

Mario Sousa CCE-12

ML

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

DIVERSIDAD DE ESPECIES EN LAS SELVAS ALTAS DE
LA PLANICIE COSTERA DEL GOLFO DE MEXICO.

T E S I S P R O F E S I O N A L

VICTOR MANUEL TOLEDO MANZUR

MEXICO D.F.

1969

A M I S P A D R E S

A M I S M A E S T R O S

A M I S A M I G O S

A G R A D E C I M I E N T O S

A la M. en C. Helia Bravo y al Biól. Javier Valdés, directora y secretario del Jardín Botánico del Instituto de Biología, - de la U.N.A.M.; institución que moral y materialmente hizo posible este trabajo.

A los miembros de la Comisión de Estudios sobre la Ecología - de Dioscoreas (I.N.I.F.), especialmente a su director técnico, Biól. Javier Chavelas P.

Al Dr. Alfredo Barrera, Biól. Guillermina Yankelevich, Ing. - Enriqueta García y Biól. Francisco González Medrano por sus oportunas sugerencias y lecturas del texto.

Al Dr. Arturo Gómez Pompa por haber hecho realidad numerosas posibilidades, por sus continuos y valiosos consejos, así como por sus repetidas lecturas del texto.

Al Sr. Refugio Cedillo T. por su desinteresada colaboración - en los trabajos de campo.

Y en forma muy especial al Biól. Mario Sousa Sánchez, director de la presente tesis, por todas sus amabilidades expresadas en el trato cotidiano y por sus innumerables sugerencias mantenidas a lo largo de todo el trabajo.

DIVERSIDAD DE ESPECIES EN LAS SELVAS ALTAS
DE LA PLANICIE COSTERA DEL GOLFO DE MEXICO

CONTENIDO

PRIMERA PARTE

- I.1-Introducción
- I.2-La diversidad de especies
 - a)Concepto de diversidad
 - b)Tipos principales de diversidad y su discusión
- I.3-Indices de diversidad

SEGUNDA PARTE

- II.1-La selva tropical húmeda
- II.2-La diversidad vegetal
- II.3-Diversidad y latitud
- II.4-Métodos de muestreo
- II.5-Resultados

TERCERA PARTE

- III.1-Factores actuales
 - a)Temperatura
 - b)Precipitación
 - c)Ciclones
 - d)Suelo
- III.2-Factores históricos
 - a)El factor antropógeno
 - b)El Pleistoceno
 - c)Diversidad y altitud

CUARTA PARTE

- IV.1-Discusión general
- IV.2-Resumen y conclusiones
- IV.3-Bibliografía

INTRODUCCION

El presente trabajo es un intento para establecer el patrón o los patrones de la diversidad de especies en las Selvas Altas¹ (tropical rain forest) de la planicie costera del Golfo de México.

El trabajo comprende el establecimiento del concepto de diversidad en base a una revisión de los principales trabajos realizados sobre este aspecto, y de los índices matemáticos propuestos y utilizados para su interpretación.

Los datos usados en el presente análisis, provienen de seis muestreos (tres en secuencia latitudinal y tres en secuencia altitudinal), de un número igual de asociaciones vegetales de esa región calido-húmeda de México, y de las investigaciones que a lo largo de diez años ha realizado la Comisión de Estudios sobre la Ecología de las Dioscóreas (Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, I.N.I.F., México).

El examen de los resultados tiene lugar en relación a los factores físicos del medio ambiente (clima y suelo), y a los factores geológico-históricos del Cuaternario (basicamente el efecto de las glaciaciones sobre la vegetación tropical mexicana).

¹Selva alta subperennifolia y selva alta perennifolia de Miranda y Hernández (1953).

LA DIVERSIDAD DE ESPECIES

El hecho de que los seres vivos no se distribuyan al azar, ni de una manera uniforme sobre la superficie de la tierra, sino que, por el contrario, condicionen su distribución a ciertos patrones discernibles, ha llevado a numerosos investigadores a efectuar estudios sobre la diversidad de las especies.

El concepto de diversidad, es la expresión de dos aspectos estrechamente relacionados en una área ocupada por seres vivos; el primero se refiere al número de especies que habitan esa área y equivale al concepto de riqueza utilizado frecuentemente en los trabajos ecológicos; el segundo expresa la relación que existe entre el número de especies y el número de individuos, o bien, la manera en la cual las especies se distribuyen entre los individuos de esa área, o sea, la abundancia relativa de las especies.

La relación individuo-especie, observada en la naturaleza, conserva cierta regularidad: si las especies son ordenadas de acuerdo con su abundancia (representación en número de individuos), podrá observarse que el número de especies con un gran número de individuos es mínimo, y que la proporción de aquellas más escasamente representadas se incrementa en forma gradual (Margalef 1958). De esta manera, el máximo de diversidad resulta cuando los individuos se encuentran equitativamente distribuidos entre las especies, y la concentración cuantitativa en pocas especies disminuye la diversidad, la cual llega a su mínimo si todos los individuos pertenecen a la misma especie (McIntosh 1967).

Los estudios de diversidad, efectuados, la mayoría de las veces por zoólogos, han planteado problemas extremadamente complejos no

solo en lo que se refiere a la metodología y técnicas de muestreo, sino a la interpretación misma de los resultados.

Whittaker, (1960), distingue tres tipos de diversidad: la diversidad alfa o primaria, que tiene lugar dentro de una comunidad o asociación; la diversidad beta o secundaria, referida a los cambios que sufre una comunidad a través de una variable ambiental (variación clinal), lo cual implica diferentes comunidades o asociaciones; y la diversidad gama o terciaria, que equivale a la diversidad total o a gran escala de un grupo taxonómico determinado. El análisis de los patrones que determinan estos tres tipos de diversidad, fué hecho por MacArthur (1965) bajo los nombres de: diversidad dentro de un habitat, por incremento de habitata y total. Para los fines de este trabajo, las principales ideas sobre diversidad serán examinadas bajo el criterio anterior.

Diversidad alfa, primaria o de un habitat.

MacArthur (op. cit.) ha señalado que la diversidad dentro de un habitat, se encuentra determinada por un límite de saturación de las especies. Este límite que varía de acuerdo con el habitat, puede ser explicado en términos de la similitud de los recursos, es decir, que existe un límite en la similitud de los recursos utilizados por las especies coexistentes en un habitat. MacArthur señala que los factores que teóricamente pueden superar ese límite de saturación y por lo tanto aumentar la diversidad son: la mayor complejidad estructural del habitat, la mayor especialización de las especies, la ausencia de estacionalidad de los recursos, el incremento de la productividad (aunque no siempre) y la reducción de los recursos necesarios por las especies, de los cuales el factor estructural parece ser el más importante. Es interesante señalar que todos estos facto-

res se incrementan hacia los trópicos donde la diversidad es mayor. MacArthur y MacArthur (1961) y Pianka (1967) han demostrado que la diversidad de aves y de saurios, respectivamente, se encuentra fundamentalmente controlada por la densidad y la diversidad de la vegetación.

Usando la Teoría de la Información como medida de diversidad y densidad, esos autores lograron distinguir cuantitativamente la estructura vegetacional.

Kohn (1967) obtiene resultados similares para las especies del género Conus (gastrópodo) que habitan los arrecifes de los océanos Pacífico Oeste e Índico, aunque no efectúa registros cuantitativos sobre la estructura de los habitats.

En un elegante trabajo Klopfer y MacArthur (1961) han demostrado que las especies tropicales de aves toleran en mayor grado la sobreposición de recursos que las especies extratropicales. Partiendo de la interesante observación de que organismos que coexisten en habitats similares presentan diferencias mínimas en su aparato alimenticio (Brown y Wilson, 1956, Hutchinson 1959), registraron diferencias muy pequeñas en los aparatos alimenticios de especies simpátricas de aves de Panamá y Costa Rica. Este hecho ha sido interpretado por esos autores como un incremento en la sobreposición de sus nichos, lo cual es un factor que permite aumentar la diversidad.

Klopfer (1962) ha planteado teóricamente los efectos de la reducción del tamaño del nicho sobre el comportamiento de las especies: "si las especies de los trópicos poseen un nicho más pequeño, es posible asegurar que estas especies poseen un comportamiento más 'estereotipado' ya que al reducirse el número de estímulos a los cuales el

animal responde, se reducen también sus diferentes formas de respuesta (repertorio)". Este autor asegura también que: "las especies tropicales deben de poseer una complejidad neural relativamente menor que sus especies concomitantes o equivalentes no tropicales ya que un patrón de respuestas 'estereotipado' requiere teóricamente de un ^S sistema nervioso central menos elaborado".

El aumento de la diversidad de las especies dentro de un habitat, ha sido frecuentemente relacionado a la estabilidad climática, ya que los habitats con mayor estabilidad climática generalmente permiten una mayor regularidad de los recursos.

Connel y Orias (1964) han expuesto con gran detalle, bajo el nombre de Hipótesis de la Productividad, el efecto de la estabilidad del clima sobre la comunidad y sobre la diversidad de especies: - La magnitud de los factores físicos del medio ambiente (temperatura, humedad, luz) fluctúan con el tiempo; dentro de los organismos la amplitud de estas fluctuaciones es reducida por los mecanismos de regulación (homeóstasis). Los sistemas vivos utilizan una parte de la energía asimilada para su mantenimiento, mientras que el resto la utilizan para la reproducción (crecimiento, regeneración y producción de descendientes). Mientras que la energía usada para el mantenimiento se disipa en forma de calor durante el proceso metabólico, la de reproducción se encuentra representada potencialmente por el propio organismo en su cantidad de materia orgánica, es transferible a través del ecosistema por la cadena alimenticia y equivale a la productividad. El término productividad usado por esos autores es equivalente a la productividad -- primaria neta de las plantas y/o a la productividad secundaria de

los consumidores (Odum 1965).

En un medio ambiente estable, con un mínimo de fluctuaciones, los organismos disponen de mayor cantidad de energía para los procesos de reproducción, puesto que el gasto de energía usada para la regulación a los cambios climáticos es mínimo, esto es, aumenta su productividad. Los autores de esta hipótesis suponen que este aumento en la productividad se traduce en un más continuo crecimiento de los organismos, maduración sexual en menor tiempo, mayor número de descendientes, mayor tamaño de la población y mayor diversidad de especies. La idea concluye: a mayor productividad - mayor diversidad de especies. Los datos obtenidos en algunos trabajos experimentales (Patrick, 1954, Williams 1964 y otros) no dan muestras de que esta relación sea efectiva sino por el contrario.

Dobzhansky (1950) ha sugerido otra hipótesis sobre el incremento de la diversidad dentro de un habitat, al señalar la importancia de la competencia intra e interespecifica en la evolución de las especies tropicales. Este autor supone que mientras la selección natural en las zonas templadas es principalmente controlada por el medio ambiente físico, en los trópicos la competencia constituye el factor fundamental de la evolución. Contrariamente Paine (1966) basándose en el estudio de la estructura de tres cadenas alimenticias a diferentes latitudes observa que la diversidad de especies se incrementa con el número de depredadores del sistema y su eficiencia para evitar que una sola especie monopolice algún recurso importante.

Todas estas hipótesis como veremos más adelante, constituyen los primeros pasos para solucionar este interesante problema, aun - -

cuando los resultados -que denotan aspectos relativos- impidan todavía llegar a una conclusión definitiva.

Diversidad beta, secundaria o por incremento de habitats

MacArthur (1965) ha dado también una explicación sobre este tipo -de diversidad basándose en los mecanismos de colonización. Puesto -que existe un límite en la similitud de las especies coexistentes -y en virtud de que las especies no restringen sus habitats sino so -lamente cuando son "obligadas" por la competencia o por la ausen -cia de condiciones apropiadas, si consideramos un área deshabitada por completo, la primera especie colonizadora teóricamente ocupará todos los habitats disponibles para ella, es altamente probable -- que la segunda especie sea lo suficientemente diferente de la pri -mera para ocupar los mismos habitats sin peligro de que se inter -fieran, con la tercera especie sucederá lo mismo, pero la probabi -lidad de ser similar a alguna de las anteriores será mayor. Even -tualmente la llegada de una especie similar a alguna de las ya es -tablecidas provocará una interferencia entre ambas, la superioridad de alguna de las dos especies en competencia dentro de algún habi -tat particular determinará una selección del mismo. De esta forma -en tanto aumenta el número de especies colonizadoras, la selección de habitats será mayor, así como las diferencias de diversidad de -los mismos.

Aun cuando esta hipótesis ha sido comprobada ya en algunos traba -jos, el mismo MacArthur en un trabajo reciente (MacArthur, Recher -y Cody 1966), comprobó la validez de su idea: Este autor y sus co -laboradores registraron cuantitativamente la estructura vegetacio -nal de tres áreas similares de diferentes lugares (Puerto Rico, --

Panamá y Estados Unidos de Norteamérica), y los datos fueron relacionados a la diversidad de aves correspondiente.

El citado autor y sus colaboradores encontraron que si bien en los tres sitios muestreados la diversidad de aves por estratos o capas de vegetación (distinguidas por la altura de los árboles) es más o menos semejante, en Puerto Rico, donde la diversidad es menor, las aves fueron halladas en dos estratos de vegetación bien definidos, mientras que en los Estados Unidos y en Panamá con mayor diversidad de aves, estas fueron localizadas viviendo sobre tres y cuatro estratos respectivamente, lo cual indica que las aves "dividen" su espacio de vegetación en Puerto Rico mucho menos que en las localidades del continente. Lo anterior sugiere que, puesto que Puerto Rico es una isla donde los procesos de colonización son más recientes que en las otras localidades, el fraccionamiento del espacio es menor, lo cual comprueba la hipótesis de MacArthur.

Diversidad gama, terciaria o total

El patrón de diversidad a gran escala mejor conocido es el latitudinal (a mayor latitud menor diversidad de especies); Fisher - - - (1960) ha hecho la contribución más grande sobre este aspecto y ha intentado explicarlo. Partiendo de que los organismos tienden a diversificarse en el tiempo, este autor supone un espacio completamente deshabitado al cual se introduce un número limitado de especies colonizadoras, teóricamente el número de especies se incrementará ad infinitum, siendo posible distinguir diferentes estados de "maduración" de ese biota. Para explicarse la diversidad total - - (es decir el gradiente latitudinal), Fisher se plantea a partir -- del modelo anterior las siguientes cuestiones: "los biotas de las-

principales zonas climáticas han evolucionado a través de la misma magnitud de tiempo y sus diferencias en diversidad son simplemente un resultado de diferentes "grados" de la misma, o bien, el factor tiempo actúa de tal forma que algunos biotas tienen mayor diversidad (madurez) porque estos han evolucionado en forma constante sobre períodos mayores de tiempo, mientras que otros (inmaduros) se han originado más tardíamente o han tenido frecuentes períodos de "regresión". Tomando como base la historia geológica, Fisher explica la mayor diversidad hacia las bajas latitudes en tanto que existen mayores probabilidades de que los biotas tropicales de hoy - sean el producto de un largo y relativamente poco alterado proceso evolutivo (si la historia geológica fuera constante la diversidad total tendría que ser explicada en los mismos términos que la diversidad dentro de un habitat, es decir en términos estructurales y de equilibrio), y señala además, que los arrecifes coralinos del tropico y las selvas tropicales húmedas, constituyen los más claros ejemplos de un biota "maduro", mientras que los biotas de las regiones afectadas por las glaciaciones del Pleistoceno constituyen el mejor ejemplo de un biota "inmaduro".

Discusión

Toda esta enorme cantidad de ideas sobre la diversidad de especies (para una revisión de teorías e hipótesis sobre la diversidad ver Pianka 1966), si bien provee a los investigadores de hipótesis de trabajo, también provoca confusiones durante la interpretación de los resultados. El criterio que hemos adoptado aquí al reconocer tres grandes tipos de diversidad, no escapa de ningún modo a esta confusión -baste decir que conceptos como habitat, comunidad, aso-

ciación, etc, son todavía muy discutibles- y su utilización obedece más que todo a la necesidad de revisar los diferentes enfoques de la diversidad dentro de un cierto orden.

Existen aspectos interesantes en torno a la diversidad y a las hipótesis y teorías que intentan explicarla, por ejemplo, no es posible ignorar que en última instancia la distribución de las especies no es más que el resultado de un proceso evolutivo. Si partimos del hecho anterior podemos considerar que los tres grandes tipos de diversidad constituyen la expresión de dos criterios o enfoques alrededor de un mismo problema; por un lado, la diversidad dentro de un habitat, que corresponde a la diversidad de un espacio mínimo, constituye el enfoque ecológico de la diversidad de especies, manifestado por el análisis detallado de las causas que controlan esa diversidad en torno a factores actuales. Dentro del enfoque ecológico de la diversidad de especies es relevante la rigurosa metodología utilizada y la concepción estática o más exactamente "instantánea" de la distribución de las especies. Por otro lado, la diversidad total, es decir a grandes espacios, y quizás la diversidad por incremento de habitats, constituyen el enfoque biogeográfico de la diversidad, ya que las causas que determinan estos tipos de diversidad no se hallan en factores actuales, sino en factores históricos, es decir, en los mecanismos de evolución (relación organismos-medio ambiente) que han tenido lugar a través del tiempo.

Por lo anterior podemos decir, que en tanto aumenta el área de estudio de la diversidad, aumenta la probabilidad de que los factores históricos sean la explicación de esa diversidad. Ambos pun -

tos de vista, son también enfoques a diferentes escalas de tiempo, lo cual es un buen ejemplo de una de las grandes problemáticas de las ciencias biológicas en la actualidad (Haldane 1967).

Otro aspecto interesante que es necesario tener en cuenta, es el tipo de organismo cuya diversidad se analiza, así como su posición dentro del ecosistema, ya que las relaciones tróficas de cualquier grupo taxonómico (esto resulta altamente factible para las aves como pudimos observar), constituyen un factor fundamental para explicar su diversidad; en este sentido, el estudio de la diversidad vegetal-organismos que en última instancia soportan todas las relaciones tróficas dentro del ecosistema- resulta de gran importancia. En la actualidad el problema de la diversidad de especies engloba una gran cantidad de otros aspectos, su tratamiento exhaustivo no tiene lugar en el presente trabajo, pero es posible que la revisión incluida aquí dé una idea general del estado en el cual se encuentran las investigaciones sobre este problema. Finalmente, habrá que señalar la necesidad de un contexto causal que permita la ubicación de los trabajos y las investigaciones futuras.

INDICES DE DIVERSIDAD

Dos muestras de las colecciones A y B, contienen ambas 2 especies y 100 individuos, sin embargo, mientras la muestra de la colección A contiene 99 individuos de una especie y 1 individuo de la otra, la muestra de la colección B contiene 50 individuos de cada una de las especies.

Por el concepto de diversidad, podemos inferir que la muestra de la colección B es más diversa. Los índices de diversidad intentan expresar matemáticamente esta diferencia, así como establecer una medida de diversidad que sea válida para la totalidad de la colección (comunidad, asociación, habitat, población, etc.) por lo cual deberán ser independientes del tamaño de la muestra.

El índice de diversidad, es por lo tanto, un parámetro característico que expresa una propiedad íntima de la colección, manifestada por la manera en la cual los individuos se distribuyen entre las especies (Margalef op. cit.).

Algunos trabajos experimentales han contribuido a esclarecer las relaciones que existen entre la diversidad, considerada como una propiedad de las colecciones naturales y la organización de esas colecciones (Hairston 1959, Turner 1961).

Los primeros intentos para establecer un índice de diversidad, se hicieron mediante la adaptación de la distribución estadística a la distribución de la abundancia relativa de las especies (Fisher, Corbett y Williams 1943, Preston 1948 y otros).

El uso en Ecología de la Teoría de la Información iniciado por Margalef (op. cit.), ha llevado a numerosos investigadores al uso de índices de diversidad derivados de esa teoría. Desde este punto de vista la diversidad es el grado de incertidumbre que existe sobre la identidad específica de cualquier individuo seleccionado

al azar. Pielou (1966) distingue cinco casos particulares en que puede aplicarse la Teoría de la Información a la diversidad de especies, de acuerdo a la naturaleza del muestreo y al tamaño de la colección:

Cuando la colección es lo suficientemente pequeña que todos sus miembros pueden ser contados e indentificados, la diversidad es obtenida por la fórmula de Brillouin:

$$H = \frac{1}{N} \log \frac{N!}{N_1! N_2! \dots N_s!}$$

Donde N-número de individuos y S-número de especies.

Cuando la diversidad de una colección puede ser estimada por la diversidad de un muestreo efectuado al azar, la fórmula de Shanon y Weaver es utilizada:

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \log_2 p_i$$

Donde $p_i = N_i/n$ y N_i -número de individuos de la especie i , N-número total de individuos, S-número de especies.

Cuando el número de especies es evidentemente mayor que el número de especies del muestreo, (ya que aparecen especies representadas por uno y (o) dos individuos), Pielou sugiere el método usado por Good (1953), siempre y cuando la curva individuo-especie, sea "aceptablemente suave".

Cuando la curva individuo-especie no es lo suficientemente "suave", el Método de Good no funciona y constituye el caso número cuatro, Pielou sugiere para este caso, y para el siguiente: cuan

do no es factible efectuar un muestreo al azar, sino un número determinado de muestreos (generalmente cuadros), obtener H (fórmula de Brillouin) para cada uno de los cuadros y posteriormente obtener una medida de la diversidad de la población total (H_{pop}), cuyo valor es mayor al valor de la diversidad media (\bar{H}) de ese número de terminado de cuadros.

Recientemente McIntosh (op. cit.) ha propuesto un índice de diversidad derivado de la distancia. El término distancia usado por ese autor, no se refiere a la relación espacial en la naturaleza, sino que es una medida de las relaciones ecológicas sugeridas por la similitud de dos muestreos o comunidades. La distancia entre dos muestreos o comunidades, esta dada por la fórmula:

$$D_{jh} = \sqrt{\sum_{i=1}^S (X_{ij} - X_{ih})^2}$$

Donde X es la medida de las i th especies en los muestreos o comunidades j y h respectivamente. S es el número de especies.

Cualquier muestreo puede ser identificado como un punto en el espacio real o imaginario. Este punto esta dado por:

$$\sqrt{\sum_{i=1}^S n_i^2}$$

Donde n -número de individuos de una determinada especie, y s -número de especies.

Este valor puede ser considerado como la distancia del muestreo en relación a un muestreo vacío con cero individuos (origen en el sistema de coordenadas). Puesto que depende del número de individuos

encontrados y de su distribución entre las especies, este valor puede ser considerado como una medida de diversidad.

Las dificultades y las ventajas que ofrece la aplicación de estos índices de diversidad al presente trabajo, serán discutidos más adelante.

LA SELVA TROPICAL HUMEDA.

La selva tropical húmeda (tropical rain forest, forêt ombrophile, etc), es el tipo de vegetación que contiene la mayor diversidad de especies conocida, Richards (1952) la ha definido ampliamente y examinado y discutido con gran detalle.

Aun cuando no es posible extrapolar mecánicamente hacia otras localidades de la tierra, tipos de vegetación descritos para un área determinada, ya que las condiciones ambientales son en última instancia diferentes, podemos asegurar que en México, la selva tropical húmeda se encuentra representada por la selva alta subperennifolia y la selva alta perennifolia distinguidas y establecidas por Miranda y Hernández (1963) y reconocidas y afinadas por Gómez Pompa (1965) y Sarukhán (1968b).

La selva alta perennifolia y la selva alta subperennifolia son muy semejantes estructural y fisonómicamente, su diferencia fundamental radica en el número de especies caducifolias (un porcentaje mínimo en la primera y de 25 a 50 % en la segunda), lo cual provoca que en la época seca del año, la selva alta subperennifolia modifique parcialmente su aspecto. En la República Mexicana la selva alta perennifolia y la selva alta subperennifolia, se encuentran ampliamente distribuidas en la vertiente del Golfo de México desde la porción norte del estado de San Luis Potosí hasta los límites con Guatemala y Belice y la región más noreste de la península de Yucatán. En la vertiente del Océano Pacífico, solo se conoce un área de selva alta perennifolia en el declive sur de la Sierra Madre de Chiapas a altitudes que van de 150 a 1400 m y una pequeña localidad de selva alta subperennifolia en el declive de la Sierra Madre del Sur entre los 600 y 900 m s.n.m. en el estado de Oaxaca.

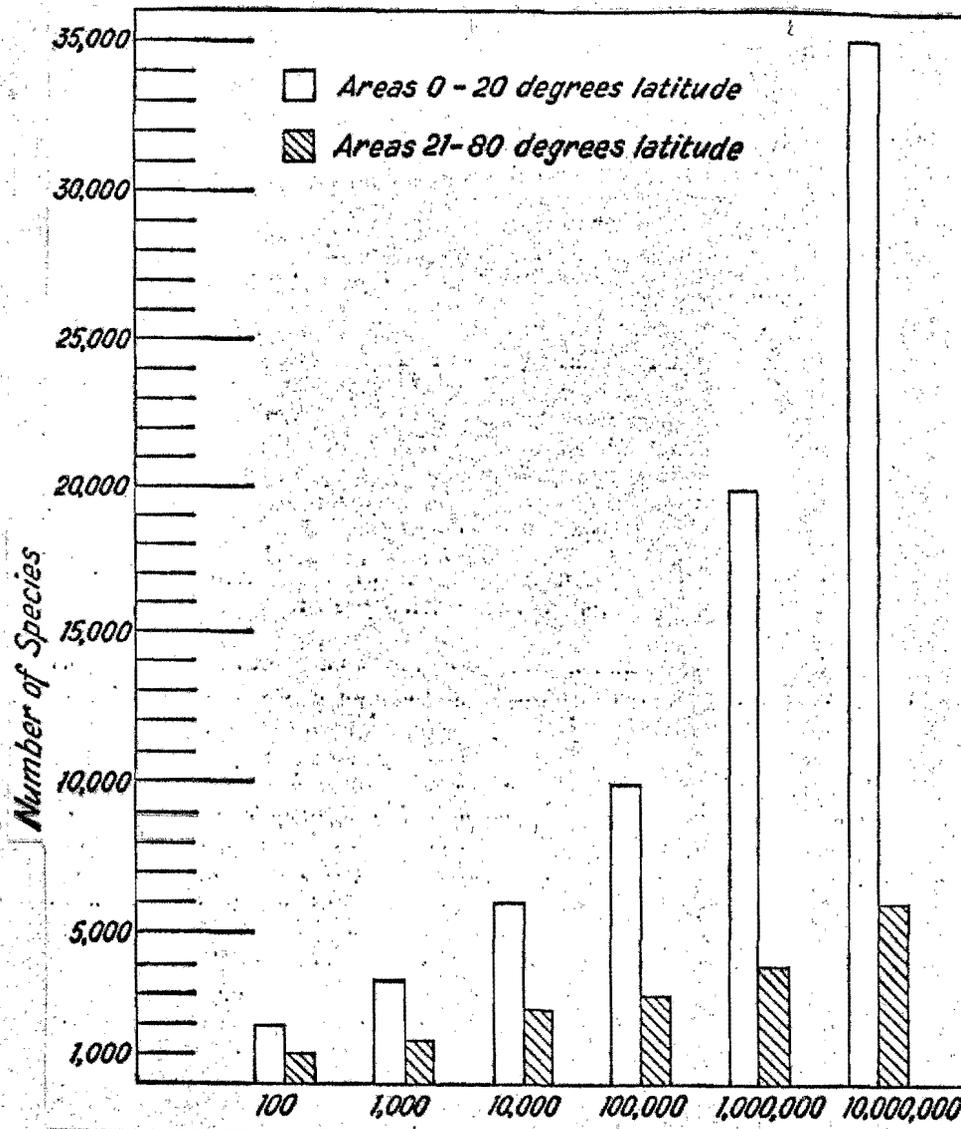


Fig. 1
Tomado de De Wolf (1964)

DIVERSIDAD VEGETAL

Los registros de diversidad vegetal han sido en la mayoría de los casos tratados en forma indirecta dentro de estudios florísticos o ecológicos; solo ocasionalmente han merecido atención especial (Black, Dobzhansky y Pavan 1950; Pires, Dobzhansky y Black 1953; Monk 1967; Monk y Ginnis 1966 y otros).

En México, solamente la Comisión para el Estudio de las Dioscóreas ha efectuado registros cuantitativos en las selvas tropicales húmedas. Sarukhán (1968a) dedicó algunas páginas a la diversidad de especies y comparó la diversidad específica de una selva en Huimanguillo Tabasco, con la encontrada por otros investigadores en algunas selvas de Sudamérica y otras partes del mundo; sin embargo, según el criterio sobre la diversidad adoptado en el presente trabajo, ese autor solamente registró la "riqueza" de especies, ya que no tomó en cuenta la relación individuo-especie necesaria para el cálculo de la diversidad.

DIVERSIDAD DE ESPECIES Y LATITUD

El incremento del número de especies hacia los trópicos fué observado ya por Wallace (1878) en el siglo pasado. Este fenómeno fué calculado para los vegetales por De Wolf (1964) usando la información contenida en las diferentes Floras que se han publicado en los últimos 40 años. (Figura 1).

Con el objeto de comprobar si este fenómeno tiene lugar en las selvas altas de México, fué registrada y comparada la diversidad de algunas de esas selvas en la planicie costera del Golfo de México, para lo cual se utilizó la información de los muestreos de tres selvas estratégicamente localizadas dentro del área señalada;

y la información contenida en los muestreos efectuados por la
Comisión para el Estudio de la Ecología de las Dioscóreas - -
(I.N.I.F.).

MÉTODOS DE MUESTREO

El método adoptado en cada uno de los muestreos (A, B y C) fué en su mayor parte semejante al utilizado en otros trabajos de diversidad vegetal. El cual básicamente consiste en el registro de especies arbóreas seleccionadas por su diámetro. Así, en cada uno de los muestreos fueron seleccionados 100 individuos con un diámetro mayor o igual a 6.5 cm (20 cm de circunferencia). De cada uno de los individuos fué tomada una muestra de herbario para su identificación, la cual ha sido depositada en el Herbario Nacional, Instituto de Biología, U.N.A.M., México (MEXU). El criterio seguido para seleccionar los individuos en el campo además del diámetro, fué su contiguidad con el individuo anteriormente registrado, de tal manera que el muestreo no adoptó forma geométrica alguna. El área aproximada (es decir equivalente a 100 individuos) de los muestreos, osciló de 1500 a 2000 m². A cada árbol muestreado le fué asignado un número de registro y se tomaron datos de su altura.

En las selvas los árboles constituyen sus elementos más obvios, por lo cual estas comunidades han sido frecuentemente caracterizadas por sus estratos arbóreos, además que la cuantificación del estrato arbóreo superior ha sido la base fundamental para distinguir conceptos esencialmente descriptivos como el de dominancia. Siguiendo esta línea de pensamiento solamente se hicieron registros para el estrato arbóreo, pues este estrato además de que constituye el armazón fundamental de las selvas altas, soporta con mayor amplitud los diferentes eventos climáticos durante un período mayor de tiempo.

El muestreo A tuvo lugar en el extremo norte de la distribución de la selva tropical húmeda en el continente americano (Rzedowski 1963), en Huichihuayan, San Luis Potosí, dentro de una selva de Brosimum alicastrum. El muestreo B se desarrolló a 19 kilómetros de la carretera Catemaco-Montepío, en la localidad de la Palma, en Los Tuxtlas Veracruz, muy cerca de la Estación Biológica de la U.N.A.M.

El muestreo C tuvo lugar en la localidad de San Jerónimo Tulijá correspondiente al Municipio de Yajalón en el estado de Chiapas. Este último muestreo fué realizado en conjunto con la Brigada para el Estudio de Dioscoreas (I.N.I.F. México).

El número total de individuos que corresponde a cada una de las especies de los tres muestreos anteriores, se observa con detalle en los cuadros A, B y C respectivamente.

En cuanto a los datos de la Comisión de Dioscoreas, la metodología de los muestreos efectuados por esa comisión, es la propuesta por Miranda, Gómez P. y Hernández X. (1960) o variantes de esa, la cual incluye datos de altura, cobertura, circunferencia, frecuencia y densidad de las especies que ocupan el área de estudio (2000 m² para selvas primarias).

Durante el análisis de los datos de la Comisión de Dioscoreas, fué notable la variación del número de individuos en cada uno de los muestreos, ya que a pesar de que los muestreos son de un mismo tamaño, las diferencias en densidad de cada una de las selvas hace que el número de individuos varíe; así el número de árboles con 20 cm o más de circunferencia que fueron usados para el cálculo de la diversidad osciló de 60 a 180 en el área de 2000 m². Este hecho es altamente significativo ya que la compa-

CUADRO A

No	NOMBRE CIENTIFICO	No DE INDIVIDUOS	No A
✓ 1.-	<i>Brosimum alicastrum</i>	31	31
✓ 2.-	<i>Pouteria hypoglauca</i>	23	54
3.-	<i>Croton nitens</i>	8	62
4.-	<i>Sapranthus sp.</i>	8	70
5.-	<i>Pleuranthodendron mexicana</i>	4	74
6.-	<i>Mirandaceltis monoica</i>	4	78
7.-	<i>Faramea occidentalis</i>	3	81
8.-	<i>Hernandia sonora</i>	2	83
✓ 9.-	<i>Tabernaemontana alba</i>	2	85
10.-	<i>Pithecellobium arboreum</i>	2	87
11.-	<i>Protium copal</i>	2	89
✓ 12	<i>Stemmadenia sp.</i>	1	90
13.-	Rubiaceae	1	91
14.-	Desconocido A	1	92
15.-	<i>Bauhinia sp.</i>	1	93
16.-	<i>Psychotria papantlensis</i>	1	94
17.-	<i>Piper sp.</i>	1	95
18.-	Desconocido B	1	96
✓ 19.-	<i>Trophis racemosa</i>	1	97
20.-	<i>Bursera simaruba</i>	1	98
✓ 21.-	<i>Calocarpum mammosum</i>	1	99
22.-	<i>Capparis superba</i>	1	100

CUADRO B

NUMERO	NOMBRE CIENTIFICO	No DE INDIVIDUOS	No
1	Guarea bijuga	10	10
2	✓ Pouteria aff. meyeri	7	17
3	✓ Trophis racemosa	7	24
4	Desconocido E	6	30
A 5	Cymbopetalum baillonii	6	36
6	Deppea sp.	6	42
7	✓ Stemmadennia donell-smithii	5	47
8	Solanaceae	4	51
9	Desconocido D	4	55
10	✓ Poulsenia armata	4	59
11	Guarea glabra	4	63
12	Dendropanax arboreus	3	66
13	Spondias mombin	3	69
A 14	Rollinia jimenezii	3	72
15	Nectandra salicifolia	2	74
16	Pleuranthodendron mexicana	2	76
17	Eugenia sp.	2	78
18	Desconocido A	2	80
19	Quararibea funebris	2	82
20	Desconocido B	1	83
21	Coccoloba diversifolia	1	84
22	Mortonioidendron guatemalensis	1	85
23	Ceiba pentandra	1	86
24	Cephaelis elata	1	87
25	Enallagma chiapensis	1	88
26	Desconocido C	1	89
27	✓ Bursera simaruba	1	90
28	✓ Ficus tecolutensis	1	91
29	Heliocharpus appendiculatus	1	92
30	Piper amalago	1	93
31	✓ Pouteria sp.	1	94
32	Platymiscium dimorphandrum	1	95
33	Swartzia guatemalensis	1	96
A 34	Cymbopetalum sp.	1	97
35	Albizzia purpussi	1	98
36	* Sickingia rhodoclada <i>Pub.</i>	1	99
37	Myriocarpa longipes	1	100

CUADRO C

NUMERO	NOMBRE CIENTIFICO	NO. DE INDIVIDUOS	No.
1	"Mahcanté"	7	7
2	"Naranja"	6	13
3	Tabernaemontana sp.	5	18
4	Pouteria campechiana	5	23
5	Dialium guianense	4	27
6	"Tzaquishakté"	5	32
7	Pseudolmedia oxyphyllaria	4	36
8	Calophyllum brasiliense	4	40
9	Sebastiania longicuspis	3	43
10	Desc E	3	46
11	Quararibea guatemalensis	3	49
12	Ampelocera hottlei	3	52
13	Manilkara zapota	3	55
14	Reedia macrantha	3	58
15	Pouteria izabalensis	2	60
16	Talauma mexicana	2	62
17	"Chahanté"	2	64
18	Sapranthus sp.	2	66
19	Desc M	2	68
20	Eugenia sp.	2	70
21	Poulsenia armata	2	72
22	Protium copal	1	73
23	Cymbopetalum sp.	1	74
24	Trichilia cuneata	1	75
25	Laplacea sp.	1	76
26	"Chihchahté"	1	77
27	"Chihté"	1	78
28	Genipa americana	1	79
29	Casearia sylvestris	1	80
30	Vatairea lundelli	1	81
31	Aspidosperma cruentum	1	82
32	Ardisia sp.	2	84
33	Psidium sp.	1	85
34	Chrysophyllum mexicanum	1	86
35	"Zacuilhanté"	1	87
36	"Chenecté"	1	88
37	Annonaceae	1	89
38	Desc L	1	90
39	"Tzascalshanté"	1	91
40	Nectandra sp.	1	92
41	Cecropia sp.	1	93
42	Trophis sp.	1	94
43	Misanthea peckii	1	95
44	Rubiaceae	1	96
45	Pleuranthodendron mexicana	1	97
46	Dendropanax sp.	1	98
47	Exhotea sp.	1	99
48	Desc J	1	100

ración de datos en lo que respecta a la diversidad de las selvas muestreadas por la Comisión, se torna difícil en la simple confrontación de resultados. La situación anterior hizo necesario homogeneizar la información, de tal manera que en algunos casos los datos fueron extrapolados.

No es posible seguir adelante sin antes señalar, el enorme valor que para el presente trabajo tuvo la información acumulada a lo largo de diez años por la Comisión de Dioscoreas.

En cuanto a la aplicación del índice de diversidad, para el presente trabajo se utilizó la fórmula de la Teoría de la Información de Shanon y Weaver, aun cuando las selvas altas corresponden al tipo de colección número cinco propuesto por Pielou (op. cit.).

Las razones por las cuales se prefirió usar esta fórmula son las siguientes: primeramente existen enormes dificultades para registrar la diversidad total de una selva, ya que no hay datos suficientes para establecer con toda seguridad, un área mínima de muestreo, por otra parte la ausencia de trabajos de diversidad en selvas tropicales, en los que se usen estos índices hacen difícil establecer un criterio para su aplicación que resulte adecuado. Lo anterior aunado al hecho de que en la mayoría de los trabajos recientes de diversidad se ha utilizado la mencionada fórmula, lo cual permite en un momento dado establecer comparaciones, y en virtud de que la misma contiene y expresa ampliamente los dos aspectos fundamentales del concepto de diversidad (riqueza y equitatividad), (Yankelevich, 1968 comunicación personal), se decidió usarla en el presente trabajo.

Algunas veces se ha utilizado también el índice de diversidad propuesto por McIntosh (op. cit.); este índice de reciente aparición se ha usado aquí, principalmente con el objeto de comprobar hasta que punto funciona como tal, por lo cual es muy posible que este sea el primer trabajo en donde se utiliza.

RESULTADOS

Con los datos obtenidos en los muestreos personales (A, B y C) y los datos de la Comisión de Dioscoreas e investigaciones afines (Gómez P. 1966, González L. y Hernández P. 1966, Perez J. 1967-68) fué elaborado el Cuadro 1 y la gráfica de la Figura 2.

Todos los valores de diversidad son dados para 100 individuos con un diámetro igual o mayor a 6.5 cm (20 cm de circunferencia). Con excepción del valor de diversidad para la selva de Tuxtepec Oaxaca, cuya disparidad en la gráfica puede justificarse ya que fué un dato extrapolado (Figura 10), todos los valores aumentan hacia las bajas latitudes. El fenómeno sin embargo, no es estrictamente latitudinal, debido principalmente a la dirección que adquiere la república mexicana entre los 15° y 20°N; esta especial disposición hace que la latitud disminuya perpendicularmente a la dirección en la cual el territorio mexicano se desarrolla.

Resumiendo, la diversidad de especies en las selvas altas aumenta, en tanto que aumenta su localización hacia el sur (o sureste) dentro de la República Mexicana.

En la citada gráfica también pueden observarse los valores tan bajos que presentan los muestreos A y M-2 del resto de los muestreos, así como el valor de diversidad mayor para P-69a a pesar de presentar menor número de especies que H-49/50; esto puede explicarse, ya que mientras el primer muestreo solo contiene dos especies con 9 in

dividuos cada una, H-49/50 contiene tres especies representadas por 30 individuos, lo cual indica que en un muestreo más amplio la riqueza de P-69a sería mayor.

Finalmente hay que señalar la poca exactitud del índice de McIntosh, ya que los valores tan altos que toma la "equitatibilidad" dentro de ese índice, provocan que la diversidad sea mayor independiente mente de los valores de la "riqueza" como sucede en los muestreos B y H-49/50.

	MUESTREO	LOCALIDAD	ALT. snm.	NoSp.	H	Div.
A.-	Selva de <u>Brosimum alicastrum</u>	Huichihuayan S.L.P.	235 m.	22	2.254	41.06
M-2	Selva de <u>Beilschmiedia anay</u>	Misantla, Ver	500 m.	24	2.643	34.61
B.-	Selva de <u>Ficus-Bernoullia</u>	Los Tuxtlas, Ver.	60 m.	37	3.300	21.44
T-7	Selva de <u>Terminalia amazonia</u>	Tuxtepec, Oax.	50 m.	---	3.500'	-----
H49 50	Selva de <u>Guatteria-Dialium</u>	Huimanguillo, Tab.	200 m.	46	3.440	21.86
P69a	Selva de <u>Brosimum alicastrum</u>	Pichucalco, Chis.	130 m.	42	3.460	20.00
C.-	Selva de <u>Vatairea lundellii</u>	San Jerónimo Tuli- já, Chis.	490 m.	48	3.635	14.83

$$H' = -\sum (n_i/N) \log_2 (n_i/N). \text{ donde}$$

N_i = número de individuos de la especie i .

N = número total de individuos.

$$\sqrt{\sum_{i=1}^g n_i^2}$$

donde n_i = número de individuos de la especie i .

X' = dato extrapolado.

Agradecemos a J.A.T. la elaboración de un "programa" para obtener los valores de $\frac{N_i}{N} \log \frac{N_i}{N}$

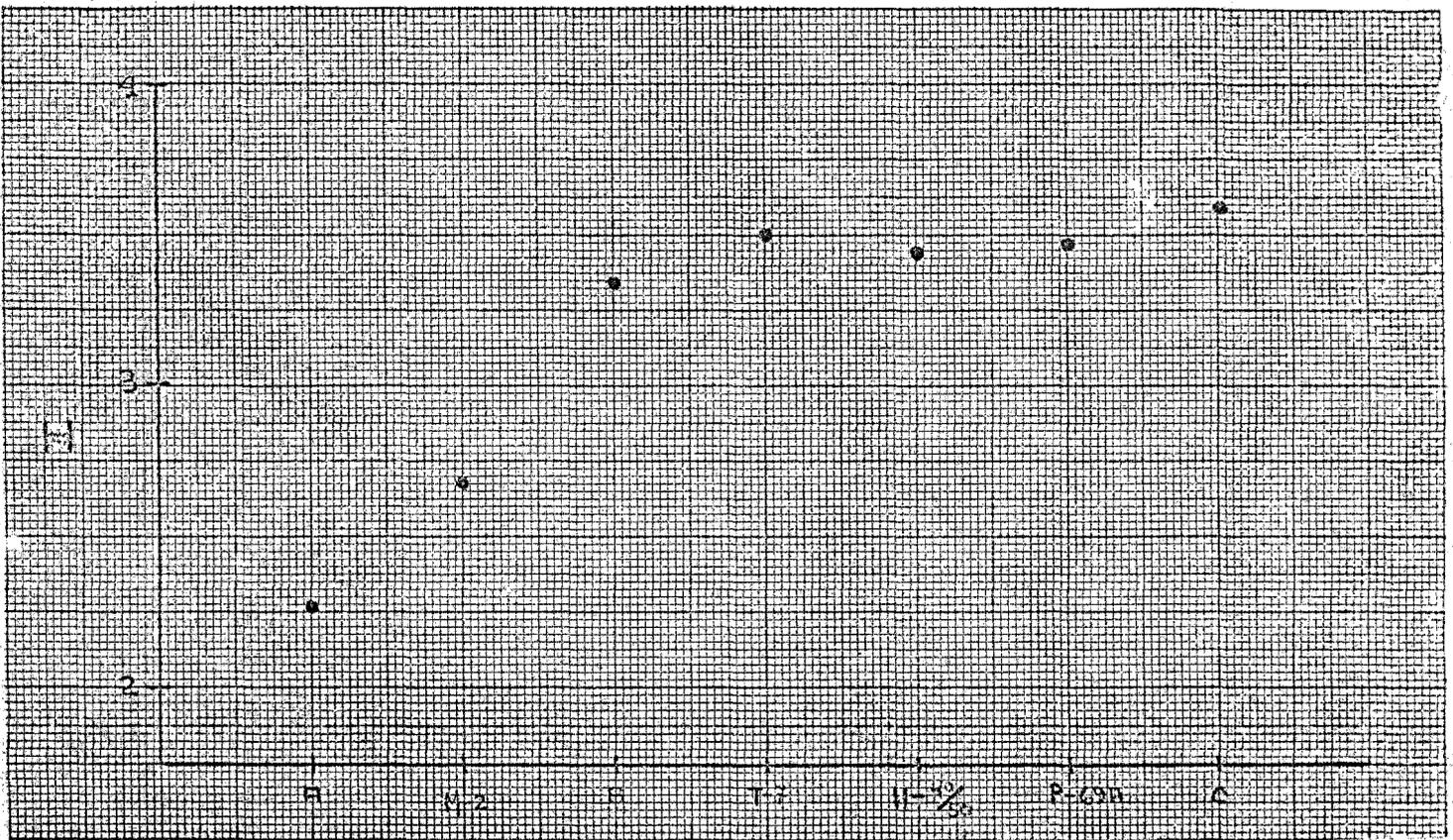


Fig. 2

Diversidad de especies de cada una de las selvas muestreadas.

- A.- Selva de Brosimum alicastrum en Hichihuayan S.L.P.
- M2.- Selva de Beilschmiedia anay en Misantla, Ver.
- B.- Selva de Ficus-Bernoullia en Los Tuxtlas, Ver.
- T7.- Selva de Terminalia amazonia en tuxtepec, Oax.
- H49/50 Selva de Guatteria-Dialium en Huimanguillo, Tab.
- P69A Selva de Brosimum alicastrum en Pichucalco, Chis.
- C.- Selva de Vatairea lundellii en Tulijá, Chis.

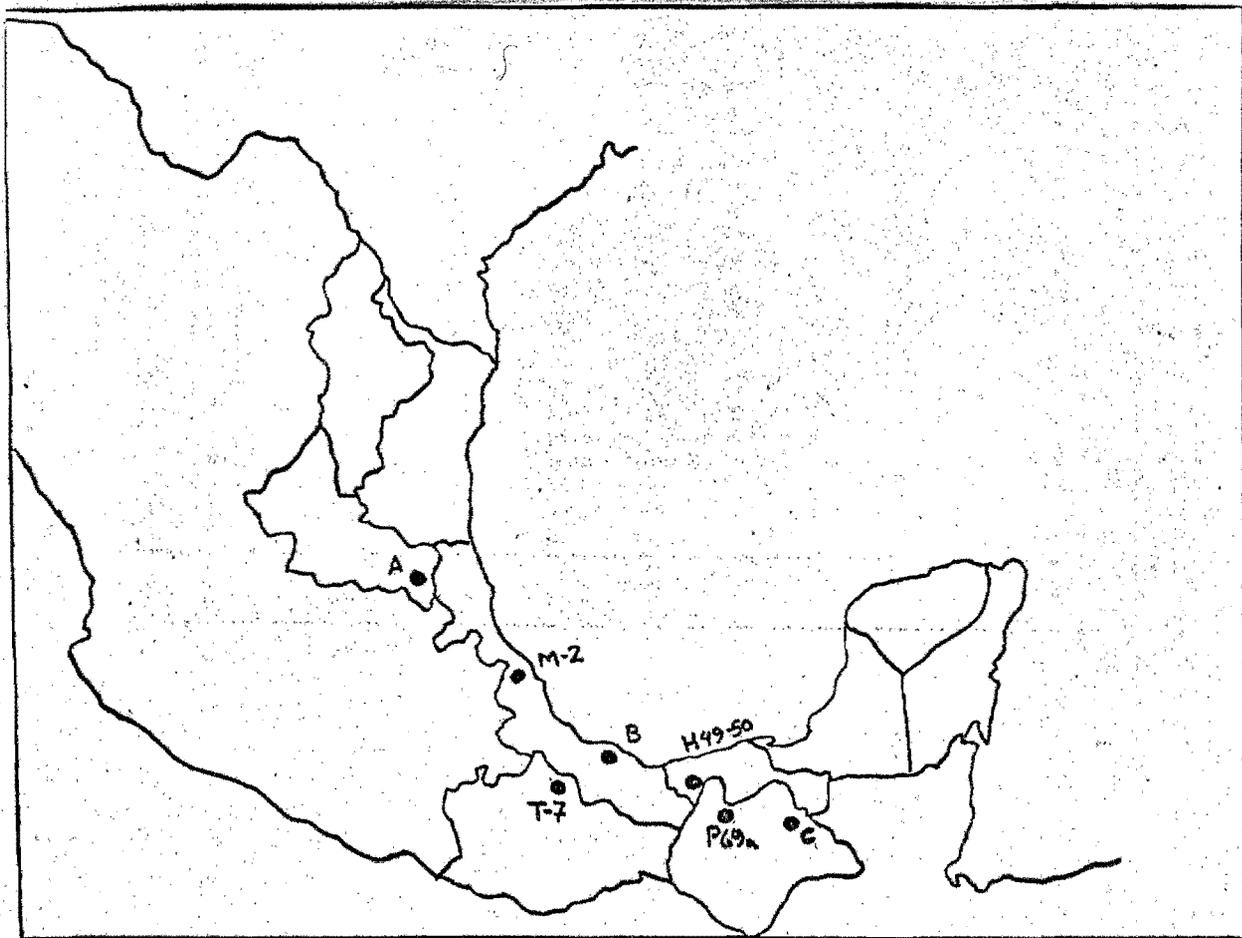


Fig. 3

Localización de los muestreos dentro del área de distribución de la Selva Alta en la Planicie Costera del Golfo de México.

FACTORES ACTUALES

Clima

Las Selvas Altas se distribuyen en la República Mexicana dentro de áreas con climas de tipo calido-húmedo sin o con estación seca bien marcada (tipos de clima Af y Am de Koeppen modificados por García 1964). Las temperaturas medias anuales van de los 22°C a los 26°C, mientras que la precipitación anual por lo general es mayor de 2000 mm. Para nuestro interés particular es estos parámetros no se mantienen constantes a lo largo de la distribución latitudinal de la Selva Alta. Si observamos los mapas de las Figuras 4, 5, 6 y 7, hallaremos algunos hechos interesantes: en primer lugar la temperatura se mantiene con un promedio mayor a los 22°C a través de la planicie costera del Golfo de México (donde se encuentran localizados los muestreos), sin embargo la oscilación anual de la misma se incrementa hacia el norte, de tal forma que entre los muestreos A y C (extremos norte y sur respectivamente) existe una diferencia en la oscilación de la temperatura de 4 a 5°C. En cuanto a la precipitación, exceptuando al muestreo A que cae en el área de menos de 1600 mm de precipitación anual, el resto se encuentra comprendido entre los 1600 mm y los 3200 mm de precipitación anual: sin embargo, también el coeficiente de variación anual de precipitación se incrementa perceptiblemente hacia el norte.

Según todo lo anterior podemos concluir que en forma general el clima es más estable hacia las localidades del sur.

Fig. 4



Fig. 5

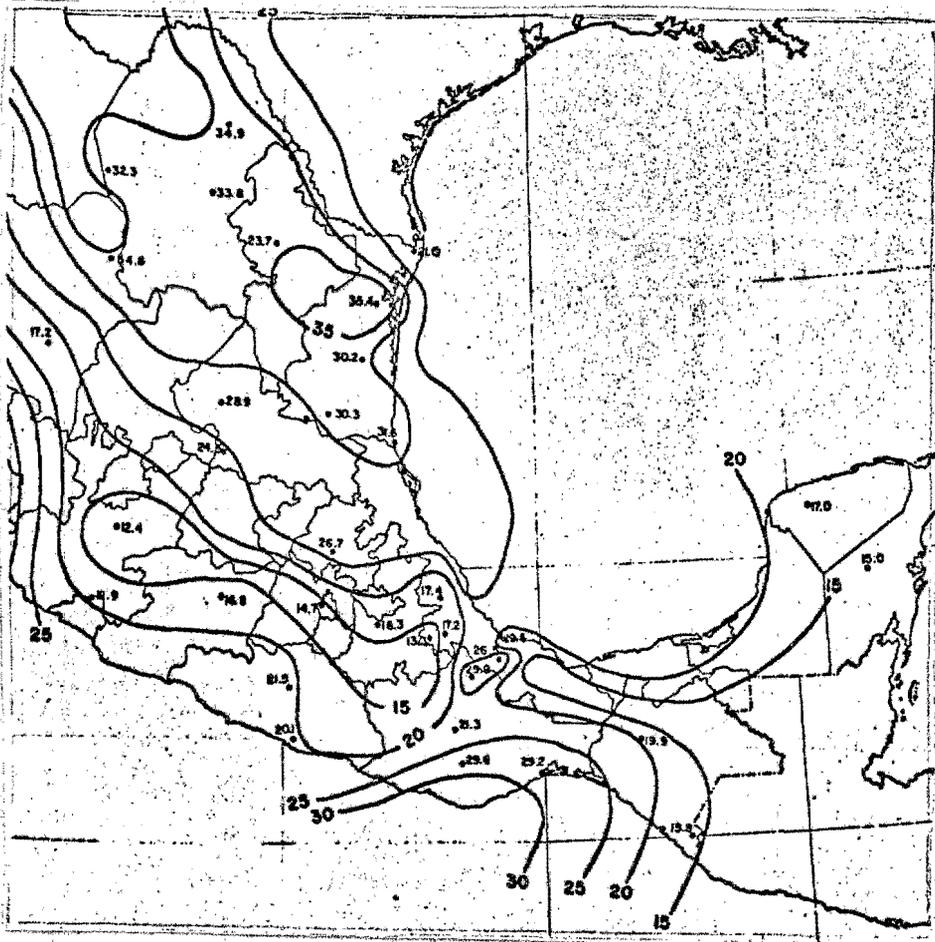
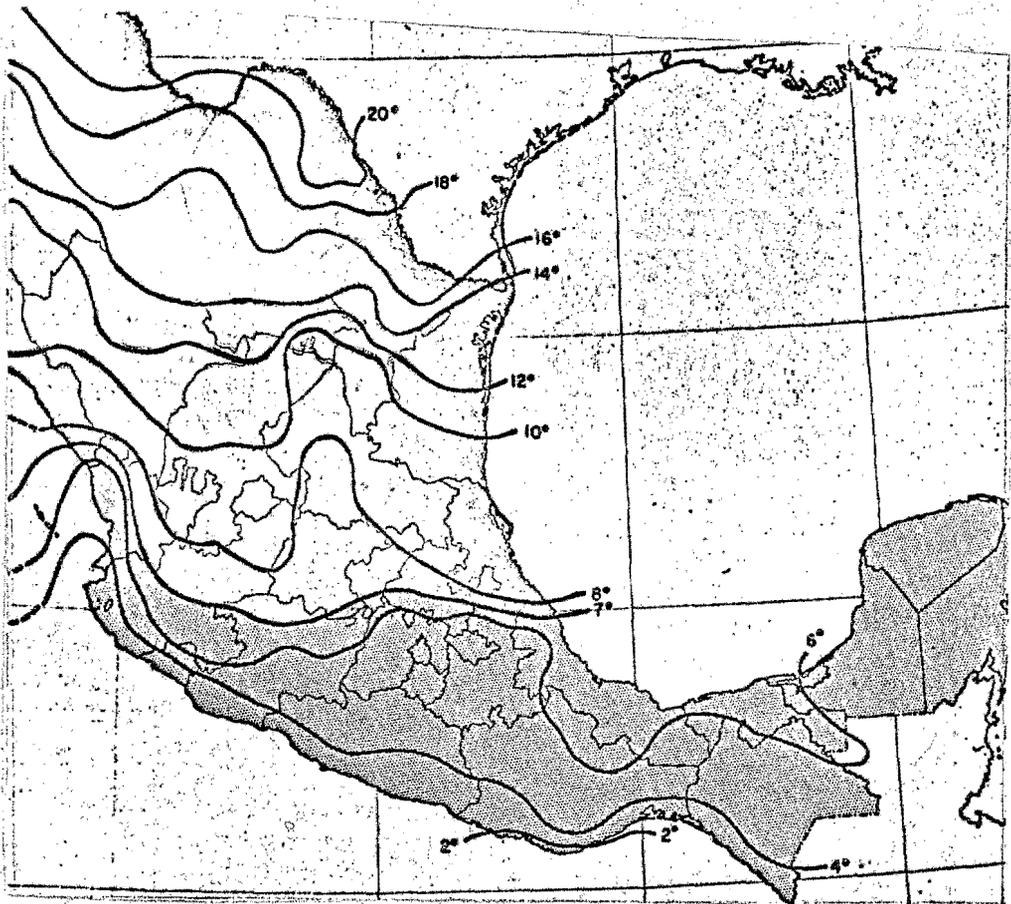


Fig. 6



Fig. 7



De Mosiño y García

El análisis detallado del clima de cada una de las localidades en las que fueron efectuados los muestreos, nos proporciona una mejor explicación.'

El criterio seguido en la selección de las estaciones climatológicas ha sido su cercanía al lugar del muestreo y la calidad de sus datos.

La información de temperatura y precipitación para cada uno de los muestreos aparece en el cuadro comparativo # 2 y en las gráficas de la Figura 8. Para la comparación climática de las localidades han sido tomadas cuatro variables: temperatura media, precipitación anual, oscilación de la temperatura entre el mes más frío y el mes más caliente, y número de meses secos (con menos de 60 mm de precipitación).

El análisis minucioso de los datos, nos muestra que si bien la temperatura media anual no constituye un factor importante de variación (todas las localidades presentan un promedio mayor a los 22°C), la cantidad de lluvia es notoriamente menor para los muestreos A y M-2, los cuales se encuentran en el límite de precipitación necesaria para la selva alta (Huimanguillo presenta un valor bajo de precipitación, pero puede ser explicado por la particular ubicación de la estación meteorológica). En cuanto a la oscilación de la temperatura los valores de máxima oscilación también se presentan en las localidades de los muestreos antes señalados,

'Los datos climatológicos fueron obtenidos de los archivos de la Dirección General de Geografía y Meteorología (Secretaría de Agricultura y Ganadería) y del Boletín Hidrológico de la Secretaría de Recursos Hidráulicos # 18 (Anónimo 1962).

mientras que los meses secos solo están presentes en el muestreo A.

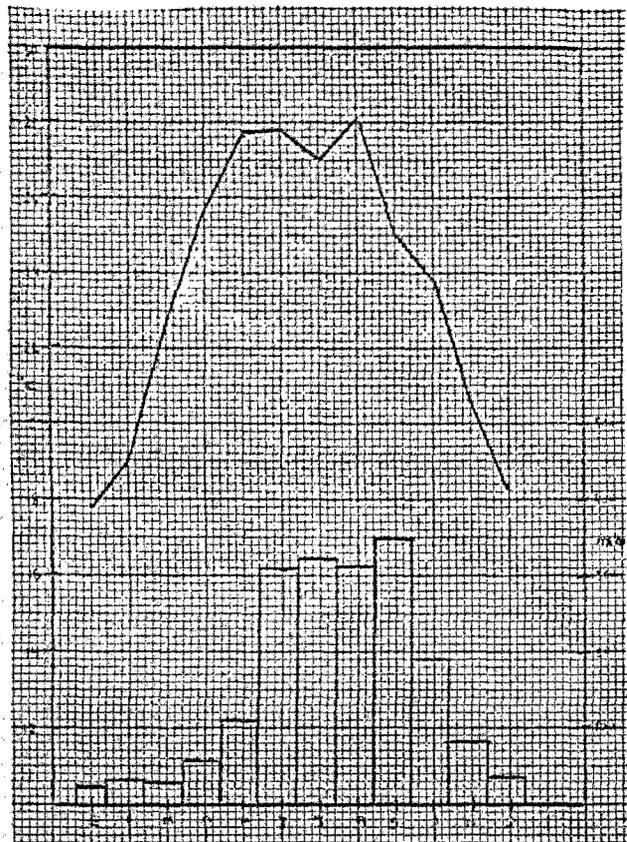
Otro dato que también hemos considerado, es la temperatura mínima extrema debido a la importancia de esta variable, en la germinación, desarrollo y establecimiento de las especies, así, - los muestreos A y M-2 presentaron valores más bajos (3.5°C y 7.7°C respectivamente), que el resto de ellos (Jacatepec 11.5 , Coyame 12.4 , Huimanguillo 12.5 y Teapa 12.2°C).

Todo lo anterior nos hace pensar que los valores de diversidad - encontrados en los muestreos A y M-2 pueden ser explicados en - términos de clima y muy probablemente en función de la cantidad de lluvia anual y de la oscilación de la temperatura. Misantla - por ejemplo, presenta durante el mes de enero una temperatura media mensual inferior a los 18°C , aunque distribuye equitativamente su cantidad de lluvia a través del año.

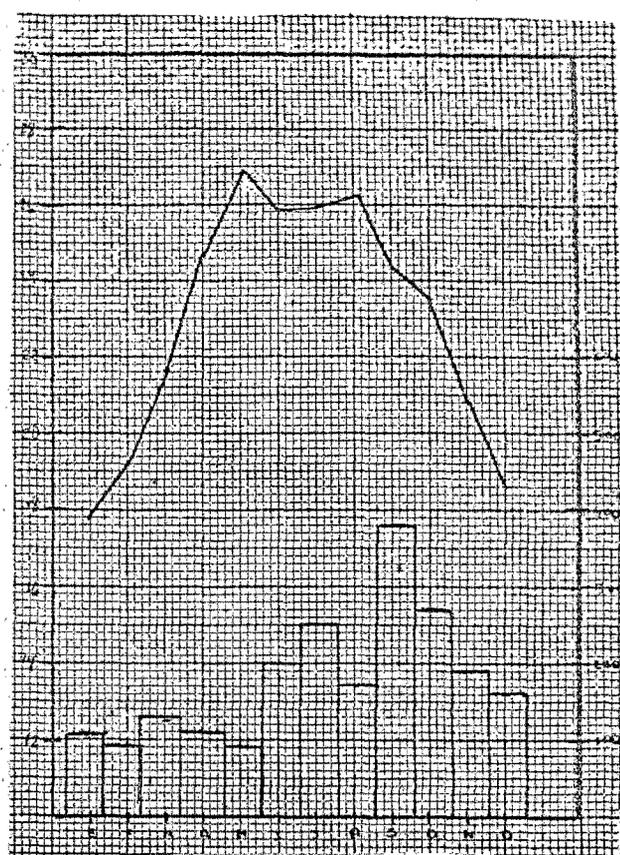
Agua Buena aunque mantiene todos sus meses por encima de los 18°C , presenta una temporada de secas bien definida. Es interesante señalar que ambos muestreos corresponden a selvas altas subperennifolias, ya que a esas latitudes los elementos caducifolios son - numerosos y se hacen perceptibles en la fisonomía de las selvas. En cuanto al resto de los muestreos, todo hace suponer que dejando a un lado la temperatura media anual, las localidades más favorables para este tipo de selvas son Coyame en cuanto a la cantidad de lluvia anual, y San Pedro Sabanas, para la oscilación de la temperatura. Puesto que esta última localidad corresponde al - muestreo con la diversidad más alta, podría pensarse que la oscilación de la temperatura es el factor que determina en mayor escala a la diversidad (ya que todas las localidades no presentan

MUESTREO	ESTACION METEOROLOGICA	AÑOS	T°C	Prec. mm.	Osc. T.	N°M.S.
A	Agua Buena S.L.P.	1945-1968 1951-1968	23.7	1868.1	10.2	5
M-2	Misantla, Ver.	1941-1968	22.9	2179.9	9.1	0
B	Coyame, Ver	1952-1968	22.7	4435.0	6.7	0
T-7	Jacatepec, Oax.	1953-1968	24.5	3918.9	7.4	0
H49/50	Huimanguillo, Tab.	1951-1968 1961-1968	26.0	2301.6	6.9	0
P-69a	Teapa, Tab.	1951-1968	24.9	3834.2	8.3	0
C	San Pedro Sabanas Chis.	1955-1962	26.4	3397.2	5.8	0

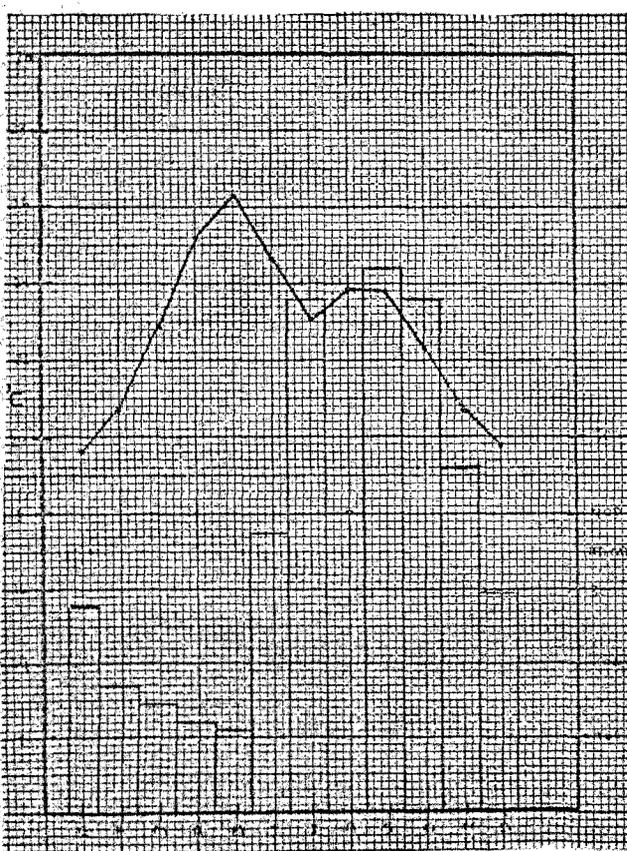
T°C- Temperatura media anual
 Prec.mm.- Precipitación anual total
 Osc.T- Oscilación entre el mes más frío y el mas caliente
 N°M.S- Número de meses secos.



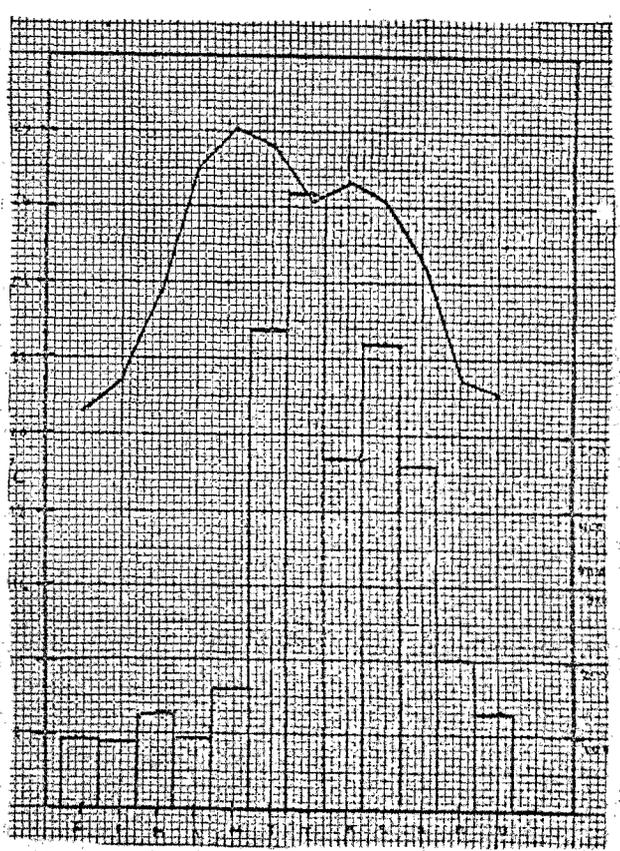
Agua Buena S.L.P.



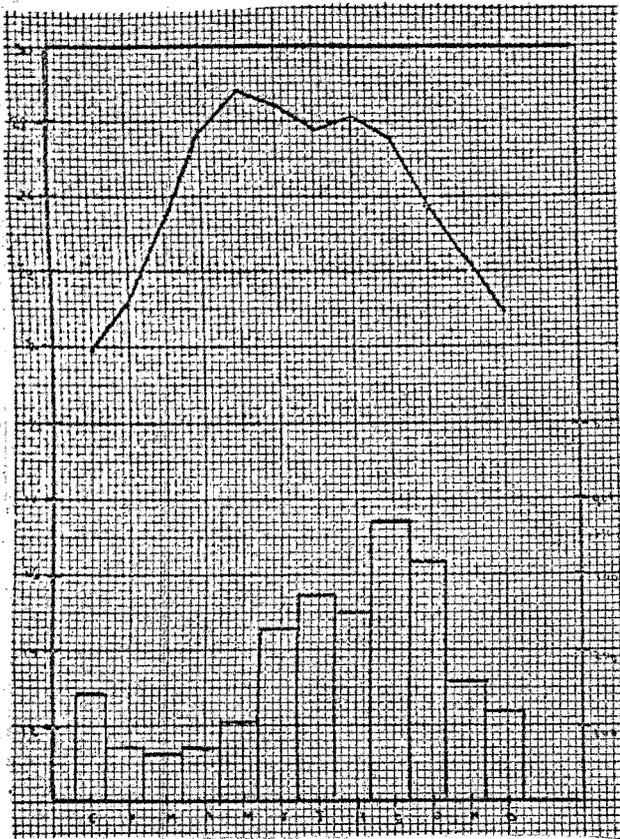
Misantla, Ver.



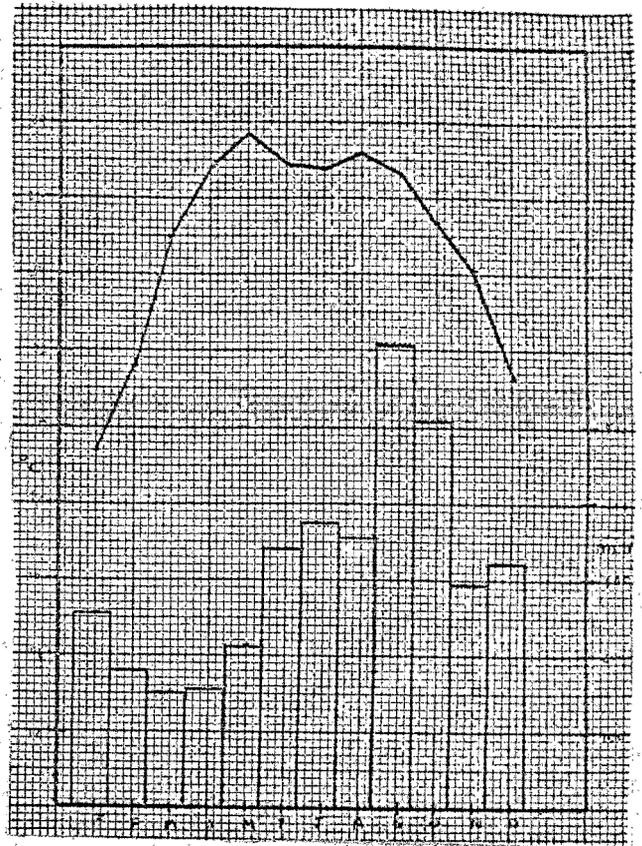
Coyame, Ver.



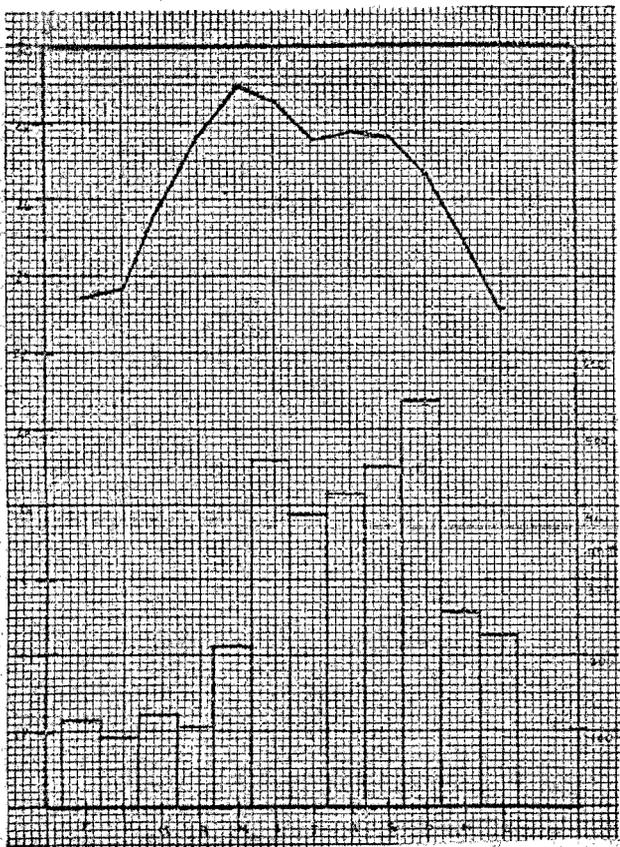
Jacatepec, Oax.



Huimanguillo, Tab.



Teapa, Tab.



San Pedro Sabanas, Chis.

Fig. 8
Gráficas de Temperatura y precipitación de las 7 estaciones meteorológicas comparadas.

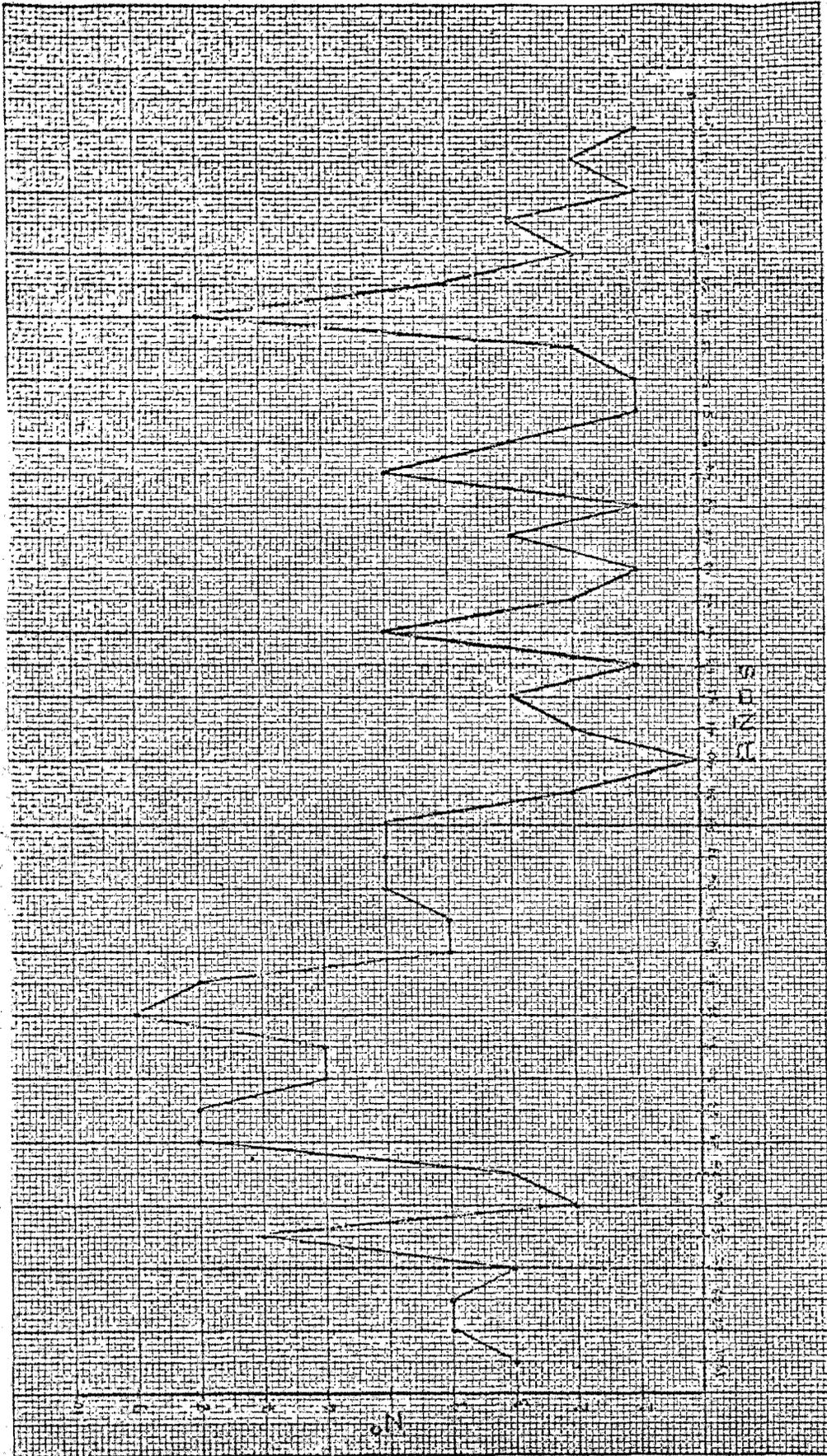


Fig. 9

Número de ciclones por año,
registro de 1921 a 1960.
(Tomado de Anónimo 1963)

ningún mes seco, el otro factor de variación), sin embargo Coyame presenta el valor más próximo a San Pedro Sabanas en lo que respecta a oscilación de la temperatura, y su valor de diversidad es inferior al de otros muestreos.

Ya que los valores para las cuatro variables no parecen seguir ningún gradiente norte-sur, podemos asegurar que el factor clima no explica el comportamiento en diversidad de estos cinco muestreos restantes (B, T-7, H-49/50, P.-69a y C).

CICLONES

Antes de abandonar el factor clima, es conveniente revisar aunque en forma somera, el efecto de los ciclones, a pesar de que estos se expresan en los valores de temperatura y precipitación, ya que son importantes como factor de disturbios. Los datos de ciclones han sido obtenidos del Boletín Hidrológico # 18 (Anónimo 1962) y # 19 (Anónimo 1963) Secretaría de Recursos Hidráulicos - en la gráfica de la Figura 9 puede observarse el número de ciclones por año de 1921 a 1960. El promedio de ciclones anual para la planicie costera del Golfo de México es de 3.5. El número de ciclones que afectaron las localidades de los muestreos A, B y C fueron de 6, 6 y 7 respectivamente, lo cual indica que el efecto ciclónico es más o menos igual a través de las localidades comparadas.

Suelo

La mayoría de los trabajos botánicos o ecológicos de las zonas tropicales calido-húmedas de México, han demostrado que el factor más importante para la vegetación de las mismas es el suelo.

Suelos Rojos Lateriticos (Semimaturum)

Hor	A ₁	A ₃	B ₂₁	B ₂₂
Prof.	0-24	24-48	48-78	78-180
Co.H	7.5YR 3/2	5YR 4/6	5YR 4/6	2.5YR 3/6
Co.S	10YR 5/3	5YR 5/6	5YR 5/6	2.5YR 4/6
(%) Arc.	20.4	23.4	38.3	37.9
(%) Lim.	22.9	24.3	15.4	15.8
(%) Are.	41.3	41.9	31.2	34.1
(%) Gra.	15.4	10.4	15.1	12.4
pH.	5.5	5.3	5.1	5.3
(%) C.	2.2	0.9	0.4	0.1
(%) Nt.	0.19	0.07	0.04	0.03
C/N	11.5	13.1	11.0	3.3
C.I.C.	11.9	8.7	8.7	8.6

Suelos Rojos Lateriticos (Inmaturum)

Hor	A ₁	B ₁	B ₂	C ₁
Prof.	0-16 cms.	16-35	35-67	67-150
Co.H.	10YR 3/3	5YR 4/6	2.5YR 4/6	2.5YR 3/6
Co.S.	10YR 5/3	5YR 5/6	2.5YR 6/8	2.5YR 4/8
(%) Arc.	12.3	29.7	48.5	47.1
(%) Lim.	12.7	9.5	12.7	14.1
(%) Are.	30.2	21.7	20.0	18.9
(%) Gra.	44.8	39.2	18.9	19.9
pH.	5.3	5.2	5.2	5.3
(%) C.	2.19	0.88	0.34	0.16
(%) Nt.	0.11	0.06	0.04	0.03
C/N	19.9	14.7	8.5	5.3
C.I.C.	9.9	10.5	11.4	13.0

CUADRO N^o 3

Tomado de Cuanalo (1964)

Suelos Aluviales

Hor.	A ₁	C ₁	C ₂	C ₃
Prof.	0-20	20-62	62-103	103-150
Co.H.	10YR 4/3	10YR 5/4	10YR 6/3	10YR 5/4
Co.S.	10YR 6/3	10YR 6/4	10YR 6/4	10YR 6/4
(%) Arc.	38.8	38.1	23.1	32.1
(%) Lim.	54.9	57.4	61.3	57.3
(%) Are.	6.3	4.5	15.6	10.6
(%) Gra.	0.0	0.0	0.0	0.0
pH.	5.4	5.5	5.6	5.8
(%) C.	2.52	0.72	0.18	0.34
(%) N _t	0.24	0.09	0.04	0.05
C/N	10.5	8.0	4.5	6.8
C.I.C.	27.4	22.9	10.8	12.2

Litosuelos Karsticos

Hor.	(A) D	(A) D
Prof.	0-12	12-23
Co.H.	10YR 2/2	10YR 2/10
Co.S.	10YR 2/2	10YR 2/2
(%) Arc.	36.9	36.2
(%) Lim.	24.4	32.2
(%) Are.	37.9	28.6
(%) Gra.	0.8	3.0
pH	6.7	6.6
(%) C	7.00	4.19
(%) N _t	0.81	0.46
C/N.	8.6	9.1
C.I.C.	70.7	67.1

CUADRO N^o 3

Tomado de Cuanalo (1964)

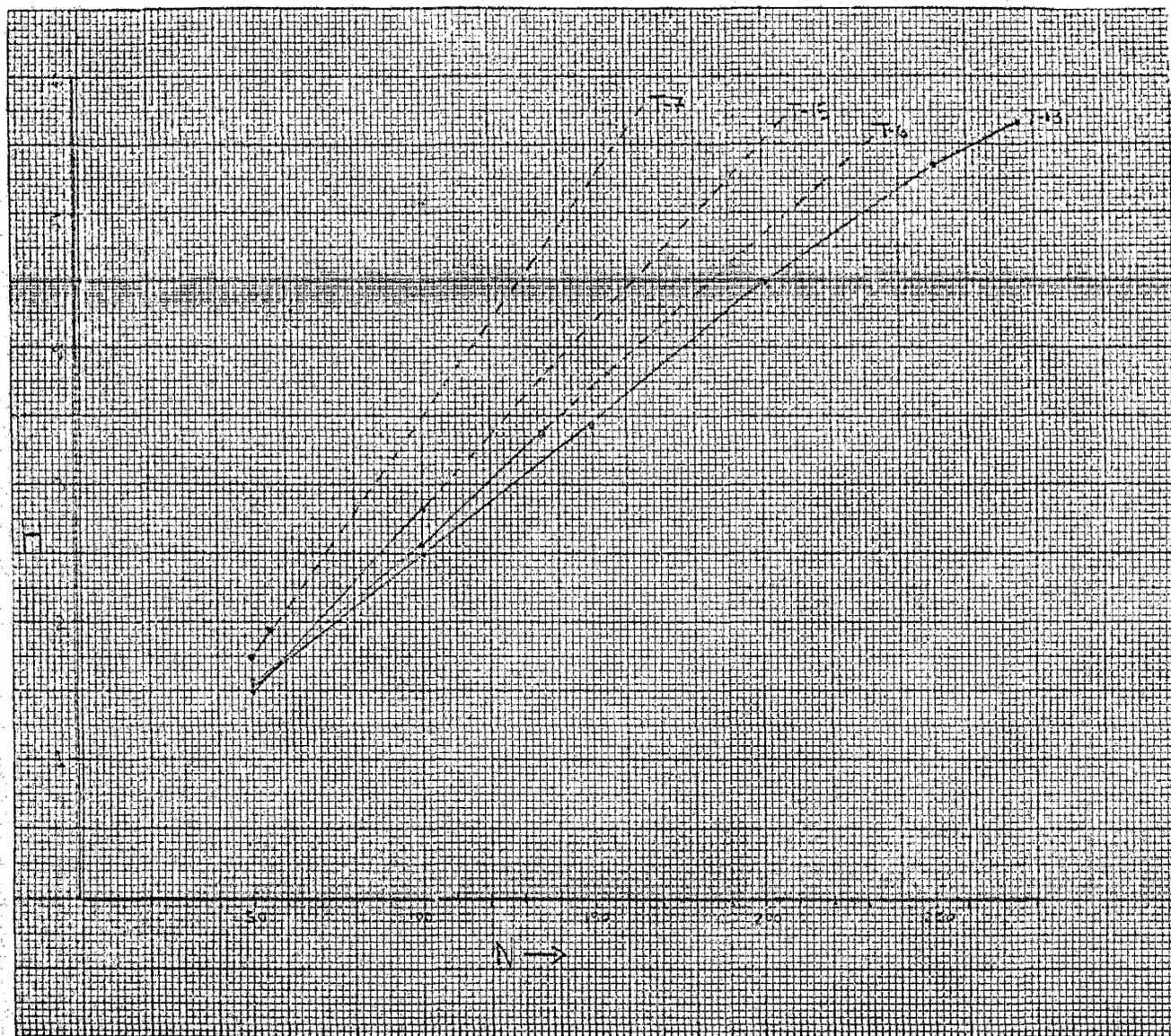


Fig. 10

Diversidad de Especies en cuatro Selvas
de Tuxtepec, Oaxaca sobre suelos diferentes

T-7 Selva de Terminalia amazonia
T-15 Selva de Robinsonella mirandae
T-6 Selva de Andira galleottiana
T-13 Selva de Brosimum alicastrum

Este hecho puede tener una explicación, ya que la relativa juventud de los suelos, provoca que estos se encuentren poco diferenciados de la roca madre, de tal forma que existe una enorme variación edáfica dentro de áreas relativamente pequeñas, aún más, es posible asegurar que "una mayoría de las variaciones fisonómicas o florísticas notables de la vegetación, responden primeramente a variaciones edáficas o topográficas mientras que el clima solo marca diferencias muy generales en las masas de vegetación" (Sarukhán - - 1968a).

El efecto del suelo sobre la vegetación tropical ha sido señalado en función del agua aprovechable para las plantas por Sarukhán - - 1968a, y en función de algunos nutrimentos importantes como el calcio, catión que restringe la entrada de ciertas especies (Gómez Pompa 1967). Este último autor inclusive ha propuesto después de analizar el comportamiento de algunas especies importantes bajo condiciones edáficas diferentes, tres grandes grupos de factores que afectan y determinan los diferentes tipos de vegetación y sus diferentes asociaciones: a) factores ambientales altamente selectivos, como los suelos derivados de calizas, los suelos mal drenados de sabana o los pantanos salobres del mangle, ya que las especies que habitan estos tipos de suelo, restringen su distribución a ellos independientemente del clima, topografía e incluso textura y estructura del mismo suelo. b) factores ambientales pobremente selectivos, donde el comportamiento de las especies varía de acuerdo a una multitud de factores, y c) factores intermedios, los cuales son fuertemente selectivos localmente, pero varían en especies de región a región, ejemplo: suelos aluviales recientes.

El conocimiento de los diferentes suelos tropicales y de sus efectos sobre la vegetación, son hasta este momento mínimos, los prime

ros trabajos al respecto han sido efectuados en la región de Tuxtepec Oaxaca, por Cuanalo (1964) y Barreto (1964) dentro de los estudios que la Comisión de Dioscoreas viene realizando. Por tal motivo y en el intento de establecer alguna relación entre suelo y diversidad de las selvas altas, fueron obtenidos datos de diversidad de algunas selvas de Tuxtepec Oaxaca, que se desarrollan sobre diferentes tipos de suelos.

Las selvas seleccionadas fueron: selva de Terminalia amazonia (T-7) sobre suelos rojos lateríticos (Semimaturum); selva de Andira galleottiana sobre suelos aluviales húmedos; selva de Robinsonella mirandae sobre litosuelos (Cársticos) de partes bajas; y selva de Brosimum alicastrum sobre litosuelos en fuertes pendientes; localizadas a una altitud sobre el nivel del mar de 50 m, 50 m, 80 m, y 60 m respectivamente, para las cuales fueron tomados datos de la diversidad de árboles con una circunferencia mayor o igual a 20 cm (6.5 cm de diámetro), como en el resto de los muestreos. Los resultados aparecen en la gráfica de la Figura 10, donde puede observarse que el valor de diversidad más alto corresponde a la selva de T. amazonia, siguiendo, selva de R. mirandae, selva de A. galleottiana y finalmente selva de B. alicastrum.

El análisis de los suelos anteriormente citados, efectuado por Cuanalo (1964), no hace aparente ninguna relación entre algún elemento o característica del suelo y la diversidad, aun cuando existen diferencias notables de profundidad, textura, pH, calcio, etc. entre los suelos comparados, (cuadro 3).

En el cuadro 4, usando los datos de Barreto (1964) sobre la Humedad aprovechable de los suelos en comparación, podemos observar la relación existente entre el dato edáfico anterior y la diversidad

SUELO	VEGETACION	CALIF.	H
Laterítico rojo (Semimaturum)	Selva de <u>Terminalia amazonia</u>	15.56	3.500
Litosuelo-Rendzina, en declive	Selva de <u>Robinsonella mirandae</u>	13.87	2.800
	Selva de <u>Brosimum alicastrum</u>		2.490
Litosuelo. Rendzina sin declive	Selva de <u>B. alicastrum</u>	11.23	2.490
Laterítico rojo (Inmaturum)	Bosque perenniduri folio de <u>Quercus sp.</u>	9.02	1,372

CALIF-Promedio de Humedad aprovechable (de Barreto 1964)

H- Diversidad de las selvas para 100 individuos

CUADRO N° 4

Relación entre la humedad aprovechable del suelo
y la diversidad de algunas selvas de Tuxtepec, Oaxaca.

Selva de Brosimum alicastrum
Huichihuayan, S.L.P.
Suelos calizos

H = 2.254

Selva de Ficus-Bernoullia
Los Tuxtias, Veracruz
Suelos de cenizas volcánicas

H = 3.300

Selva de Brosimum alicastrum
Tuxtepec, Oaxaca
Suelos calizos

H = 2.490

Selva de Terminalia amazonia
Tuxtepec, Oaxaca
Suelos rojos lateríticos

H = 3.500¹

Selva de Dialium-Guatteria
Huimanguillo, Tabasco
Suelos arcillosos oscuros

H = 3.440

Selva de Brosimum alicastrum
Pichucalco, Chiapas
Suelos calizos

H = 3.460

CUADRO 5

Relación entre la diversidad y el suelo de algunas selvas localizadas a diferentes latitudes.

¹ dato extrapolado

de las selvas, lo cual indica que el buen éxito de los suelos en retener y proporcionar humedad suficiente, constituye un factor limitante para el establecimiento y desarrollo de las especies y por lo tanto para la diversidad. El caso más evidente lo constituye la presencia de un encinar de bajas altitudes (cuyo valor de diversidad ha sido incluido para mejor entender la relación suelo-diversidad), que se encuentra sobre un suelo laterítico rojo, cuya capacidad para retener agua es mínima (la cual a su vez está en función de la cantidad de grava). En cuanto a los litosuelos, estos se encuentran en desproporción junto a otros tipos de suelo, debido al rápido drenaje de los mismos como resultado de la naturaleza porosa de los materiales y a las fuertes pendientes en las que se encuentran, lo cual provoca que por lo general este tipo de suelo soporte un número mayor de especies caducifolias dentro de selvas clasificadas como altas subperennifolias, y presente una menor diversidad al compararse con otras selvas que se desarrollan sobre otros tipos de suelos. Tal es el caso de la selva de Brosimum alicastrum. (Cabe aclarar que la selva de Robinsonella mirandae, se localiza en las partes bajas de los cerros cársticos, colindando con las planicies que soportan a las selvas de Terminalia amazonia, por lo que, al ser un tipo transitorio entre las selvas de Brosimum y las de Terminalia, como todo ecotono, comparte especies de ambos tipos, enriqueciendo su diversidad).

Ahora bien, si comparamos la diversidad de la selva de Brosimum alicastrum, de Tuxtepec Oaxaca, con la encontrada en otras selvas de B. alicastrum hacia el sur y hacia el norte, es decir si tomamos en cuenta el factor latitud, y tenemos presente que los litosuelos o derivados de calizas constituyen un factor altamente se

lectivo, observaremos que la diversidad disminuye hacia el norte, como en la selva de Brosimum alicastrum encontrada en Huichihua-
 yan S.L.P., también sobre suelos calizos (aunque en este caso como
 hemos visto, interviene en gran parte el factor clima) y se incre-
 menta hacia el sur como en la selva de B. alicastrum de Pichucal-
 co, Chis. nuevamente sobre suelos calizos (esta vez con clima -
 prácticamente igual al de la región de Tuxtepec Oaxaca). Cuadro 5.
 Aun más, la diversidad de esta última selva de Pichucalco, Chis.,
 que hemos considerado bajo condiciones edáficas limitantes, posee
 una diversidad mayor que la selva de Ficus-Bernoullia sobre sue-
 los derivados de cenizas volcánicas, la selva de Terminalia ama-
zonía sobre suelos rojos lateríticos y la selva de Dialium-Gua-
tteria, sobre suelos arcillosos oscuros; todas ellas dentro de -
 localidades más al norte.

Todo lo anterior indica que si bien la diversidad se encuentra es-
 trechamente relacionada al suelo dentro de una determinada locali-
 dad, la comparación de la diversidad de especies a diferente lati-
 tud, bajo condiciones edáficas similares, sugiere la existencia de
 un nuevo factor que determina las diferencias en diversidad, más
 allá de la influencia del suelo.

FACTORES HISTORICOS

Factor antropógeno

Teniendo en cuenta que las áreas presentes de estudio, fueron ocu-
 padas en el pasado, por sendas civilizaciones precolombinas locali-
 zadas en las regiones: Huasteca, Olmeca y Maya, y aun cuando es -
 difícil precisar el grado en el cual los hombres pertenecientes a
 esas culturas primitivas modificaron la vegetación, estableciendo

cambios ecológicos notables, hemos creído necesario incluir algunos datos sobre este aspecto.

Miyakawa (1966) ha propuesto una hipótesis que asegura que el nacimiento de estas antiguas civilizaciones, tuvo lugar dentro de las selvas tropicales húmedas, hecho que permitió el paso del período formativo posterior (400 a.c. -300 d.C.) al período clásico (300 - 1000 d.C.).

Bennett (1966) ha aportado numerosas evidencias de modificaciones sobre las selvas tropicales húmedas de América, por efecto de los hombres primitivos: "sin importar cual sea el nivel de su economía, el hombre generalmente es capaz de alterar hasta cierto grado, la fitofisonomía de las regiones donde habita y que explota. Aunque la mayoría de los ecólogos aceptan con pocas reservas el hecho que el hombre actual está grandemente influenciado por la cubierta vegetal en grandes regiones del ecosistema mundial, frecuentemente se resisten a aceptar la idea de que el hombre primitivo pudiera haber logrado lo mismo. Sin embargo es bien claro que los amerindios fueron capaces de modificar la capa de vegetación sobre grandes regiones de América Latina en tiempos precolombinos, y de hecho que así lo hicieron. El medio principal por el cual se lograron estos cambios fué el uso del fuego".

Ese mismo autor, utilizando datos de crónicas de la conquista, ha demostrado que regiones donde hoy existen grandes zonas selváticas, por aquellas épocas eran áreas de cultivo.

Saver (1958) asegura que en México, géneros como Brosimum, Achras, Cedrela, Swietenia, etc. son remanentes de lugares habitados por hombres que protegieron esas especies.

Como hemos dicho en un principio existen enormes dificultades para poder valorar estos hechos, solamente el efecto que en la actualidad tiene el hombre sobre la vegetación y el estudio y origen de la vegetación secundaria podrían darnos mayores datos. Al respecto, Gómez Pompa (1968) et.al. y Jenkins (comunicación personal de M. Sousa) se encuentran actualmente estudiando la ecología del establecimiento de la vegetación secundaria, los primeros en zonas calido-húmedas de México, y el segundo en Costa Rica.

El Pleistoceno

La situación geográfica de la selva tropical húmeda en México (es decir las selvas altas), en el límite boreal de su distribución en el continente americano, hace necesario revisar los posibles efectos histórico-geológicos más recientes, particularmente el efecto de las glaciaciones que tuvieron lugar durante el período pleistocénico, pues es bien sabido, que si bien las zonas tropicales no sufrieron la invasión de glaciares, si tuvieron que soportar notables cambios climáticos.

Budel (1957) indica que durante esa época las regiones tropicales fueron más húmedas y moderadamente más frías que en el presente, el incremento en la precipitación se debió a la frecuente intrusión de masas de aire frío dentro de áreas de bajas latitudes, ese mismo autor supone que en los trópicos, durante esas épocas, la temperatura osciló de 4°C a 5°C. Emiliani (1964 y 1966) mediante el análisis de O^{18} de foraminíferos, obtuvo datos de que la temperatura en la superficie del Mar Caribe, osciló durante los estados glaciares e interglaciares, de 21-22°C a 26-27°C.

Sears y Clisby (1955) en un estudio palinológico de cuatro géneros indicadores (Abies, Alnus, Quercus y Pinus) registraron osci-

laciones de humedad y temperatura durante el Pleistoceno para el área de la ciudad de México. Miranda (1960) en un estudio sobre las afinidades de la flora arbórea de regiones húmedas del sureste de México, hace notar ya la importancia de los sucesos histórico-geológicos sobre la vegetación tropical mexicana. Más recientemente, Sarukhán 1968a y 1968b y Sousa, 1968 y comunicaciones personales, se han dedicado, a examinar los posibles efectos de las variaciones climáticas del Pleistoceno sobre la vegetación tropical de México; si bien su tratamiento ha sido hasta ahora fragmentario, estos autores anuncia un trabajo más amplio para el futuro. Las ideas principales de dicho examen, pueden resumirse de la siguiente manera:

Algunos hechos derivados de los estudios actuales en las zonas calido-húmedas de México, como son la presencia de pinares y encinares en bajas altitudes, dentro de áreas de distribución normalmente ocupadas por selvas altas, sobre suelos poco favorables; la amplia distribución y la notable riqueza florística del bosque caducifolio (límite altitudinal superior de la selva alta), compuesto de elementos arcto-terciarios (boreales) y neotropicales; la gran amplitud altitudinal de algunas de las especies dominantes en las selvas altas, y el bajo porcentaje de géneros endémicos en las zonas calido-húmedas de México (Rzedowski 1962), hacen posible suponer junto con otras evidencias (paleoclimáticas y zoogeográficas), que durante el Pleistoceno el abatimiento de la temperatura (por lo menos de 4°C) ocurrido por el efecto periglaciario, hizo que el bosque caducifolio hoy limitado a una franja altitudinal que va de los 900 m a los 2000 m desplazara a la selva alta hacia el sur. Para nuestro intento de encontrar una explicación a la diversidad,

el hecho más significativo del planteamiento anterior, lo constituye la casi total ausencia de géneros endémicos (4%) en el área calido-húmeda. Si esto es realmente efectivo, la problemática de la diversidad en las selvas altas se reduce a los mecanismos por los cuales las especies desplazadas hacia el sur, colonizaron las nuevas áreas abiertas del norte, en el momento en el cual, al desaparecer el efecto periglaciario la temperatura ascendió. Estas especies "colonizadoras", junto con las especies "tropicales" que resistieron los efectos pleistocénicos y no fueron desplazadas, formarían los elementos específicos de las selvas altas actuales.

Puesto que el aumento en dominancia por una especie reduce la diversidad, esta última se encuentra fuertemente determinada para nuestro caso particular por el número de especies provenientes del sur que alcanzaron una amplia distribución dentro de la zona calido-húmeda recién abierta, lo cual está íntimamente relacionado a las características propias de cada especie y a sus posibilidades de éxito en la competencia por los diversos nichos.

Utilizando la información contenida en el libro de Pennington y Sarukhán (1968)⁹, fué elaborado el mapa de la Figura 11, donde se muestra la distribución actual de 65 especies arbóreas dentro de los límites de la selva alta en México; los resultados son altamente significativos, el número de especies con una amplia distribución se reduce de sur a norte, así para las áreas menos boreales y con mayor diversidad, el porcentaje de especies presentes es muy alto; 96.92% en Chiapas y 78.45 % en Tabasco, siendo notable la reducción hacia la península de Yucatán: 58.45 % para Campeche, 53.78 % para Quintana Roo y 38.46 % para Yucatán, y hacia el norte: 64.61 % en los Tuxtlas Veracruz, 67.69 % en el noroeste de Oaxaca (región de Tuxtepec),

35.37 % para el centro de Veracruz y finalmente el 23.07 % para el sureste de San Luis Potosí¹, donde se localiza el límite boreal de la selva tropical húmeda. Esta disminución de taxa hacia el norte o hacia las altas latitudes, no solo comprende el territorio mexicano, sino muy probablemente las regiones más al sur; Miranda - - (1959) halla en la base de la península de Yucatán el límite norte de 30 géneros con distribución continental (Centro y Sudamérica). Todo lo anterior hace posible asegurar que el factor histórico-geológico constituye el factor primordial en el entendimiento de la diversidad de las selvas altas comparadas, el mecanismo detallado sin embargo, es hasta el momento inexplicable por la imposibilidad de manejar información que no sea la actual, y es posible que el conocimiento minucioso de los diferentes acontecimientos climáticos que tuvieron lugar desde la última glaciación, el registro fósil y el profundo conocimiento florístico, permitan vislumbrar con exactitud el papel que juega este factor no solo en la diversidad, sino en otros muchos aspectos ecológicos.

Diversidad y altitud

Otro hecho importante de los planteamientos de Sarukhán 1968a y - 1968b y Sousa 1968, es el gran desarrollo florístico del bosque caducifolio establecido en un extraordinario trabajo por Miranda y Sharp (1950), lo cual provoca que en ciertas áreas la diversidad sea mayor en el bosque caducifolio que en la misma selva alta; este interesante fenómeno fué señalado desde principios de siglo por

¹ Para la región de Los Tuxtlas Veracruz, se hicieron adiciones de especies no registradas por dichos autores.

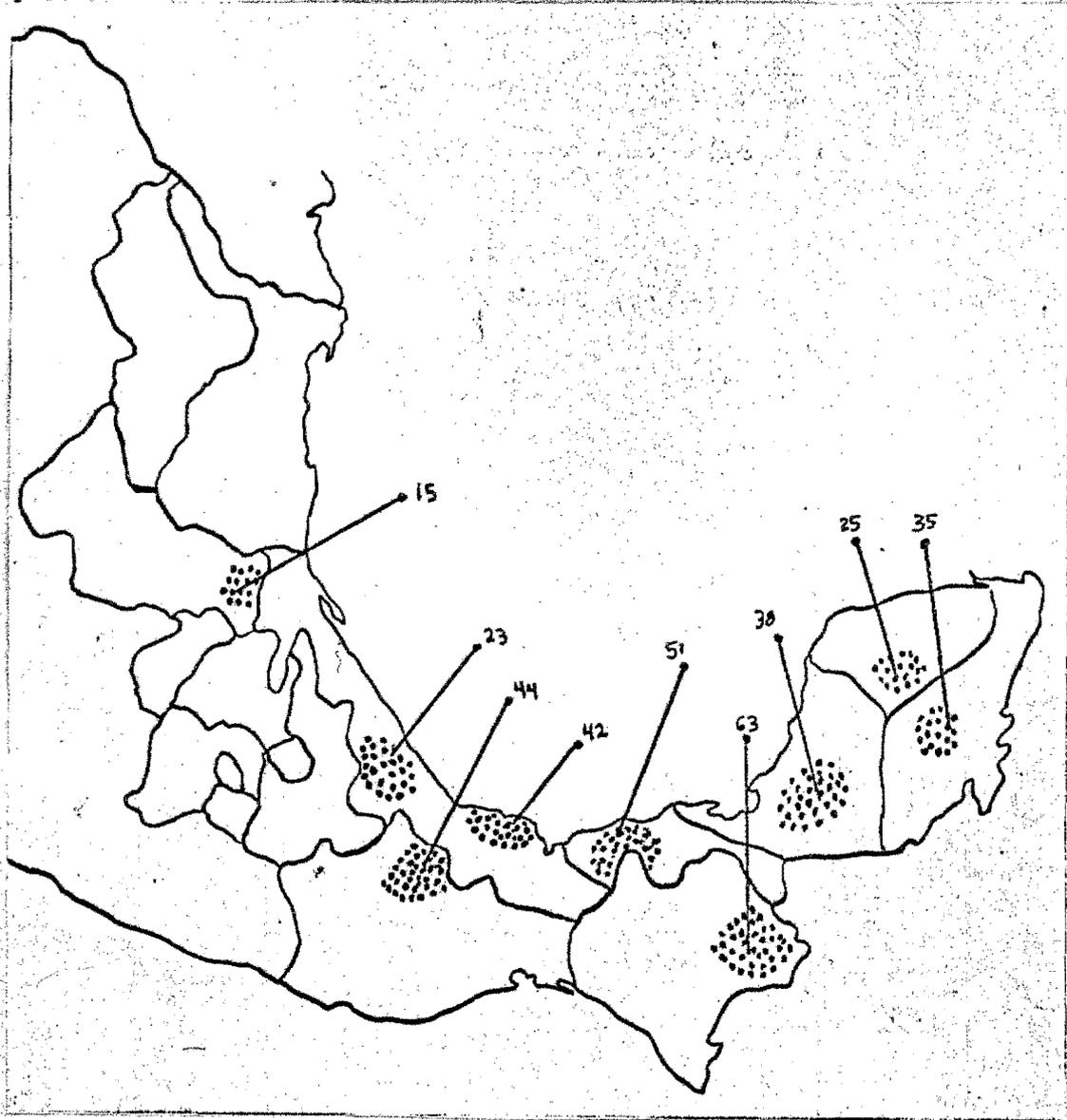


Fig. 11

Distribución de 65 especies arbóreas
dentro del área de distribución de la
Selva Alta.

Gadow (1907-1909) quién llegó a determinar que el máximo de especies vegetales en el sureste de México se halla entre los 1200 y 1500 m de altitud.

En base a lo anterior fué llevado a cabo un estudio comparativo de la diversidad a diferentes gradientes altitudinales en una región determinada de la zona calido-húmeda de México, en este caso la región de Los Tuxtlas, Veracruz, donde la presencia de numerosas montañas la hacen un área ideal para este tipo de estudios.

La metodología seguida durante los muestreos fué semejante a la -
adeptada en los otros muestreos personales, y en la determinación de los diferentes tipos de vegetación fueron seguidos los propuestos por Sousa (op. cit.) a quién se debe el estudio florístico y de vegetación más detallado de esa región.

Dentro del sistema volcánico de Los Tuxtlas que comprende cinco grandes centros de erupción independientes (Friedlander y Sonder 1924), destacan el Cerro El Vigía de Santiago Tuxtla y el Volcán de San -
Martín Tuxtla, en donde fueron efectuados los muestreos.

En el primero, fué efectuado un muestreo a los 760 m de altitud -
s.n.m. dentro de una selva de Lauráceas mezclada con Encinar; y en el San Martín tuvieron lugar dos muestreos, uno a los 1210 m de altitud dentro del bosque caducifolio de Meliosma alba y el otro a -
los 1440 m dentro de la selva baja perennifolia de Oreopanax xala-
pensis.

Los tres muestreos altitudinales fueron comparados con el muestreo B, que corresponde a una selva de Ficus-Bernoullia a 90 m de altitud s.n.m. (Figura 12).

Los resultados obtenidos en los muestreos pueden observarse con detalle en los cuadros B1, B2 y B3, así como en el cuadro B (ver se-

CUADRO B¹

No	NOMBRE CIENTIFICO	No	No A
1	Malmea depressa	16	16
2	Phoebe sp.	16	32
3	Croton niveus	14	46
4	Quercus skinneri	6	52
5	Cephaelis elata	3	55
6	Myrsinaceae	5	60
7	Rondeletia sp.	4	64
8	Myrcia sp.	3	67
9	Ardisia compressa	3	70
10	Psychotria ap.	3	73
11	Nectandra salicifolia	3	76
12	Coccoloba sp.	2	78
13	Desconocido C	2	80
14	Pithecellobium arboreum	2	82
15	Desconocido D	2	84
16	Eugenia sp.	2	86
17	Desconocido A	1	87
18	Desconocido B	1	88
19	Mollinedia guatemalensis	1	89
20	Dendropanax arboreus	1	90
21	Calophyllum brasiliensis	1	91
22	Senecio arborescens	1	92
23	Myriocarpa longipes	1	93
24	Psychotria uliginosa	1	94
25	Lonchocarpus sp.	1	95
26	Calatola laevigata	5	100

-CUADRO B²

No	NOMBRE CIENTIFICO	No IND.	No. TOTAL
1	Trichilia glabra	10	10
2	Platymiscium sp.	2	12
3	Olmediella betschleriana	7	19
4	Meliosma alba	9	28
5	Eugenia sp. (A)	21	49
6	Eugenia sp. (B)	1	50
7	Xylosma quichense	6	56
8	Ardisia compressa	3	59
9	Dendropanax arboreus	2	61
10	Eugenia sp. (C)	2	63
11	Sloanea sp.	1	64
12	Ulmus mexicana	1	65
13	Hedyosmum mexicanum	8	73
14	Roupalea borealis	1	74
15	Nectandra sp.	1	75
16	Prunus brachyobotria	2	77
17	Urera elata	5	82
18	Engelhardtia mexicana	3	85
19	Talauma mexicana	1	86
20	Licaria cervantesii	1	87
21	Phoebe gentlei	1	88
22	Desconocido A	2	90
23	Pithecellobium vulcanorum	3	93
24	Erythrina macrophylla	2	95
25	Guarea chichón	1	96
26	Turpinia paniculata	1	97
27	Desconocido B	1	98
28	Desconocido C	1	99
29	Desconocido D	1	100

-CUADRO B³

No	Nombre Científico	No IND.	No TOTAL
1	Palicourea galeottiana	1	1
2	Eugenia sp. (A)	6	7
3	Eugenia sp. (B)	1	8
4	Ilex nitida	1	9
5	Litsea sp.	1	10
6	Rapanea juergensenii	6	16
7	Oreopanax xalapensis	53	69
8	Senecio arborescens	8	77
9	Clusia salvinii	16	93
10	Saurauia sp.	5	98
11	Prunus brachyobotria	2	100

gunda parte), las especies colectadas e identificadas, se han depositado también en el Herbario Nacional, Instituto de Biología, U.N.A.M., México (MEXU).

La diversidad de cada uno de los muestreos altitudinales, se muestra comparativamente en la gráfica de la Figura 13.

Como puede observarse, en efecto la diversidad aumenta ligeramente en el muestreo B² a la altitud en la cual el bosque caducifolio alcanza su máximo desarrollo (Sousa op. cit.) Tal diversidad sin embargo no supera a la de la selva alta (perennifolia) de esa misma región y es posible que esto sea explicado en función de la posición latitudinal de la región de Los Tuxtlas, ya que si comparamos la diversidad de otros muestreos latitudinales como los de Huichihuayan S.L.P. (A) y Misantla Veracruz (M-2) con la del bosque caducifolia, la de este último es mayor. En todo caso, la curva diversidad-altitud que hemos obtenido, es anormal si la comparamos con las obtenidas en regiones más al sur del continente americano; esto se hace efectivo por ejemplo en los datos de Veillon (1965), para Venezuela, donde la diversidad disminuye proporcionalmente con la altitud.

Otra evidencia que fortalece la hipótesis del efecto pleistocénico, la encontramos en la avifauna de la misma región de los Tuxtlas Veracruz. Wetmore (1943) señala que las aves de las montañas de esa región constituyen un relictos del Pleistoceno; André (1967) coincide con lo anterior y encuentra que de 258 especies de aves, el 26 % tienen afinidades hacia el norte, mientras el 44 % son de origen neotropical.

Con los datos obtenidos de este último autor hemos confeccionado la gráfica de la Figura 14 donde se observa que el máximo de espe

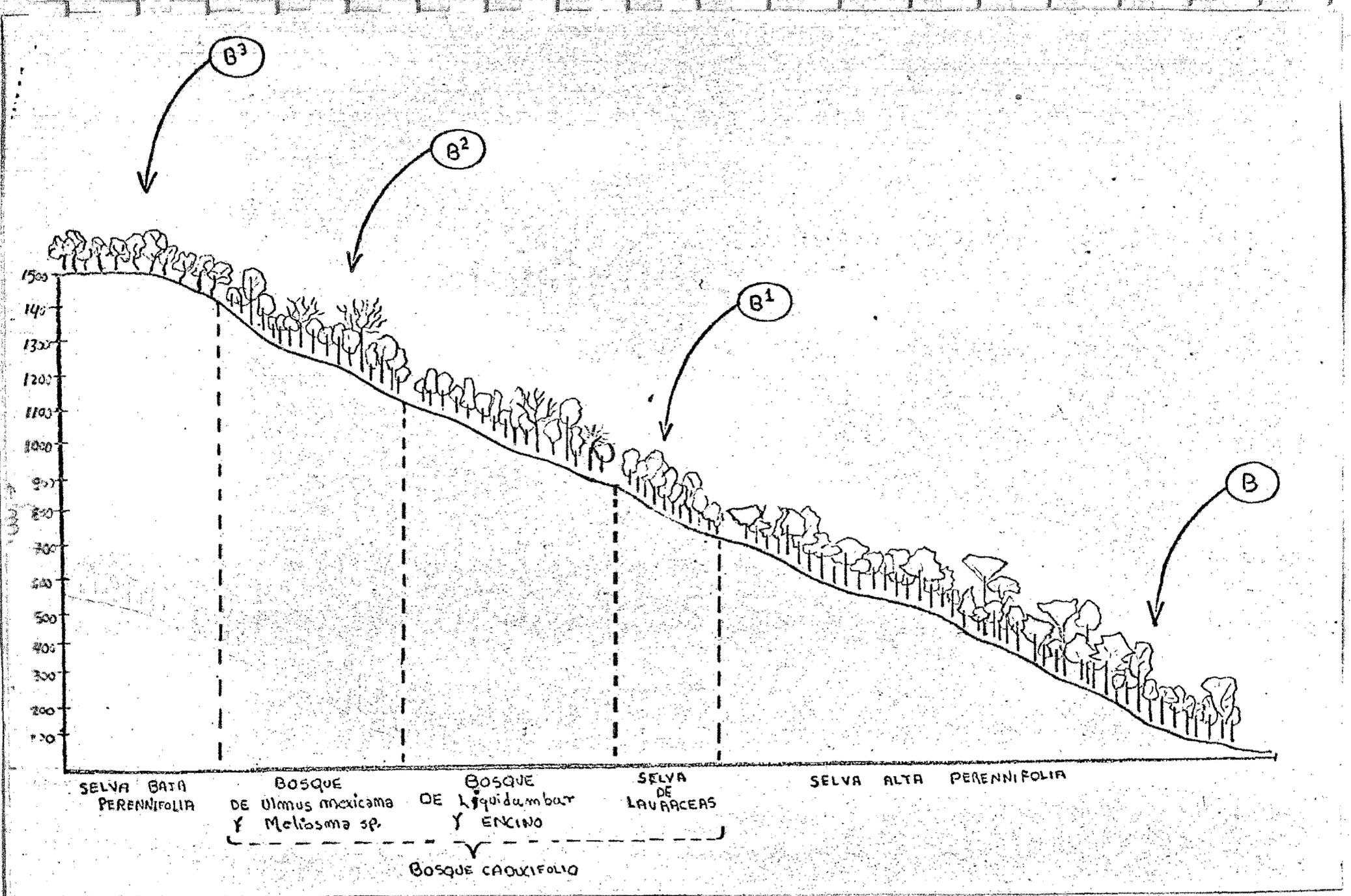


Fig. 12 Perfil diagramático de la vegetación de los Tuxtlas, Veracruz en el Cerro El Vigia y el Volcán de San Martín, mostrando los sitios de

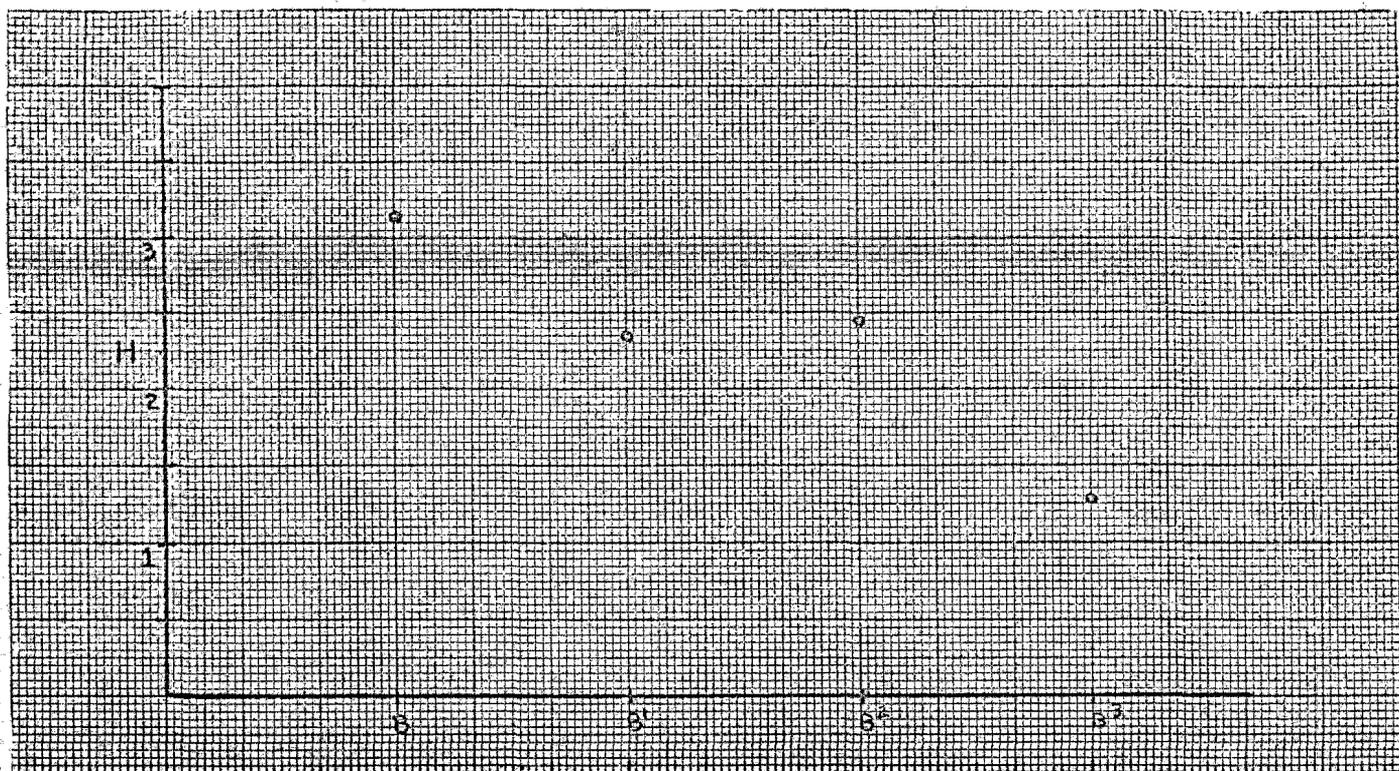


Fig. 13

Diversidad de especies de 4 muestreos altitudinales

B-	Selva de <u>Ficus-Bernoullia</u>	90m.
B'	Selva de <u>Lauraceas</u>	760m.
B ²	Bosque de <u>Meliosma alba</u>	1210m.
B ³	S.B.P. de <u>Oreopanax xalapensis</u>	1440m.

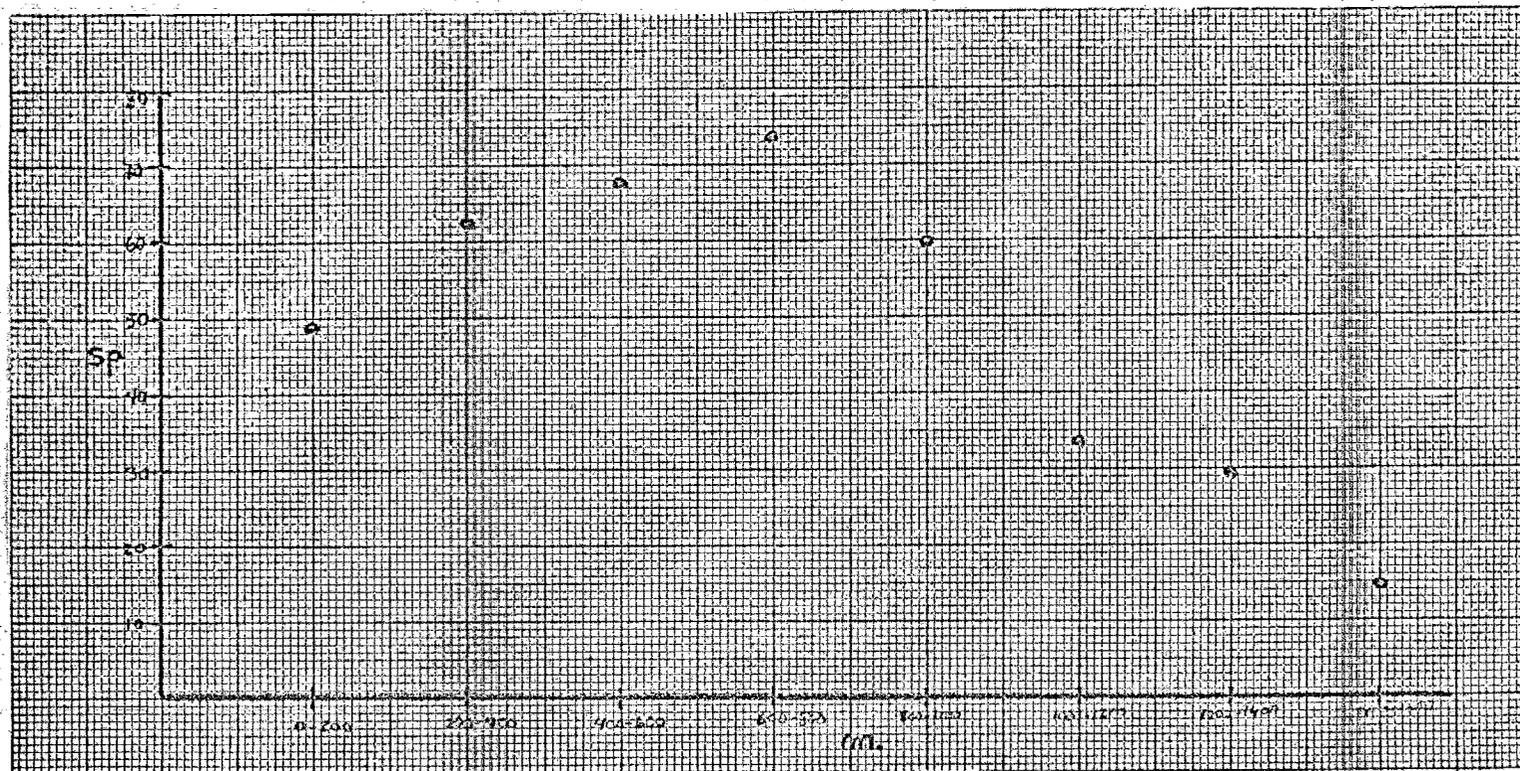


Fig. 14

Número de especies de aves y altitud
en metros, en Los Tuxtlas, Veracruz.

cies de aves se encuentra entre los 600 y los 800 m de altitud y no en lugares más bajos.

Finalmente es conveniente señalar la amplia distribución (inclusive dentro de otros tipos de vegetación) de las principales especies dominantes de las selvas altas perennifolias y subperennifolias en la república mexicana: Brosimum alicastrum, Sweetia panamensis, Bursera simaruba, Swietenia macrophylla, Bernoullia flammea, Manilkara zapota, Calophyllum brasiliense, son algunas especies con una gran distribución y dominantes o co-dominantes en estos tipos de selva. González Medrano (comunicación personal) ha hallado ejemplares de Mirandaceltis monoica, Bursera simaruba y Trophis racemosa a escasos 200 km al sur de los Estados Unidos de Norte-América en el estado de Tamaulipas, lo cual nos indica la capacidad de adaptación de estas especies en diferentes condiciones ambientales, lo que posiblemente les permitió soportar las condiciones climáticas que acompañaron al efecto periglaciario en México, de tal forma que en la actualidad ocupan posiciones importantes dentro de las selvas tropicales.

DISCUSION GENERAL

La revisión de los factores actuales e históricos que hemos efectuado, nos permite diseñar un esquema general que explique el aumento hacia el sur de la diversidad de especies de las selvas que hemos comparado.

Partiendo de dos evidencias concretas: a) el desplazamiento de la selva alta hacia el sur por el efecto periglaciario, y b) la ausencia de géneros endémicos en las regiones calido-húmedas de México, podemos establecer que las selvas altas de la república mexicana, constituyen una entidad biótica inmadura, ya que, los mecanismos de especiación posteriores a toda etapa de colonización de un área, se encuentran aun en las primeras fases, lo cual determina que la diversidad de las mismas no pueda ser explicada en términos estructurales y de equilibrio, es decir, que las relaciones entre los organismos y el habitat no aportan evidencias para comprender la diversidad, porque de hecho, los habitats de las selvas no han sido "saturados" todavía por las especies.

Por lo anterior podemos considerar que las especies que habitan en las selvas altas de la planicie costera del Golfo de México, corresponden a dos tipos principales: especies que resistieron el efecto periglaciario o especies pre-establecidas, y especies provenientes del sur o especies colonizadoras. Este carácter hipotético de las especies, nos permite suponer que hacia el norte donde las condiciones climáticas son menos favorables para el establecimiento de la selva como hemos visto, y de acuerdo a las condiciones edáficas particulares de cada área, la diversidad es menor porque la probabilidad de que las especies colonizadoras ocupen esas áreas, es también menor.

En otras palabras, en áreas menos favorables desde el punto de vista climático y (o) edáfico (en nuestro caso las áreas más al norte y (o) selvas que se desarrollan sobre suelos con poca capacidad para retener agua), el número de especies que hemos denominado colonizadoras será menor porque durante la competencia que se establece por los habitats disponibles de esas áreas, las especies colonizadas se encuentran en desventaja ante las especies pre-establecidas cuya resistencia a condiciones desfavorables es mayor, lo cual provoca la dominancia más o menos absoluta de estas últimas.

El planteamiento anterior sería muy semejante a la hipótesis de -- MacArthur (1965) sobre la diversidad beta, pero adaptada a la situación particular de la selva alta.

Los alcances del presente trabajo, representados por la valoración de los resultados obtenidos, se encuentran limitados por una serie de hechos que es preciso señalar.

El primero de estos hechos, es indudablemente el tamaño de los muestras, ¿hasta qué punto estamos registrando la diversidad real de -- las selvas con los muestreos efectuados?; los datos obtenidos en -- otros trabajos indican que para este tipo de vegetación el área mínima se alcanza después de algunas hectáreas de muestreo. Poore -- (1968) observa que la curva especie-área, para una selva de Dipterocarpus en la península Malaya, se dobla aproximadamente a las 5 hectáreas. Sarukhán (1968a) señala para México que un área de muestreo de 10 000 m equivale aproximadamente al 70 % del total de las especies de la selva muestreada.

La limitación anterior, posiblemente sea superada por el hecho de -- haber tomado un número constante de individuos (100) para cada muestreo, lo cual significa, que comparamos fragmentos iguales de selva.

Otro aspecto lo constituye la ausencia de registros microclimáticos de las selvas que comparamos, ya que los datos de las estaciones meteorológicas, solamente nos informan del macroclima, el cual no refleja con exactitud las condiciones ambientales donde se desarrollan las selvas.

En cuanto al factor histórico-geológico (el efecto de las glaciaciones), existe confusión en torno a la relación causa-efecto, ¿la menor diversidad hacia el norte es una prueba de la existencia del efecto periglaciario? ó ¿las diferencias latitudinales de la diversidad son un resultado del efecto periglaciario?; aun más, existen divergencias entre algunos estudiosos de la biogeografía de México sobre el corrimiento de la vegetación durante el Pleistoceno (Martin y Harrel 1957, Dressler 1954, Braun 1955 y otros). Otra posible objeción, la constituye el hecho de haber comparado selvas que se desarrollan sobre distintos suelos, a pesar de que como demostramos, en las selvas de Brosimum alicastrum el efecto latitudinal funciona independientemente del suelo.

Todo lo anterior obliga a considerar a los resultados del trabajo como provisionales, ya que esos deberán ser completados en trabajos futuros más detallados.

Finalmente, es preciso señalar un aspecto que se repite continuamente a lo largo del presente trabajo: la importancia del estudio de la diversidad de especies, como variable ecológica indispensable en el entendimiento de una gran cantidad de problemas de la selva tropical húmeda de México y de otras partes del mundo.

RESUMEN

La comparación de la diversidad de especies de siete localidades con selvas altas perennifolias o subperennifolias de la planicie costera del Golfo de México, en base a los muestreos efectuados por el autor y a los datos de la Comisión para el Estudio de la Ecología de Dioscoreas (I.N.I.F. México), muestra que la diversidad de esas selvas - disminuye perceptiblemente hacia el norte.

El análisis de clima y suelo y la revisión del factor antropógeno y del efecto de las glaciaciones sobre esa región durante el Pleistoceno, permiten establecer que:

- 1) La diversidad de las dos selvas más boreales, puede ser explicada en términos de la estabilidad climática.
- 2) La influencia del suelo sobre la diversidad, aun cuando es de gran importancia, en las condiciones actuales de conocimiento no puede ser establecida con precisión; sin embargo, ha quedado en evidencia la enorme importancia que tiene para la diversidad de especies, la capacidad de los suelos de retener y almacenar agua.
- 3) Mientras las diferencias edáficas dentro de un área latitudinal, imprimen diferencias de diversidad a las selvas que soportan; selvas de latitudes diferentes en condiciones edáficas similares incrementan su diversidad de norte a sur.
- 4) El elemento histórico-geológico (efecto periglacial) constituye el factor más importante que determina el comportamiento latitudinal de la diversidad en las selvas altas comparadas.

BIBLIOGRAFIA

Andrle, R.F.- 1967 - Birds of the Sierra Tuxtla in Veracruz, México- Willson Bull. 79: 163-187.

Anónimo -1963- Datos de la región del Bajo Pánuco- Boletín Hidrológico 19 - S.R.H. México. 288 pp.

Anónimo -1962- Datos de la región del Sureste- Boletín Hidrológico 18 (segunda parte)- S.R.H. México 199 pp.

Anónimo -1960-1968- Informes I, II, III, IV y V de la Comisión de Estudios sobre la Ecología de Dioscoreas- Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, S.A.G. México.

Barreto, F.-1964-1966- Estudio de nueve perfiles de suelo en la región de Tuxtepec, Oaxaca- in: Anónimo 1960-1968 IV: 177-210.

Bennet, Ch. F.- 1966 - Algunas consideraciones sobre el hombre como agente ecológico en América Latina- Unión Geográfica Internacional 1: 22-30 - Soc. Mex. Geografía y Estadística.

Black, G.A.- Th. Dobzhansky & C. Pavan- 1950 - Some attempts to estimate the species diversity and populations density of trees in brazilian forest- Bot. Gazette. 111: 413-425.

Braun, E.L.- 1955- The phytogeography of unglaciated eastern United States and its interpretation- Bot. Rev. 21: 297-375.

Brown, W.L.-O. Wilson-1956- Character displacement- Syst. Zool. 5: 49-64

Budel, J.-1957- The periglacial morphologic effects of the Pleistocene

Cuanalo, H.- 1964-1966- Los grandes grupos de suelos en la región de Tuxtepec Oaxaca- in: Anónimo 1960-1968 4: 120-176.

BIBLIOGRAFIA

- Andrle, R.F.- 1967 - Birds of the Sierra Tuxtla in Veracruz, México- Willson Bull. 79: 163-187.
- Anónimo -1963- Datos de la región del Bajo Pánuco- Boletín Hidrológico 19 - S.R.H. México. 288 pp.
- Anónimo -1962- Datos de la región del Sureste- Boletín Hidrológico 18 (segunda parte)- S.R.H. México 199 pp.
- Anónimo -1960-1968- Informes I, II, III, IV y V de la Comisión de Estudios sobre la Ecología de Dioscoreas- Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, S.A.G. México.
- Barreto, F.-1964-1966- Estudio de nueve perfiles de suelo en la región de Tuxtepec, Oaxaca- in: Anónimo 1960-1968 IV: 177-210.
- Bennet, Ch. F.- 1966 - Algunas consideraciones sobre el hombre como agente ecológico en América Latina- Unión Geográfica Internacional 1: 22-30 - Soc. Mex. Geografía y Estadística.
- Black, G.A.- Th. Dobzhansky & C. Pavan- 1950 - Some attempts to estimate the species diversity and populations density of trees in brazilian forest- Bot. Gazette. 111: 413-425.
- Braun, E.L.- 1955- The phytogeography of unglaciated eastern United States and its interpretation- Bot. Rev. 21: 297-375.
- Brown, W.L.-O. Wilson-1956- Character displacement- Syst. Zool. 5: 49-64
- Budel, J.-1957- The periglacial morphologic effects of the Pleistocene climate over the entire world- Int. Geol. Rev. ----.
- Connell, J.H.-E. Orias- 1964- The ecological regulation of species diversity- Amer. Nat. 98: 399-414.

Cuanalo, H.- 1964-1966-Los grandes grupos de suelos en la región de Tuxtepec Oaxaca- in: Anónimo 1960-1968 4: 120-176.

De Wolf, G.P.-1964- On the sizes of floras- Taxon 13(5) : 149-153.

Dobzhansky, Th.-1950- Evolution in the tropics- Amer. Sci. 38: 209-221

Dreesler, R.L.-1954-Some floristic relationships between Mexico and United States- Rhodora 56: 81-96.

Emiliani, C.-1964- Paleotemperature analysis of the caribbean cores A-254-BR-C and CP-28 - Geol. Soc. Amer. Bull. 75: 129-144°.

----- 1966- Paleotemperature analysis of the caribbean cores P6304-8 and P6304-9 and a generalized temperature curve for the past 425 000 years- Jour. Geol. 74: 109-124.

Fisher, A.G.- 1960- Latitudinal variations in organic diversity- Evol. 14: 64-81.

Fisher, R.A.- A.S. Corbett & C.B. Williams- 1943- The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population- Jour. Anim. Ecol. 12: 42-58.

Friedlander, I.-R. Sonder- 1924- Ober das Vulkangebeit von San Martin Tuxtla in Mexico- Zeltschr. fur Vulknol. 7: 162-187.

Gadow, H.-1907-1909-Altitude and distribution of plants in Southern Mexico- Jour. Linn. Soc. Bot. 38:429-440.

García, E.-1964- Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen- México D.F. 71 pp.

Gómez Pompa, A.-1965- La vegetación de México- Bol. Soc. Bot. Mex. 29: 76-120.

----- 1966-Estudios botánicos en la región de Misantla, Veracruz Inst. Mex. Rec. Nat. Ren. A.C.- México D.F. 173 pp.

- 1967- Some problems of tropical plant ecology- Jour. Arnold Arb. 48: 104-121.
- 1968- Algunas ideas acerca de la vegetación secundaria tropical- Conferencia ofrecida en la Soc. Bot. de México- inédito.
- Gonzalez, L.- L. Hernández P.- 1964-1966 Vegetación de la zona de Huimanguillo, Tabasco. México- in: Anónimo 1960-1968 4:211-222.
- Good, I.J.- 1953-The populations frequencies of species-Biometrika 40: 237-264.
- Hairston, N.G.-1959- Species abundance and community organization- Ecology 40 : 404-416.
- Haldane, J.B.S.-1967- El tiempo en la biología-Seminario de Problemas Científicos y Filosóficos 3(6), U.N.A.M. México.
- Huttkinsson, G. E.- 1959-Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals- Amer. Nat. 93: 145-159.
- Klopfer, P.H.-1962- Behavioral aspects of ecology- Prentice Hall, Cliffs
- & R.H. MacArthur-1961- On the causes of tropical species diversity: niche overlap. Amer. Nat. 95: 223-226.
- Kohn, A.J.- 1967- Environmental complexity and species diversity- in the gastropod genus Conus on Indo West Pacific reef platforms- Amer. Nat. 101: 251-259.
- MacArthur, R.H.- 1965- Patterns of species diversity- Biol. Rev. 40: 510-533.
- & J.W. MacArthur- 1961- On bird species diversity- Ecology 42: 594-598.
- H. Recher & M. Cody-1966- On the relation between habitat selection and species diversity- Amer. Nat. 100: 319-332.

Margalef, R.- 1958- Information theory in Ecology-Reprinted from General Systems 3: 36-71.

Martin, P.S. & E.B. Harrell-1957- The pleistocene history of temperate biotas in Mexico and Eastern United States- Ecol. 38: 468-460.

McIntosh, R.P.- 1967- An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity- Ecol. 48: 392-404.

Miranda, F.- 1959- Vegetación de la península yucateca- in: Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento- Inst. Mex. Rec. Nat. Ren.A.C.

----- 1960-Posible significación del porcentaje de géneros bicontinentales en América Tropical- An. Inst. Biol. Univ. Mex. 30: 117-150.

-----& A.J. Sharp-1950-Characteristics of the vegetation of certain temperate regions of eastern Mexico- Ecol. 31: 313-333.

----- A. Gómez Pompa- E. hernandez X.- 1960- Un método para la investigación ecológica de regiones tropicales- in: Memorias del Primer Congreso Mexicano de Botánica- inédito.

----- & E. Hernandez X.-1963- Los tipos de vegetación de México y su clasificación- Bol. Soc. Bot. Mex. 28: 29-172.

Miyakawa, Z.- 1966- El nacimiento de viejas civilizaciones en el bosque tropical de mesoamérica- Unión Geográfica Int. 1: 178-183. Soc. Mex. geografía y Estadística.

Monk, C.D.-1967- Tree species diversity in the eastern deciduous forest with particular reference to North Central Florida- Amer. Nat. 101:173-87

----- & J.T. McGinnis-1966- Tree species diversity in six forests types in North Central Florida- J. Ecol. 54: 341-344.

Mosiño, A.P. & E. García- Inédito- The climates of Mexico.

Odum, E.- 1965- Ecología- Cía. Editorial Continental, México 201 pp.

Paine, R.T.-1966- Food web complexity and species diversity- *Amer. Nat.* 100: 33-46.

Pianka, E.R.-1966- Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts- *Amer. Nat.* 100 ...

----- 1967- On lizard species diversity: North flatland deserts
Ecology 48: 338-351.

Pennington, J.D. & J. Sarukhán- 1968- Los árboles tropicales de México-
Inst. Nal. Inv. Forestales (México) & F.A.O.

Perez, J.L.- 1966-1968 La vegetación de Pichucalco Chis.- in: Anónimo
1960-1968 5: 10-63.

Pires, J.- Th. Dobzhansky & G.A. Black- 1953- An estimate of the number
of species of trees in an Amazonian forest community- *Bot. Gaz.* 114: 467.

Pielou, E.C.-1966- The measurement of diversity in different types of
biological collections- *J. Th. Biol.* 13: 131-144.

Poore, N.E.-1968- Studies in Malaysian rain forest, I.-*Jour. Ecol.*
56: 143-196.

Preston, F.- 1948- The commonness and rarity of species- *Ecol.* 29:254-83

Richards, P.W.-1952- The tropical rain forest, an ecological study-
Cambridge at the University Press.

Rzedowski, J.-1962- Contribuciones a la fitogeografía florística e
histórica de México I- *Bol Soc. Bot. Mex.* 27: 52-65.

----- 1963- El extremo boreal del bosque tropical siempre verde
en norteamérica continental- *Vegetatio* 11: 173-198.

Sarukhán, J.- 1968a- Estudio sinecológico de las selvas de Terminalia
amazonia en la planicie costera del Golfo de México- Tesis M. en C.
Colegio de Postgraduados, Escuela Nal. de Agricultura Chapingo, México.

----- 1968b- Los tipos de vegetación arbórea de la zona cálido-húmeda de México- in: Pennington y Sarukhán 1968.

Saver, C.C.- 1958- Man in the ecology of tropical america- Proc. Minth. Pac, Sci. Congr. 20: 104-110 (comunicación bibliográfica de A. Gómez P.)

Sears, P.B. - K.H. Clisby-1952- Pleistocene climate in Mexico- Bull. Geol Soc. Amer. 66: 521-530.

Sousa, M.-1968- Ecología de las leguminosas de Los Tuxtlas, Veracruz- An. Inst. Biol. Univ. Mex. 39 - in press.

Turner, F.B.-1961- The relative abundance of snake species- Ecol. 42-600-602.

Veillon, J.P.-1965- Variación altitudinal de la masa forestal de los bosques primarios en la vertiente noroccidental de la cordillera de los andes, Venezuela- Turrialba 15: 216-224.

Wallace, A.R.- 1878- Tropical nature and other essays- Mac Millan London-N.Y. 356 pp. (citado por Fisher 1960).

Wetmore, A.- 1943- The birds of southern Veracruz, Mexico- Proc. U.S. Nat. Mus. 93: 215-340.

Williams, C.B.- 1964- Patterns in the balance of nature- London.

Whittaker, R.H.-1960- Vegetation in the Siskiyou Mountains, Oregon and California- Ecol. Monograph 30: 279-338.