

## ANÁLISIS DE LA DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DEL COMPLEJO *PROSOPIS* (LEGUMINOSAE, MIMOSOIDEAE) EN NORTEAMÉRICA<sup>1</sup>

J. RZEDOWSKI<sup>2</sup>

Instituto de Ecología, Centro Regional del Bajío  
Apartado postal 386; 61600 Pátzcuaro, Mich. México

### RESUMEN

Se ilustra y se discute la distribución geográfica de las 10 especies norteamericanas del complejo *Prosopis*, de las que 3 pertenecen a la sección *Strombocarpa*, 6 a la sección *Algarobia* y una al género *Prosopidastrum*, grupos que, de acuerdo con el trabajo monográfico de Burkart (1976), representan 3 líneas evolutivas paralelas. Se concluye que, vistas en su totalidad, sus áreas sugieren una considerable antigüedad en términos de la permanencia del conjunto en Norteamérica árida. Por otra parte, la presencia de *P. juliflora* en Centroamérica y en la porción septentrional de Sudamérica se interpreta como indicio de una ruta migratoria transequatorial y no como punto de partida de una evolución convergente en zonas áridas a ambos lados del cinturón tropical.

### ABSTRACT

The geographic distribution of the North American species of the *Prosopis*-complex is illustrated and discussed. Out of the total of 10, 3 species belong in the section *Strombocarpa*, 6 in the section *Algarobia* and one in the genus *Prosopidastrum*, 3 taxa considered in Burkart's (1976) taxonomic treatment as parallel evolutionary lines. It is concluded that the joint picture given by the distribution areas suggests a considerable antiquity in terms of permanence of the group in arid North America. On the other hand, the presence of *P. juliflora* in Central America and in northern South America is interpreted as an indication of a transequatorial migration route and not as the point of departure of a convergent evolution in dry areas on both sides of the tropical belt.

Los mezquites y especies afines son vegetales esencialmente termo-xerófilos de considerable interés para el hombre. Estas plantas son abundantes en muchas regiones áridas de América y con frecuencia constituyen el único elemento arbóreo de la vegetación. Entre otras cosas, proporcionan combustible y material para construcción, ofrecen sombra y alimento para los humanos y para sus animales domésticos. Los mezquites eran muy importantes para muchas comunidades indígenas de este continente y las áreas de distribución de algunas especies han resultado conspicuamente extendidas, puesto que estos árboles a menudo se cultivan a cientos y aun a miles de kilómetros de distancia de las localidades de donde provienen.

Algunos mezquites se caracterizan por su comportamiento agresivo y tienden a ocupar agostaderos y a veces también tierras de cultivo, reduciendo su valor. En ciertas regiones se dependía en la actualidad mucho esfuerzo y dinero para controlar estas invasiones.

<sup>1</sup> Versión modificada del trabajo presentado en la 5a. Reunión del Grupo Internacional para el Estudio de Mimosoideae, en México, D.F., el 13 de septiembre de 1984.

<sup>2</sup> Contribución realizada con apoyo del Centro de Investigación y Desarrollo del Estado de Michoacán y del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.

El género *Prosopis* ha llamado asimismo la atención de los fitogeógrafos, en virtud de las disyunciones que presentan sus áreas. Sin embargo, la gran dificultad para definir correctamente la taxonomía del grupo y para esclarecer su filogenia durante mucho tiempo estuvo impidiendo que se llegara a entender y a interpretar a fondo su distribución geográfica. Gran parte de las especies es morfológicamente muy variable, a menudo se asemejan las unas a las otras y la introgresión genética parece ser un fenómeno común. Todo ello aunado a las modificaciones originadas por el hombre ofrece una realidad particularmente compleja.

Sólo gracias a las recientes contribuciones de Johnston (1962) y de Burkart (1976) el cuadro se viene aclarando y pueden visualizarse los principales lineamientos del arreglo sistemático de los mezquites y especies afines. Muy probablemente el último esquema clasificatorio propuesto por Burkart en 1976 todavía requerirá de ajustes y de cambios, pero sus conclusiones principales parecen estar bien fundadas y son las que se adoptan como base en este artículo.

De acuerdo con el último autor, se trata de un grupo más bien primitivo de las Mimosoideae, probablemente originado en África tropical, donde persiste todavía un representante, la menos especializada y más mesófila *Prosopis africana* (Guill. & al.) Taubert, único miembro de la sección *Anonychium*. Tres especies más se conocen del Antiguo Mundo, en conjunto formando la sección *Prosopis* y habitando las zonas áridas desde el norte de África hasta el Cáucaso y la India.

En América pueden distinguirse 4 líneas evolutivas y sus miembros muestran una preferencia evidente por los climas áridos. Por el número de sus componentes sobresalen dos secciones grandes: *Strombocarpa* (con 9 especies) y *Algarobia* (con 30 especies). Además, la sección *Monilicarpa* da cabida a una especie, mientras que el género segregado *Prosopidastrum* incluye dos.

Del total de las 42 especies conocidas de este continente, 29 existen en Argentina, principal centro de diversidad de *Prosopis*, siendo 14 de ellas endémicas. Diez especies se conocen de Norteamérica y a continuación se mostrará y se discutirá su distribución geográfica.

En la sección *Strombocarpa* existen 3 especies al norte del ecuador. Este grupo es taxonomicamente un poco menos complicado, aun cuando no carece de problemas. Por ejemplo, *P. palmeri* S. Wats. (Fig. 1), un endemismo de Baja California, no tiene los frutos típicamente torcidos de los demás miembros de la sección y quedó ubicado ahí sólo después de un análisis cuidadoso de otros caracteres. Crece principalmente en lechos de arroyos y ríos. Se le llama "palo fierro" o "palo de hierro", nombres usados en Sonora para otra leguminosa: *Olneya tesota*.

En el rincón meridional de Texas así como en áreas adyacentes de Tamaulipas (Fig. 1) puede encontrarse a *P. reptans* var. *cinerascens* (A. Gray) Burkart, una halófito subarabustiva, que se reproduce vegetativamente por medio de sus órganos subterráneos.

El miembro mejor conocido de la sección es *P. pubescens* Benth., llamado "tornillo" o "screwbean". Esta es una especie bien definida, que se distribuye desde el sur de California hasta el norte de Chihuahua y el suroeste de Texas, incluyendo pequeñas áreas en Nevada, Utah y Baja California Norte (Fig. 1). Probablemente está mejor representado en México de lo que se señala en el mapa, pero sólo existen unas cuantas colectas.

De acuerdo con Burkart (op. cit.), la sección *Algarobia* comprende 6 especies en Norteamérica, pero cabe enfatizar el hecho que mientras varios autores no reconocen para el conjunto más que una sola especie variable, otros ven hasta 14. Tres constituyen endemismos bastante estrechos: 1.- *P. articulata* S. Wats. restringe su área a lo largo del Mar de Cortés del

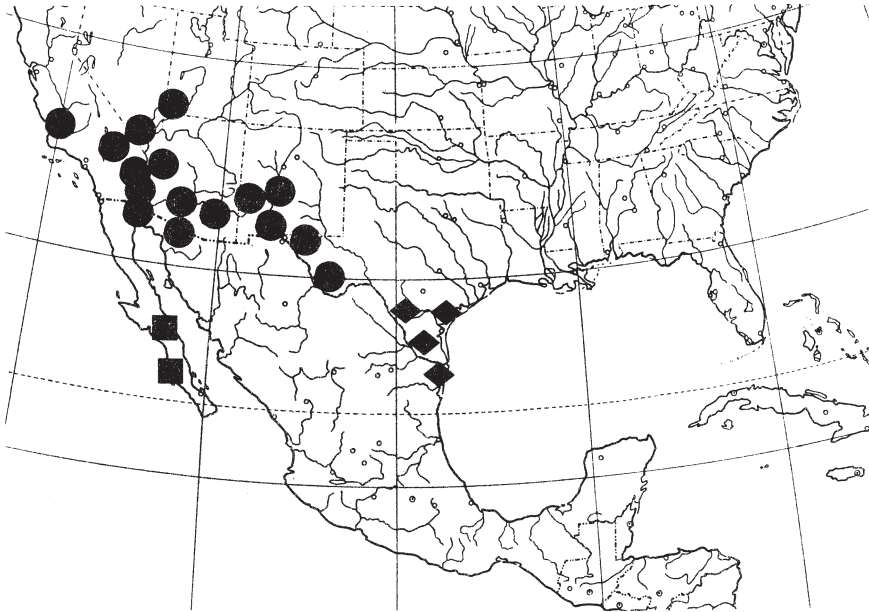


Fig. 1. Distribución geográfica conocida de *Prosopis palmeri* (cuadrados), *P. reptans* var. *cinerascens* (rombos) y *P. pubescens* (círculos).

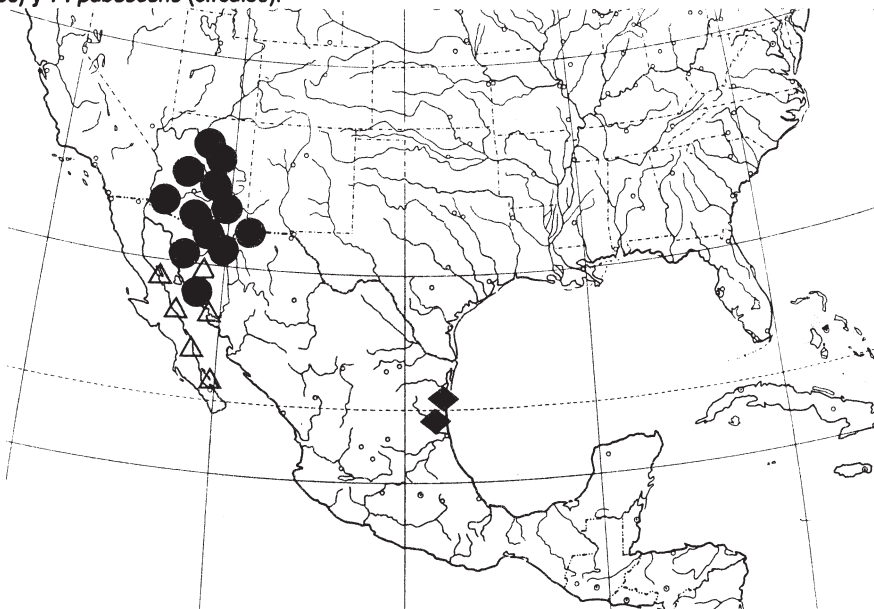


Fig. 2. Distribución geográfica conocida de *Prosopis articulata* (triángulos), *P. tamaulipana* (rombos) y *P. velutina* (círculos).

lado de Baja California Sur y también en los alrededores de Guaymas, Sonora (Fig. 2). Este es el "mezquite amargo", caracterizado por su sabor y la forma de sus frutos, pero al parecer no queda inmune a la hibridación con las simpátricas *P. glandulosa* y *P. velutina*. 2.- *P. tamaulipana* Burkart está limitada a las partes más secas de la región de la Huasteca, en los límites de Tamaulipas, San Luis Potosí y Veracruz (Fig. 2), donde coexiste con *P. laevigata* y quizá no sea sino una variante de esta última. 3.- *P. velutina* S. Wats. ("velvet mesquite") se distribuye principalmente en el centro y sur de Arizona, extendiéndose hasta Sonora y el extremo sudoccidental de Nuevo México (Fig. 2). Aunque las poblaciones más típicas de esta especie se diferencian satisfactoriamente, hacia los bordes de su área muestra influencia genética de la coexistente *P. glandulosa*.

En gran contraste, *P. juliflora* (Sw.) DC. presenta un área vasta, aunque mayormente ajustada a ambientes costeros. Se extiende del lado del Pacífico desde el centro de Sinaloa hasta Panamá; razas o variedades ligeramente diferentes aparecen del lado del Mar Caribe en Colombia, Venezuela y en las Antillas (Fig. 3) y luego en forma más aislada en Ecuador y en Perú. Se sospecha que las poblaciones antillanas pueden haberse originado a partir de plantas introducidas, pero esto no parece ser el caso de las que habitan la parte septentrional de Sudamérica, donde el mezquite o "algarrobo" es nativo. Esta especie es de las menos xerófilas del género, pues prospera en algunos lugares donde la precipitación media anual alcanza 1500 mm, pero en tales áreas parece estar restringida a suelos arenosos del litoral.

*P. laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.C. Johnst. es el mezquite típico del centro y del sur de México (Fig. 3). En cuanto a su morfología no se trata de una entidad uniforme y lo mismo es válido para sus afinidades ecológicas. En un extremo se hallan plantas de tierra caliente, creciendo en climas semi-húmedos, mientras que otras poblaciones prosperan en altitudes próximas a 2500 m y hacia el norte la planta forma parte de matorrales xerófilos, donde la precipitación apenas llega a 300 mm anuales en promedio. En las zonas en que su área de distribución hace contacto con la de *P. glandulosa*, por lo general se observa una franja de coexistencia de ambas especies, en la cual la mayoría de los árboles muestra caracteres intermedios.

*P. glandulosa* Torr. ("honey mesquite") prevalece en el norte de México y en el suroeste de los Estados Unidos de América (Fig. 4). Es usual reconocer dos variedades, bastante bien diferenciadas en la mayor parte de sus respectivas áreas, con una ancha faja de contacto, donde prevalecen individuos híbridos. La variedad típica es característica de Texas, este de Coahuila, Nuevo León y norte de Tamaulipas, pero con registros desde California hasta Kansas y Louisiana. *P. glandulosa* var. *torreyana* (Benson) M.C. Johnst. concentra, en cambio, su distribución hacia el oeste, en particular en California, Baja California, Nuevo México y Chihuahua, extendiéndose hasta Nevada, Utah, Sinaloa, San Luis Potosí y Texas. Este es el mezquite más agresivo y el más intensamente combatido.

Finalmente, *Prosopidastrum*, una entidad recientemente separada por Burkart a nivel genérico, incluye en Norteamérica una sola especie restringida a Baja California, a mencionar *P. mexicanum* (Dressler) Burkart (Fig. 9).

Las áreas ilustradas en los mapas sugieren una considerable antigüedad del grupo en términos de su permanencia en Norteamérica árida y es de singular significado el hecho de que los endemismos estrechos son de esta afinidad ecológica. Tal circunstancia es particularmente notable en la sección *Strombocarpa* y en el género *Prosopidastrum*, pues en ambos casos las especies parecen ser paleoendémicas.

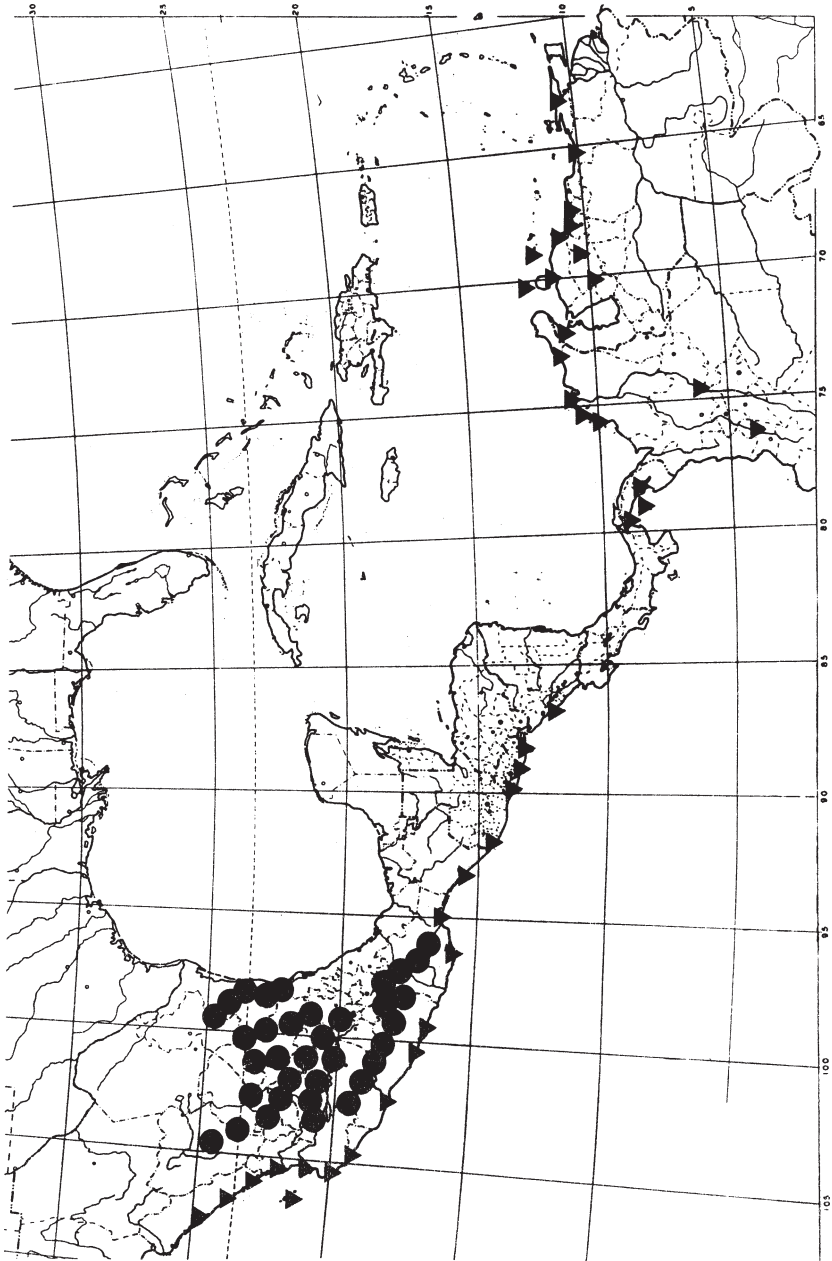


Fig. 3. Distribución geográfica conocida de *Prosopis laevigata* (círculos) y de *P. juliflora* al norte del ecuador (triángulos). No se incluyen localidades en que se sospecha o se sabe que la especie es introducida.



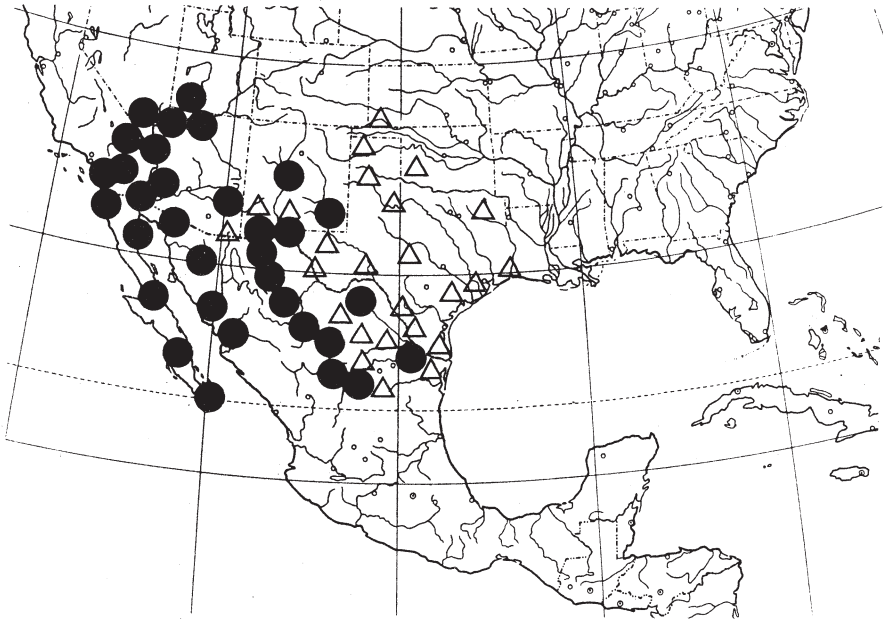


Fig. 4. Distribución geográfica conocida de *Prosopis glandulosa* var. *glandulosa* (triángulos) y *P. glandulosa* var. *torreyana* (círculos). No se incluyen localidades en que se sospecha o se sabe que la especie es introducida.

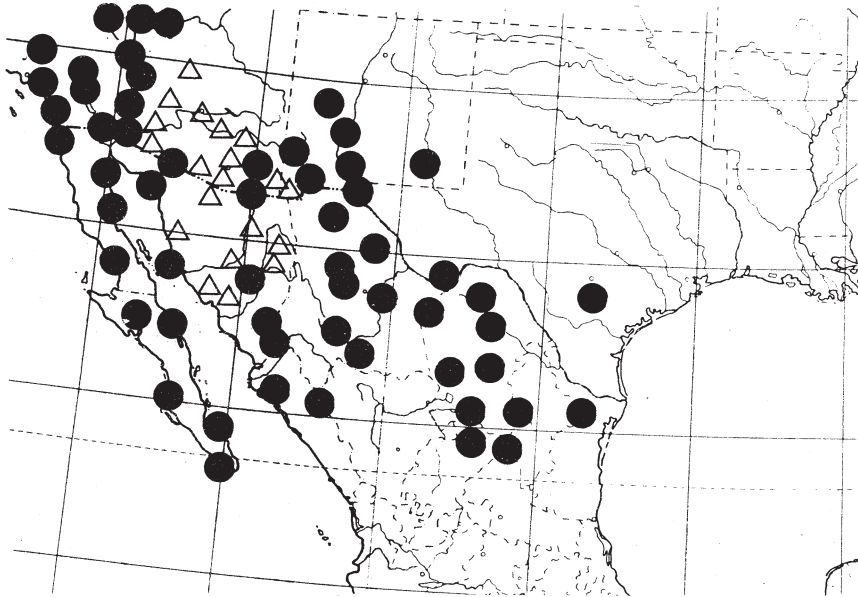


Fig. 5. Distribución geográfica conocida de *Prosopis velutina* (triángulos) y *P. glandulosa* var. *torreyana* (círculos).

En cuanto a la sección *Algarobia*, varias especies aparentan estar evolutivamente activas, pero la imagen está oscurecida por la intensa interferencia del hombre, quien no solamente modificó la distribución original (sobre todo en los casos de *P. glandulosa*, *P. juliflora* y *P. laevigata*), sino probablemente propició también la intensa introgresión recíproca. No obstante, algunos hechos interesantes pueden percibirse. Así, por ejemplo, la ubicación geográfica de *P. velutina* es muy notable, pues divide en dos el área de *P. glandulosa* var. *torreyana* (Fig. 5). De acuerdo con la hipótesis de Johnston (op. cit.), el origen de *P. velutina* debe ser más bien reciente y se relaciona con la orogenia del Terciario tardío, que afectó profundamente la región y permitió que *P. velutina* desplazara a *P. glandulosa* var. *torreyana* de una parte de su área primitiva.

*P. articulata* no solamente es un estrecho endemismo, sino señala una curiosa disyunción: en ambos lados del Golfo de California. Distribución similar es propia de un conjunto de especies de la zona árida sonorensis (*Acacia californica*, *Bursera laxiflora*, *Cercidium sonora* y otras) y sus orígenes pueden atribuirse a la dispersión a larga distancia o a la reducción de áreas originalmente continuas que se extendían hasta la desembocadura del Río Colorado. Es más probable, sin embargo, que estas especies existían ahí desde antes de la separación de la Península del resto del continente, evento que ocurrió en el Mioceno Medio, como lo demuestran Karig y Jansky (1972).

El área de *P. laevigata* (Fig. 3) se compone, al menos, de tres segmentos (Altiplanicie, Depresión del Balsas y Planicie Costera Nororiental), separados entre sí por cadenas montañosas más húmedas, que no son fácilmente "permeables" para los mezquites. Este hecho unido a las diferencias morfológicas entre las tres poblaciones, indica también la antigüedad de la especie, que debe remontarse a épocas en que las montañas no obstaculizaran su dispersión, aunque es factible asimismo que la población de la Planicie Costera se comunicaba anteriormente con la de la Altiplanicie vía Nuevo León y Coahuila, pero más tarde *P. laevigata* fue desplazada de ahí por *P. glandulosa*.

La distribución de *P. juliflora* es discontinua igualmente, puesto que "salta" del lado del Pacífico de Centroamérica a la costa del Caribe y luego a algunos valles interiores de Colombia y de Perú así como al litoral ecuatoriano y a las Islas Galápagos (Fig. 6). Es probable que el establecimiento del istmo centroamericano, que tuvo lugar en el Plioceno afectó substancialmente el área de esta especie.

Todas estas disyunciones, sin embargo, no parecen muy espectaculares a la luz de las discontinuidades de *Prosopis* con respecto a regiones situadas considerablemente más al sur del ecuador (Figs. 6, 7, 8, 9). Aquí cabe recordar que la distribución bicéntrica que atañe zonas áridas a ambos lados del ecuador en América no es privativa de los mezquites, sino que incluye muchos otros géneros y especies. Existe ya copiosa literatura acerca del posible origen de estas áreas tan ampliamente separadas, sin que se haya llegado a probar la efectividad generalizada de ninguna de las hipótesis propuestas. Las tres principales teorías son: a) la existencia de una mayor continuidad de regiones de clima árido en épocas pasadas, b) la dispersión a larga distancia, c) la evolución convergente a partir de antecesores propios de clima más húmedo.

Es interesante constatar que el género *Prosopis* más de una vez (v. gr. Axelrod, 1948; Solbrig, 1972) ha sido escogido para ejemplificar el último de los tres mencionados mecanismos, basándose sobre todo en la presencia de *P. juliflora* en áreas próximas al ecuador.

A este respecto es pertinente observar que el análisis de flavonoides, realizado por Garman (1973), indica que la evolución convergente puede haber jugado cierto papel en la gran similitud morfológica entre *P. flexuosa* DC. y *P. chilensis* (Molina) Stuntz, de Sudamérica, por

un lado, y *P. glandulosa*, *P. laevigata* y *P. velutina*, de Norteamérica, por el otro (Fig. 7), todas estas especies pertenecientes a la sección *Algarobia*, pero sin que exista mayor prueba de que *P. juliflora* haya sido el progenitor común de ambos conjuntos.

La dificultad principal, sin embargo, reside en el hecho de que la disyunción transecuatorial no se limita a los miembros de *Algarobia*, sino es aún más conspicua en *Strombocarpa* y en *Prosopidastrum* que, según Burkart (op. cit.), constituyen linajes filogenéticos paralelos a esta última. Así, en la sección *Strombocarpa*, además de los 3 representantes norteamericanos existen 7 especies en Sudamérica y *P. reptans* var. *cinerascens* tal vez ni siquiera sea diferente a nivel de variedad de *P. reptans* Benth var. *reptans*, conocida de Perú y de Argentina (Fig. 8). La gran afinidad de estas dos entidades queda corroborada también por la similitud de sus espectros de flavonoides (Carman, op. cit.).

En el género *Prosopidastrum* las únicas dos especies conocidas están separadas por una distancia de 8,000 km, pues *P. mexicanum* se encuentra restringido a un segmento de Baja California, mientras que *P. globosum* (Hook. & Arn.) Burkart se extiende del norte de Argentina a la Patagonia (Fig. 9).

En consecuencia, aun cuando no es imposible el origen del complejo *Prosopis* en América a partir de un antecesor local propio de climas húmedos, no es probable que este último haya generado directamente un desarrollo convergente en regiones áridas a ambos lados del trópico. En opinión del que escribe, la situación actual refleja un periodo largo de evolución de un grupo esencialmente xerófilo. No obstante el vigor y las tendencias invasoras de algunas de sus especies, considerándolo en conjunto, al menos en Norteamérica se revela una situación relictual. El registro fósil del género del Eoceno-Oligoceno de Colorado (MacGinitie, 1953) también es indicativo en la misma dirección.

Es más, no cabe desechar del todo la posibilidad de que, a pesar de su origen gondwaniano y de la actual concentración de la diversidad de *Prosopis* en Argentina, estas plantas hayan llegado a fines del Cretácico o en el Eoceno a Norteamérica por la ruta de Laurasia meridional y posteriormente migraron hacia el sur.

Historia semejante parece haber tenido el género *Bursera* (Burseraceae), también de muy probable derivación africana, pero en la actualidad de distribución neotropical. En contraste con *Prosopis*, *Bursera* tiene su principal centro de especiación en México, con focos secundarios en las Antillas y en el norte de Sudamérica. Otra diferencia fundamental parece residir en la circunstancia de que mientras la estrategia adaptativa de *Prosopis* se liga primordialmente con el ambiente de los matorrales xerófilos y sólo de manera colateral con otros tipos de vegetación, el "objetivo" primario de *Bursera* son los bosques tropicales caducifolios y nada más en forma marginal los matorrales y otras comunidades.

Por último, no hay que perder de vista el hecho que la distribución geográfica actual de *Prosopis juliflora* (Fig. 6) parece sugerir una vía migratoria que puede haber usado más de un linaje de xerófitas a través de los trópicos en épocas en que climas no tan húmedos como el actual dominaban esa región.





Fig. 6. Esquema generalizado de la distribución geográfica global de *Prosopis* en América. La faja latitudinal delimitada por el segmento "a" corresponde exclusivamente a la presencia de *P. juliflora*, cuya área se extiende también a las islas Galápagos. Las estrellas señalan localidades fósiles.



Fig. 7. Esquema generalizado de la distribución conjunta de *Prosopis glandulosa*, *P. laevigata* y *P. velutina* en Norteamérica, y de *P. flexuosa* y *P. chilensis* en Sudamérica.



Fig. 8. Distribución geográfica conocida de *Prosopis reptans* var. *reptans* (círculos) y *P. reptans* var. *cinerascens* (rombos).



Fig. 9. Distribución geográfica conocida de *Prosopidastrum mexicanum* (rombos) y *P. globosum* (círculos).

LITERATURA CITADA

- Axelrod, D.I. 1948. Climate and evolution in western North America during Middle Pliocene time. *Evolution* 2: 127-144.
- Burkart, A. 1976. A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae subfam. Mimosoideae). *Journ. Arnold Arbor.* 57: 217-249; 450-485.
- Carman, N.J. 1973. Systematic and ecological investigations in the genus *Prosopis* (Mimosaceae) emphasizing the natural products chemistry. Thesis. University of Texas. Austin, Texas. 220 pp.
- Johnston, M.C. 1962. The North American mesquites, *Prosopis* sect. *Algarobia* (Leguminosae). *Brittonia* 14: 72-90.
- Karig, D.E. & W. Jensky. 1972. The proto-Gulf of California. *Earth and Planet. Sci. Letters* 17: 169-174.
- MacGinitie, H.D. 1953. Fossil plants of Florissant beds, Colorado. *Carn. Inst. Wash. Publ.* 599. 188 pp.
- Solbrig, O.T. 1972. The floristic disjunctions between the "Monte" in Argentina and the "Sonoran desert" in Mexico and the United States. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 59: 218-223.