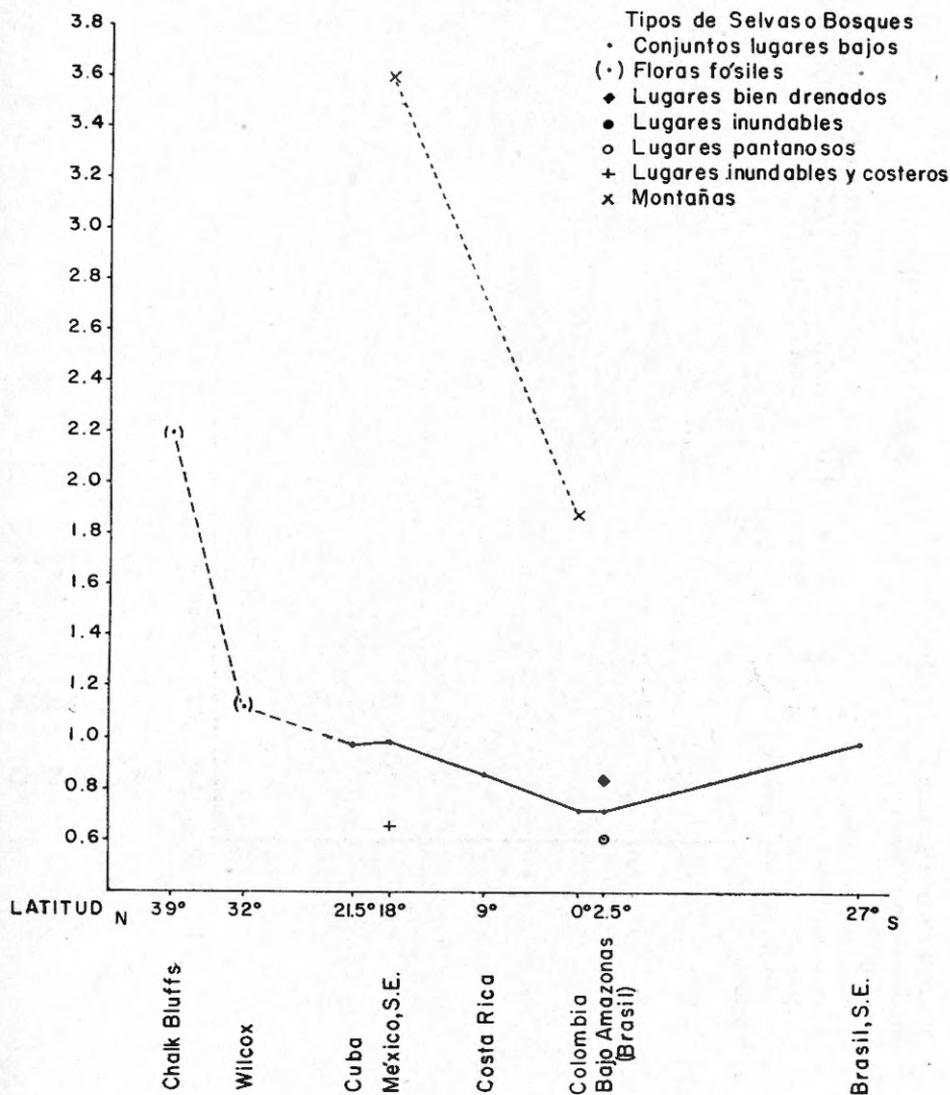
Tipos de Selvas o Bosques.

- Conjuntos lugares bajos
- (-) Flores fósiles
- ◆ Lugares bien drenados.
- Lugares inundables.
- Lugares pantanosos.
- + Lugares inundables y costeros
- x Montañas



## GRAFICA VII

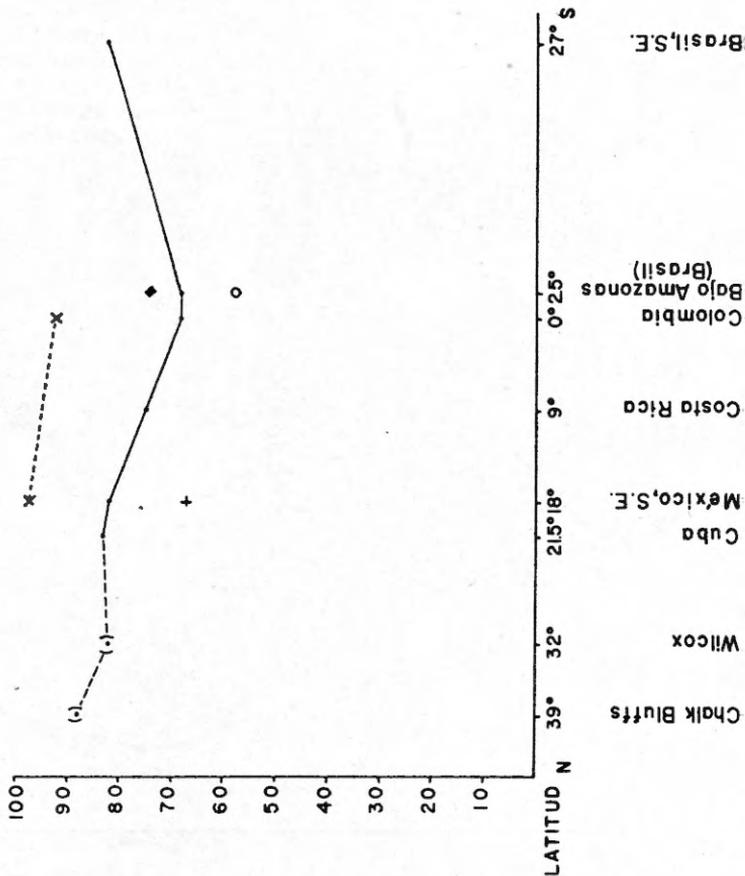
COCIENTE GENEROS EN ASIA / GENEROS EN AFRICA  
EN LOS ARBOREOS BICONTINENTALES DE DIVERSAS FLO-  
RAS AMERICANAS.



## GRAFICA VIII

PORCENTAJE DE GENEROS QUE SE ENCUENTRAN EN ASIA EN LOS BICONTINENTALES ARBOREOS DE DIVERSAS FLORAS AMERICANAS

- Tipos de Selva o Bosque
- Conjuntos lugares bajos.
  - (-) Floras fósiles.
  - ◆ Lugares bien drenados
  - Lugares inundables
  - Lugares pantanosos.
  - + Lugares inundables y costeros
  - x Montañas.



Chalk Bluffs

Wilcox

Cuba

México, S.E.

Costa Rica

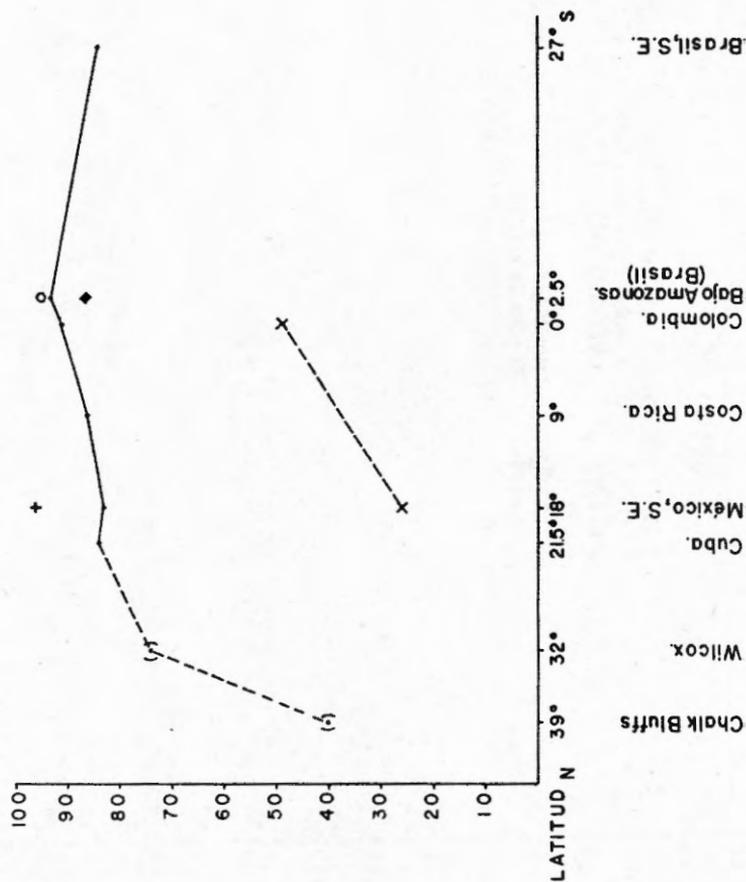
Colombia  
(Baía Amazonas  
(Brasil))

Brasil, S.E.

## GRAFICA IX

PORCENTAJE DE GENEROS QUE SE ENCUENTRAN EN AFRICA EN LOS BICONTINENTALES ARBOREOS DE DIVERSAS FLORAS AMERICANAS

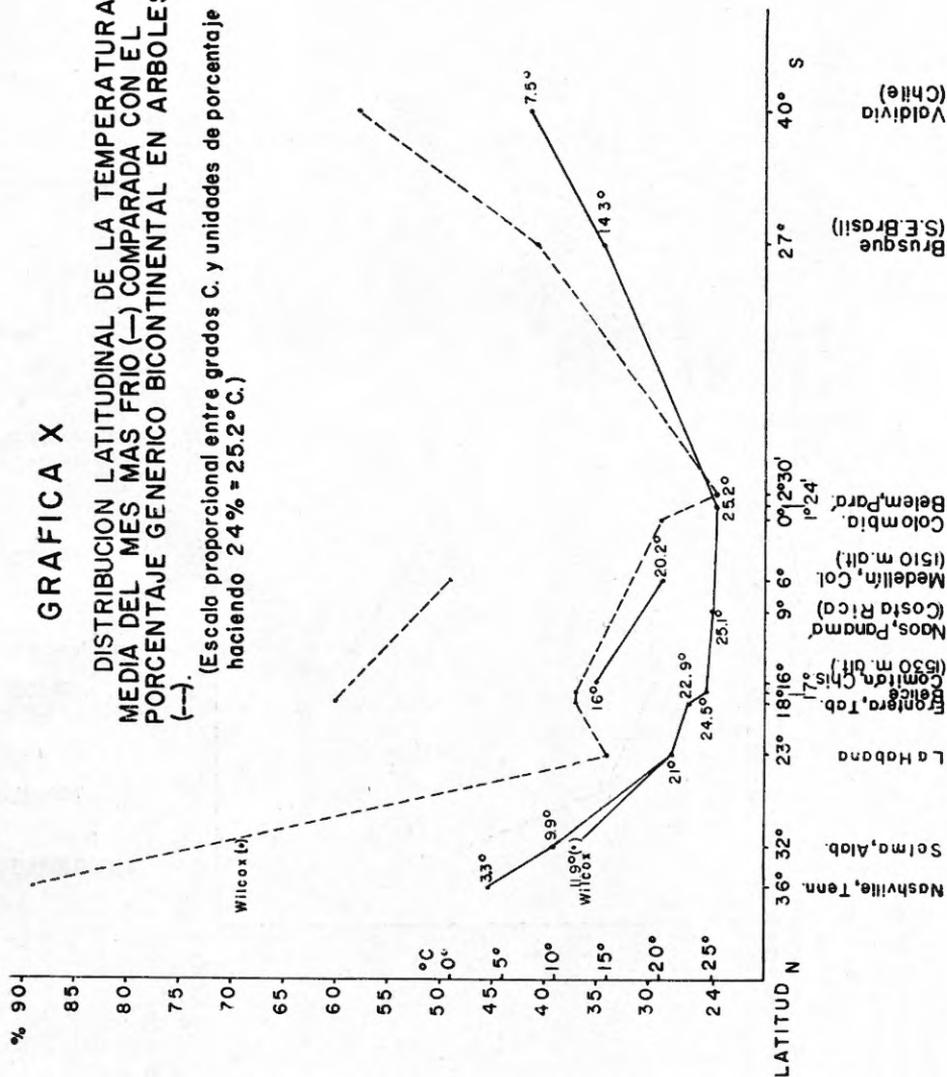
- Tipos de Selva o Bosque
- Conjuntos lugares bajos
  - (-) Floras fósiles
  - ◆ Lugares bien drenados
  - Lugares inundables
  - Lugares pantanosos
  - + Lugares inundables y costeros
  - x Montañas



## GRAFICA X

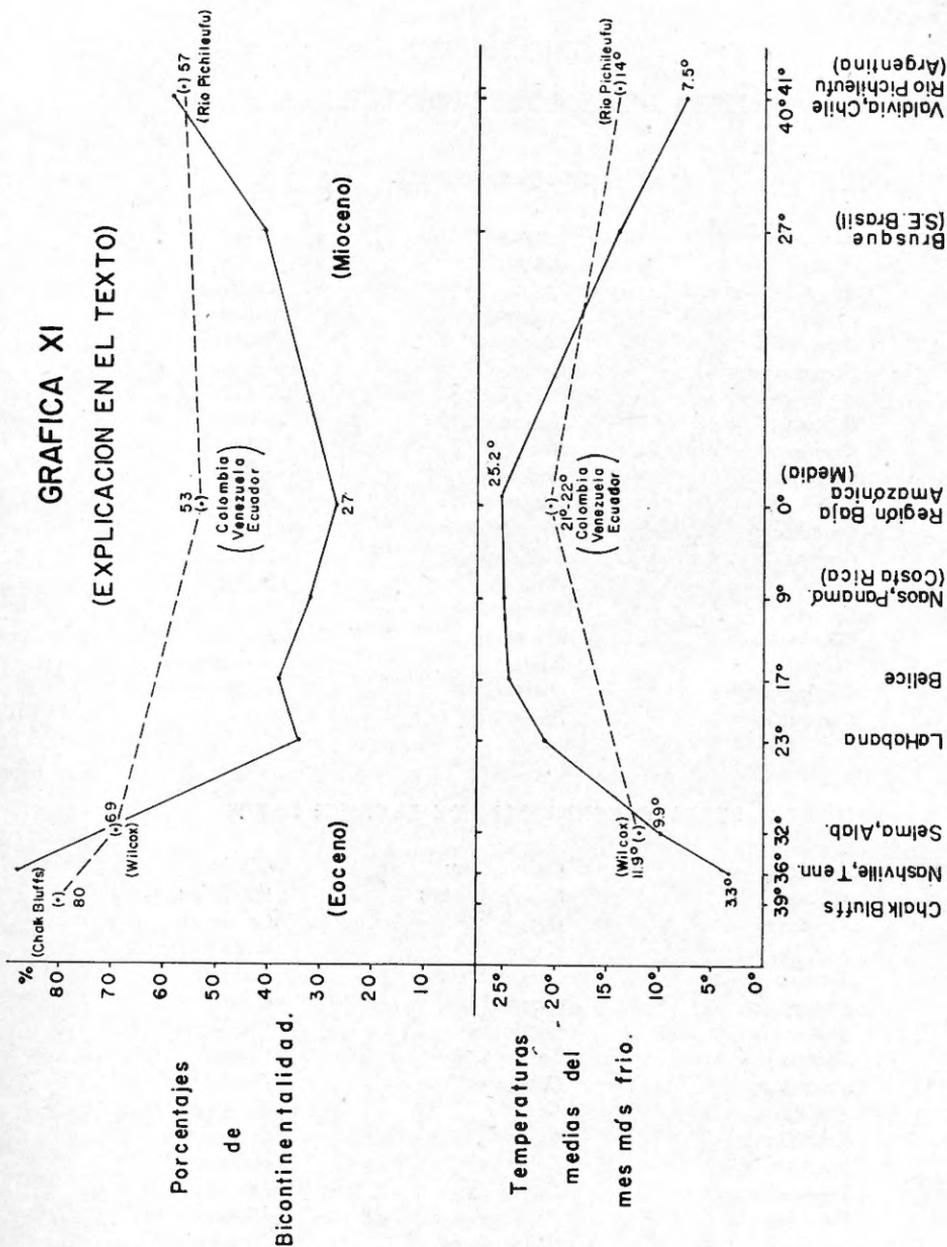
DISTRIBUCION LATITUDINAL DE LA TEMPERATURA  
 MEDIA DEL MES MAS FRIO (—) COMPARADA CON EL  
 PORCENTAJE GENERICO BICONTINENTAL EN ARBOLES

(---)  
 (Escala proporcional entre grados C. y unidades de porcentaje  
 haciendo  $24\% = 25.2^{\circ}\text{C}.$ )



GRAFICA XI

(EXPLICACION EN EL TEXTO)



## APENDICE I

## LISTA DE GENEROS BICONTINENTALES

## BOSQUE BOREAL

<i>Abies</i>	<i>Crataegus</i>	<i>Pinus</i>
<i>Acer</i>	<i>Diospyros</i>	<i>Platanus</i>
<i>Aesculus</i>	<i>Fagus</i>	<i>Populus</i>
<i>Alnus</i>	<i>Fraxinus</i>	<i>Prunus</i>
<i>Amelanchier</i>	<i>Gleditsia</i>	<i>Quercus</i>
<i>Andromeda</i>	<i>Gymnocladus</i>	<i>Rhamnus</i>
<i>Aralia</i>	<i>Halesia</i>	<i>Rhododendron</i>
<i>Benzoin</i>	<i>Hamamelis</i>	<i>Rhus</i>
<i>Betula</i>	<i>Ilex</i>	<i>Salix</i>
<i>Carpinus</i>	<i>Juglans</i>	<i>Sorbus</i>
<i>Carya</i>	<i>Juniperus</i>	<i>Stewartia</i>
<i>Castanea</i>	<i>Liquidambar</i>	<i>Thuja</i>
<i>Catalpa</i>	<i>Liriodendron</i>	<i>Tilia</i>
<i>Celtis</i>	<i>Magnolia</i>	<i>Tsuga</i>
<i>Cercis</i>	<i>Malus</i>	<i>Ulmus</i>
<i>Chionanthus</i>	<i>Morus</i>	<i>Vaccinium</i>
<i>Cladastris</i>	<i>Nyssa</i>	<i>Viburnum</i>
<i>Clethra</i>	<i>Ostrya</i>	<i>Zanthoxylum</i>
<i>Cornus</i>	<i>Picea</i>	

## SELVA PERENNIFOLIA DE LUGARES BAJOS

<i>Acacia</i>	<i>Calophyllum</i>	<i>Clusia</i>
<i>Albizzia</i>	<i>Camptosperma</i>	<i>Colubrina</i>
<i>Alchornea</i>	<i>Capparis</i>	<i>Conarus</i>
<i>Allophyllus</i>	<i>Carapa</i>	<i>Copaifera</i>
<i>Amanoa</i>	<i>Carpodiptera</i>	<i>Cordia</i>
<i>Anaxagorea</i>	<i>Casearia</i>	<i>Couepia</i>
<i>Andira</i>	<i>Cassia</i>	<i>Crataeva</i>
<i>Annona</i>	<i>Cassipourea</i>	<i>Croton</i>
<i>Antirrhoea</i>	<i>Catalpa</i>	<i>Crudia</i>
<i>Ardisia</i>	<i>Cedrela</i>	<i>Cryptocarya</i>
<i>Bauhinia</i>	<i>Ceiba</i>	<i>Cynometra</i>
<i>Beilschmiedia</i>	<i>Celtis</i>	<i>Dalbergia</i>
<i>Boehmeria</i>	<i>Cephaelis</i>	<i>Dialium</i>
<i>Bombax</i>	<i>Cephalanthus</i>	<i>Dichapetalum</i>
<i>Buxus</i>	<i>Chlorophora</i>	<i>Diospyros</i>
<i>Caesalpinia</i>	<i>Christiana</i>	<i>Dodonaea</i>
<i>Calliandra</i>	<i>Chrysophyllum</i>	<i>Dracaena</i>

<i>Ehretia</i>	<i>Ouratea</i>	<i>Savia</i>
<i>Elaeodendron</i>	<i>Parinarium</i>	<i>Schoepfia</i>
<i>Erblichia</i>	<i>Parkia</i>	<i>Sebastiania</i>
<i>Erythrina</i>	<i>Peltophorum</i>	<i>Securinega</i>
<i>Erythroxylon</i>	<i>Pentaclethra</i>	<i>Sideroxylon</i>
<i>Eugenia</i>	<i>Persea</i>	<i>Sloanea</i>
<i>Eupatorium</i>	<i>Phoebe</i>	<i>Solanum</i>
<i>Ficus</i>	<i>Photinia</i>	<i>Spondias</i>
<i>Gilibertia</i>	<i>Phyllanthus</i>	<i>Sterculia</i>
<i>Guarea</i>	<i>Phytolacca</i>	<i>Suriana</i>
<i>Guettarda</i>	<i>Piper</i>	<i>Swartzia</i>
<i>Heisteria</i>	<i>Piptadenia</i>	<i>Symphonia</i>
<i>Hernandia</i>	<i>Pisonia</i>	<i>Tabernaemontana</i>
<i>Hibiscus</i>	<i>Pithecolobium</i>	<i>Tapura</i>
<i>Hippocratea</i>	<i>Poupartia</i>	<i>Terminalia</i>
<i>Hirtella</i>	<i>Protium</i>	<i>Tetrorchidium</i>
<i>Homalium</i>	<i>Psychotria</i>	<i>Thespesia</i>
<i>Ilex</i>	<i>Pterocarpus</i>	<i>Thyrsodium</i>
<i>Iresine</i>	<i>Quassia</i>	<i>Trema</i>
<i>Ixora</i>	<i>Randia</i>	<i>Trichilia</i>
<i>Jatropha</i>	<i>Rapanea</i>	<i>Triumfetta</i>
<i>Lindackeria</i>	<i>Rauwolfia</i>	<i>Turpinia</i>
<i>Lippia</i>	<i>Ravenala</i>	<i>Urera</i>
<i>Lonchocarpus</i>	<i>Rheedia</i>	<i>Vernonia</i>
<i>Machaerium</i>	<i>Rinorea</i>	<i>Vismia</i>
<i>Macrolobium</i>	<i>Saccoglottis</i>	<i>Vitex</i>
<i>Mappia</i>	<i>Sageretia</i>	<i>Ximenia</i>
<i>Mimosa</i>	<i>Salacia</i>	<i>Xylopia</i>
<i>Myrica</i>	<i>Sapindus</i>	<i>Xylosma</i>
<i>Ocotea</i>	<i>Sapium</i>	<i>Zanthoxylum</i>
<i>Ormosia</i>	<i>Saurauia</i>	

## SELVA PERENNIFOLIA DE MONTAÑA

<i>Alnus</i>	<i>Gaultheria</i>	<i>Osmanthus</i>
<i>Berberis</i>	<i>Gilibertia</i>	<i>Perrottetia</i>
<i>Buddleia</i>	<i>Guarea</i>	<i>Persea</i>
<i>Cedrela</i>	<i>Ilex</i>	<i>Phoebe</i>
<i>Clethra</i>	<i>Juglans</i>	<i>Piper</i>
<i>Cleyera</i>	<i>Laplacea</i>	<i>Podocarpus</i>
<i>Clusia</i>	<i>Litsea</i>	<i>Prunus</i>
<i>Cordia</i>	<i>Magnolia</i>	<i>Psychotria</i>
<i>Drimys</i>	<i>Meliosma</i>	<i>Rapanea</i>
<i>Engelhardtia</i>	<i>Microtropis</i>	<i>Rhamnus</i>
<i>Ficus</i>	<i>Myrica</i>	<i>Saurauia</i>
<i>Fuchsia</i>	<i>Myrtus</i>	<i>Styrax</i>
<i>Gaiadendron</i>	<i>Ocotea</i>	<i>Symplocos</i>

<i>Talauma</i>	<i>Turpinia</i>	<i>Xylosma</i>
<i>Tournefortia</i>	<i>Vernonia</i>	<i>Weinmannia</i>
<i>Toxicodendron</i>	<i>Viburnum</i>	

## BOSQUE AUSTRAL

<i>Araucaria</i>	<i>Eucryphia</i>	<i>Nothofagus</i>
<i>Aristolotelia</i>	<i>Eugenia</i>	<i>Persea</i>
<i>Cryptocarya</i>	<i>Laurelia</i>	<i>Podocarpus</i>
<i>Dacrydium</i>	<i>Libocedrus</i>	<i>Pseudopanax</i>
<i>Drimys</i>	<i>Lomatia</i>	<i>Villaresia</i>
<i>Embothrium</i>	<i>Myrtus</i>	<i>Weinmannia</i>

## FLORA WILCOX (EOCENO)

<i>Acacia</i>	<i>Conocarpus</i>	<i>Ocotea</i>
<i>Annona</i>	<i>Copaifera</i>	<i>Ouratea</i>
<i>Aralia</i>	<i>Cordia</i>	<i>Parkinsonia</i>
<i>Ardisia</i>	<i>Cryptocarya</i>	<i>Persea</i>
<i>Artocarpus</i>	<i>Dalbergia</i>	<i>Pisonia</i>
<i>Avicennia</i>	<i>Diospyros</i>	<i>Pithecolobium</i>
<i>Banksia</i>	<i>Dodonaea</i>	<i>Psychotria</i>
<i>Caesalpinia</i>	<i>Eucommia</i>	<i>Sapindus</i>
<i>Capparis</i>	<i>Engelhardtia</i>	<i>Schefflera</i>
<i>Carapa</i>	<i>Eugenia</i>	<i>Sideroxylon</i>
<i>Cassia</i>	<i>Ficus</i>	<i>Sterculia</i>
<i>Cedrela</i>	<i>Guettarda</i>	<i>Terminalia</i>
<i>Chrysobalanus</i>	<i>Laguncularia</i>	<i>Zanthoxylum</i>
<i>Chrysophyllum</i>	<i>Meliosma</i>	<i>Zizyphus</i>
<i>Cinnamomum</i>	<i>Mimusops</i>	

## FLORA CHALK BLUFFS (EOCENO)

<i>Acalypha</i>	<i>Dalbergia</i>	<i>Malotus</i>
<i>Artocarpus</i>	<i>Diospyros</i>	<i>Meliosma</i>
<i>Canarium</i>	<i>Engelhardtia</i>	<i>Persea</i>
<i>Cedrela</i>	<i>Ficus</i>	<i>Phytocrene</i>
<i>Celastrus</i>	<i>Gordonia</i>	<i>Pongamia</i>
<i>Chrysobalanus</i>	<i>Hyperbaena</i>	<i>Strongylodon</i>
<i>Cinnamomum</i>	<i>Litsea</i>	<i>Tabernaemontana</i>
<i>Cissus</i>	<i>Macrolobium</i>	<i>Terminalia</i>
<i>Cryptocarya</i>		

## APENDICE II

## LISTA DE LOCALIDADES CUYAS FORMACIONES ARBOREAS HAN SIDO COMPARADAS

- Flora fósil Chalk Bluffs (a unos 39° N.) (MacGinitie, 1941).  
 Este de Tennessee (aproximadamente 32° N.) (Shanks and Sharp, 1947).  
 Flora fósil Wilcox (hacia 32° N.) (Berry, 1916, 1930; Brown, 1939, 1940, 1944, 1946; Sharp, 1951; LaMotte, 1952).  
 Cuba (20°-23° N.) (Roig, 1935).  
 Sureste de México (hacia 18° N.) (Lundell, 1942; Miranda, 1952-1953, y datos inéditos; Miranda and Sharp, 1950).  
 Belice (British Honduras) (hacia 17° N.) (Standley, and Record, 1936).  
 Golfo Dulce, Costa Rica (a unos 9° N.) (Allen, 1956).  
 Ríos Vaupés y Putumayo, Colombia (2° N.-3° S.) (Cuatrecasas, 1958).  
 Bajo Amazonas, Brasil (hacia 2.5° S.) (Black, Dobzhansky and Pavan, 1950; Murca Pires, Dobzhansky and Black, 1953; Duke e Black, 1954).  
 Brusque, sureste de Brasil (hacia 27° S.) (Velooso e Klein, 1957).  
 Valdivia, Chile (a unos 40° S.) (Goodspeed, 1945).

## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ALLEN, H. N. 1958. "La flora de Cuba: sus principales características. Su origen posible. *Rev. Soc. Bot. Cub.* 15: 84-96.
- ALLEN, P. H. 1956. "Rain forests of Golfo Dulce". *Univ. of Florida Press, Gainesville*, pp. I-IX, 1-416.
- BERRY, E. W. 1916. "Lower Eocene floras of Southeastern North America", *U. S. Geol. Surv. Prof. Paper* 91: 21-353.
- . 1930. "Revision of Lower Eocene Wilcox Flora". *U. S. Geol. Surv. Prof. Paper* 156: 1-196.
- . 1938. "Tertiary flora from the rio Pichileufu, Argentina". *Geol. Soc. Amer., Spec. Pap.* 12: 1-140.
- BLACK, G. A., TH. DOBZHANSKY and C. PAVAN. 1950. "Some attempts to estimate species diversity and population density of trees in Amazonian forests". *Bot. Gaz.* 111: 413-425.
- BROWN, R. W. 1939. "Fossil leaves, fruits, and seeds of *Cercidiphyllum*". *Journ. Paleont.* 13: 485-499.
- . 1940. "New species and changes of name in some american fossils". *Journ. Wash. Acad. Sci.* 30: 344-356.
- . 1944. "Temperate species in the Eocene flora of southeastern United States". *Journ. Wash. Acad. Sci.* 34: 349-351.
- . 1946. "Alterations in some fossil and living floras". *Journ. Wash. Acad. Sci.* 36: 344-355.
- CUATRECASAS, J. 1958. "Aspectos de la vegetación natural de Colombia". *Rev. Acad. Colomb. Cienc. E. F. N.* 10: 221-268.
- DARWIN, CH. 1859. "On the origin of species by means of Natural Selection".

- DUCKE, A. & G. A. BLACK. 1954. "Notas sobre a Fitogeografia da Amazonia brasileira". *Bol. Técn. Inst. Agron. do Norte. Belem.* Nº 29: 1-62.
- DURIETZ, G. E. 1940. "Problems of bipolar plant distribution". *Acta Phytogeogr. Suec.* Nº 13: 215-282.
- ENGLER, A. 1905. "Ueber floristische Verwandtschaft zwischen dem tropische Afrika und Amerika". *Sitz-Ber. d. preuss. Akad. d. Wiss.* 6: 1-52.
- GOOD, R. 1953. *The Geography of the flowering plants.* Longmans, Green and Co., London, pp. I-XIV, 1-452.
- GOODSPEED, T. H. 1945. "Notes on the vegetation and plant resources of Chile", in *Plant Sciences in Latin-America. Chron. Bot. Co., Waltham, Mass.,* pp. 145-149.
- JOHNSTON, I. M. 1940. "The floristic significance of shrubs common to North and south American Deserts". *Journ. Arn. Arbor.* 21: 356-363.
- LAMOTTE, R. S. 1952. "Catalogue of the Cenozoic plants of North America through 1950". *Mem. Geol. Soc. Amer.* 51: 1-38.
- LUNDELL, C. L. 1942. "Flora of eastern Tabasco and adjacent mexican areas". *Contr. Univ. Mich. Herb.* Nº 8: 1-38.
- MACGINITIE, H. D. 1941. "A middle Eocene flora from central Sierra Nevada". *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 534: 1-167.
- MARTIN, P. S. & B. E. HARRELL. 1957. "The Pleistocene history of temperate biotas in Mexico and eastern United States". *Ecology* 38: 468-480.
- MIRANDA, F. 1952-1953. "La vegetación de Chiapas", *Edic. Gob. Est., Tuxtla Gutiérrez, Chiapas*, 1ª Parte, pp. 1-333; 2ª Parte, pp. 1-426.
- and A. J. SHARP. 1950. "Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of Eastern Mexico". *Ecology* 31: 313-333.
- MURCA PIRES, J., TH. DOBZHANSKY and G. A. BLACK. 1953. "An estimate of the number of trees in an Amazonian forest community", *Bot. Gaz.* 114: 467-477.
- ROIG, J. T. 1935. "Catálogo de maderas cubanas". *Estación Agron. Santiago de las Vegas. Bol.* 57: 1-77.
- SHANKS, R. E., and A. J. SHARP. 1947. "Summer key to the trees of Eastern Tennessee". *Journ. Tenn. Acad. Sci.* 22: 114-133.
- SHARP, A. J. 1951. "The relation of the Eocene Wilcox flora to some modern floras". *Evolution* 5: 1-5.
- . 1953. "Notes on the flora of Mexico: world distribution of the woody dicotyledonous families and the origin of the modern vegetation". *Journ. Ecol.* 41: 374-380.
- . 1955. "Elements in the Tennessee flora with tropical relationships". *Journ. Tenn. Acad. Sci.* 30: 53-56.
- SMITH, A. C. 1943. "The american species of *Drymys*". *Journ. Arn. Arbor* 24: 1-33.
- STANDLEY, P. C. and S. J. RECORD. 1936. "The forests and flora of British Honduras". *Field Mus. Bot. Ser.* 12: 1-431.
- VELOSO, H. P. e R. M. KLEIN. 1957. "As comunidades e associacoes vegetais da mata pluvial do sul do Brasil I. As comunidades do Municipio de Brusque, Est. Santa Catarina". *Sellowia, Ano IX (Nº 8):* 81-235.