

CARLOS VAZQUEZ YANES

29 ABR. 1976

LOS CAMBIOS CLIMATICOS DEL PLEISTOCENO Y SUS EFECTOS

SOBRE LA VEGETACION TROPICAL CALIDA Y

HUMEDA DE MEXICO

Víctor Manuel Toledo  
Departamento de Botánica  
Instituto de Biología  
Universidad Nacional Autónoma  
de México.  
México 20, D.F.

Para el Dr. Carlos Vazquez,  
metropolitano y autónomo  
Con aprecio  
VMA



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

El presente estudio, se presenta como Tesis para obtener la Maestría en Ciencias (Biología) en la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (U.N.A.M.). La Comisión Dictaminadora y el Jurado estuvo formado por las siguientes personas:

Dr. Arturo Gómez-Pompa (Presidente)	Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos.
Dr. Alfredo Barrera (Vocal)	Facultad de Ciencias. UNAM.
Dr. José Sarukhán (Vocal)	Instituto de Biología. UNAM.
Dr. Mario Sousa (Vocal)	Instituto de Biología. UNAM.
Dr. Jerzy Rzedowski (Secretario)	Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. IPN.
Dr. Claudio Delgadillo (Suplente)	Instituto de Biología. UNAM.
M. en C. Enrique Martínez (Suplente)	Instituto de Geología. UNAM.

El periodo glacial, medido en años, debe haber sido muy largo; y cuando recordamos sobre qué vastos espacios se han difundido en pocos siglos algunas plantas y animales aclimatados, ese período habrá bastado para cualquier cantidad de migración. A medida que el frío se acentuaba, sabemos que las formas árticas invadían las regiones templadas, y por los hechos recién expuestos apenas puede dudarse de que algunas de las formas templadas más vigorosas dominantes y difundidas invadieron las tierras bajas ecuatoriales. Los habitantes de estas tierras bajas cálidas habrían migrado al mismo tiempo a las regiones tropicales y subtropicales del Sur, porque el hemisferio meridional era más cálido en este período. Al declinar la época del hielo a medida que ambos hemisferios recobraban su temperatura anterior, las formas nórdicas templadas que vivían en las tierras llanas bajo el ecuador habrían sido empujadas hacia su hogar anterior o destruidas, y las habrían reemplazado las formas ecuatoriales que volvían del Sur. Empero, algunas de las formas nórdicas templadas habrían ascendido, casi de seguro, a cualquier tierra alta adyacente donde, si tuviera la suficiente elevación, habrían sobrevivido largamente como las formas árticas en las montañas de Europa. Podrían haber sobrevivido aún cuando el clima no fuera estrictamente apropiado para ellas, porque el cambio de temperatura debe de haber sido muy lento, y las plantas poseen indudablemente cierta capacidad de aclimatación, como lo demuestra el hecho de que transmiten a su descendencia diferentes poderes constitucionales para resistir el calor y el frío.

Charles Darwin  
El origen de las especies  
por medio de la selección  
natural. 1859.  
(Capítulo XII, pág. 402).

## PREFACIO

En realidad, las principales ideas presentadas en este estudio, han pasado por un cierto proceso de maduración antes de aparecer como tales. Este proceso, se inicia en 1967-1969, durante el desarrollo de mi Tesis Profesional bajo la dirección del Doctor Mario Sousa, y ha tenido como último hecho significativo un corto viaje a Belize llevado a cabo en diciembre de 1975. Durante este período, mi interés sobre la fitogeografía histórica de las regiones tropicales de México logró irse acrecentando conforme mi limitado conocimiento sobre las floras de las selvas tropicales húmedas de México y de otros sitios se hacía menos pobre. Señalo esto, porque, en una época en la que la ecología parece ser la línea dominante de las investigaciones de las regiones tropicales de México, el acceso a la fitogeografía difícilmente se logra con los esquemas y los modelos que caracterizan a esta tendencia.

No puedo dejar inadvertidos el profundo respeto y la admiración que me ha causado el conocer la vasta obra florística de autores tales como P. C. Standley, J.A. Steyermark, C.L. Lundell, E. Matuda, y sobre todo F. Miranda, cuya capacidad analítica solo puede ser calificada de admirable.

Aunque debo aceptar que mi interés por los cambios climáticos del Pleistoceno en relación a las regiones tropicales de México, se inició mientras buscaba una explicación al patrón de diversidad de especies arbóreas de las selvas mexicanas, (Toledo, 1969), éste difícilmente hubiera madurado sin la aparición de las hipótesis que al respecto propusieron los Doctores Mario Sousa (1968) y José Sarukhán (1968a y 1968b). Por lo anterior, me siento obligado a señalar que, en cierta forma, una parte de este estudio no hace más que actualizar y desarrollar las ideas centrales de esos dos autores.

En el afán de agradecer colaboraciones y estímulos para la consecución de este estudio, debo señalar a los Doctores A. Graham, D.R. Simpson, B. Izlar y D.E. Breedlove y a los Profesores R. Palacios y L.A. Pérez-Jiménez por permitirme conocer información inédita o de difícil localización. El Biólogo Javier Chavelas-Polito me permitió, en 1972, revisar con todo detalle, los archivos de la Comisión de Estudios sobre la Ecología de Dioscoreas, INIF, México. De manera muy especial, deseo agradecer al Doctor Arturo Gómez-Pompa, su apoyo brindado a través del "Proyecto Flora de Veracruz" que culminó con mi estancia por varios meses de 1973 en el Gray Herbarium de la Universidad de Harvard, USA. A través de esta estancia, logré consultar la mayor parte de la literatura que aparece en este estudio, y me percaté de la enorme importancia que los estudios de los eventos pleistocénicos de las regiones tropicales estaban adquiriendo para la teoría evolutiva en general. El Matemático J.A. Toledo hizo posible

el procesamiento de los datos referentes a la distribución latitudinal de las especies arbóreas. Muchas de mis dudas sobre la parte climática de este estudio fueron resueltas gracias a la colaboración de la M. en C. - Margarita Soto. Los dibujos fueron elaborados por la señora Elvia Esparza, bajo el patrocinio del "Proyecto Flora de Veracruz".

Las ideas principales de este trabajo, fueron presentadas en forma preliminar en diversos cursos de postgrado de la Facultad de Ciencias, de la UNAM durante 1974 y 1975, y recibieron valiosas críticas por parte de los profesores y estudiantes respectivos. Un avance del mismo, fué presentado en el VI Congreso Mexicano de Botánica celebrado en la Ciudad de Xalapa, Veracruz, en septiembre de 1975.

La difícil y paciente tarea de revisar críticamente el manuscrito, estuvo a cargo de las siguientes personas: Doctor J. Rzedowski, Doctor J. Sarukhán, Doctor M. Sousa, Doctor C. Delgadillo, Doctor A. Barrera, Doctor A. Gómez-Pompa y M. en C. Enrique Martínez. A todos ellos, agradezco infinitamente sus inestimables sugerencias. Finalmente, quiero hacer patente mi más sincero agradecimiento a la Bióloga Aurea García, por su enorme colaboración y ayuda durante los difíciles días de la producción de este estudio.

## C O N T E N I D O

## PREFACIO

## I INTRODUCCION

## II LOS CAMBIOS CLIMATICOS DURANTE EL PLEISTOCENO EN LAS REGIONES TROPICALES DE MEXICO.

- a. Las fuentes de información
- b. Las tendencias del clima
- c. La oscilacion de la temperatura

## III LOS CAMBIOS ECOLOGICOS EN LAS REGIONES TROPICALES DE MEXICO.

- a. Antecedentes
- b. La vegetación en las áreas tropicales de México antes del Pleistoceno.
- c. Las tendencias de transformación de las selvas tropicales húmedas
- d. Cambios climáticos, cambios ecológicos y posibles desplazamientos de la vegetación.

## IV LAS PRUEBAS ACTUALES

- a. Distribución de elementos templados en áreas de selva tropical
- b. Distribución de elementos xerófilos en áreas de selva tropical
- c. La gran tolerancia a la sequía de las especies de la selva tropical húmeda.
- d. Distribución de especies de la selva tropical húmeda en comunidades con climas mas fríos.
- e. Distribución de las especies dominantes.
- f. Distribución latitudinal de especies arbóreas.
- g. La fisonomía foliar

## V REFUGIOS

- a. Introducción
- b. Endemismo
- c. Patrones de distribución de especies endémicas
- d. Regiones que posiblemente actuaron como refugios.

## LITERATURA CITADA

## I. - INTRODUCCION.

El Pleistoceno fue, sin lugar a dudas, la Epoca del Cenozoico con mayor inestabilidad climática. Hasta hace algunos años prevalecía aún la idea de que en las regiones tropicales de baja altitud, los eventos pleistocénicos habían tenido un efecto mínimo o muy atenuado (Budel, 1957). Actualmente, existen numerosas pruebas de que incluso las áreas más cercanas al ecuador y aparentemente más estables, sufrieron marcados cambios climáticos y ecológicos. (Para una revisión véase: Emiliani, 1970). Por ejemplo, se ha demostrado que en la región Amazónica, en la parte sur del continente americano, durante aquel período se sucedieron ciclos de marcada sequía que alternaron con períodos húmedos. Estos ciclos provocaron la contracción y la expansión sucesiva de las áreas cubiertas por las selvas tropicales húmedas y la aparición de ecosistemas de tipo sabanoide en las áreas actualmente ocupadas por aquellas (Haffer, 1969; Simpson-Villeumier, 1971; Van der Hammen, 1972, 1974; Vanzolini, 1973). De acuerdo con Moreau (1966), en las porciones de baja altitud de la región tropical de Africa, tuvieron lugar cambios ecológicos similares, y nuevos registros sobre otras regiones como Panamá, sugieren también la existencia de cambios ecológicos durante la última parte de aquella Epoca. (Bartlett y Barghoorn, 1973).

En la actualidad, este renovado panorama ecológico de las regiones tropicales durante el Pleistoceno, ha estimulado el surgimiento de nuevas ideas e hipótesis sobre los mecanismos de especiación en las regiones tropicales. La problemática de la diversidad de especies, la más de las veces desarrollada sólo en un nivel teórico, en la actualidad ha sido trasladada al campo más consistente de las historias particulares de floras y faunas de esas regiones. Así, conviene referir los trabajos realizados sobre diferentes grupos taxonómicos animales, como los de Haffer (1969) y Moreau (1966) en aves del Amazonas y de Africa respectivamente, los de Vanzolini and Williams (1970) en reptiles y el de Brown (1972) en mariposas. En la misma región amazónica se han realizado también estudios sobre grupos diversos de plantas, como los de Simpson (1972 y com. personal) en Bombacaceae, Meliaceae y Rubiaceae, el de Prance (1972) en Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae y Lecythydaceae, y el de Langenheim et. al. (1973) en el género Hymenaea (Leguminosae). Análisis más generales basados también en los eventos ecológicos del Pleistoceno y relacionados con procesos de especiación son los de Vanzolini (1970 y 1973) y el de Villeumier (1973) sobre la porción montañosa tropical de Sudamérica.

En el presente estudio, se lleva a cabo una evaluación de los cambios ecológicos que se sucedieron en las regiones tropicales calido-húmedas de México durante el Pleistoceno, a partir de la interpretación de los diferentes datos palinológicos, geomorfológicos, paleontológicos y paleoclimáticos del pasado reciente de México. En segundo término, se discuten los posibles efectos ecológicos que dichos cambios tuvieron sobre las comunidades vegetales de las porciones tropicales húmedas\*. Enseguida, al revisar las distribuciones actuales de algunas especies, se ofrecen pruebas de que durante el Pleistoceno tuvieron lugar los cambios ecológicos propuestos. Finalmente, en la última parte del estudio, se proponen algunas regiones de México, Belice y Guatemala como áreas que posiblemente actuaron como refugios de especies durante las fases más críticas del Pleistoceno. Esta proposición se hace con base en la distribución latitudinal de las especies arbóreas de las selvas tropicales húmedas mexicanas y con la distribución de taxa endémicos.

## II. - LOS CAMBIOS CLIMATICOS DURANTE EL PLEISTOCENO EN LAS REGIONES TROPICALES DE MEXICO.

### a. Las fuentes de información.

No existen a la fecha registros palinológicos para el Pleistoceno de las áreas tropicales calido-húmedas de México. La interpretación de ciertos datos paleoecológicos y geomorfológicos y la extrapolación de la información palinológica de otras porciones de la república mexicana permiten sin embargo reconstruir con cierta aproximación el panorama ecológico que predominó en esas áreas durante aquellas épocas.

No existe duda de que las áreas tropicales mexicanas de baja altitud sufrieron notables cambios en su clima. Tan solo la masa glacial llegó a cubrir áreas de Norteamérica localizadas hasta los 40° N de latitud durante la última glaciación (Dillon, 1956). Los efectos que este desplazamiento tuvo sobre la flora y la fauna de México, han sido discutidos en forma general por numerosos autores entre los que pueden citarse a Martín y Harrell (1957) y a González Quintero (1974). Aunque existen pruebas de que durante diversas fases del Pleistoceno la temperatura y la precipitación oscilaron marcadamente en diferentes porciones de México

\* A través del trabajo se utilizará el término de selva tropical húmeda como equivalente al de selva alta perennifolia y selva alta subperennifolia de la clasificación de Miranda y Hernández-X. (1963) sobre la vegetación de México.



(véanse por ejemplo el estudio palinológico de Sears y Clisby, 1955, el paleobotánico de Espinosa y Rzedowski, 1966, el realizado en roedores fósiles por Alvarez, 1966, y los de Jaeger, 1926 y Covich y Stuiver 1973 sobre los cambios en el nivel de varios lagos), los datos de mayor interés para determinar lo que ocurrió en las regiones tropicales se derivan de dos fuentes; los estudios sobre vestigios de glaciares de los volcanes de la cordillera Neovolcánica de México, y las estimaciones sobre las paleotemperaturas de las superficies del Mar Caribe y del Golfo de México. Heine (1973) ha logrado registrar las variaciones más importantes del clima del centro de México durante los últimos 40,000 años considerando las glaciaciones de elevaciones tales como La Malinche (4461 m) (Heine and Heide-Weise, 1972), El Popocatepetl (5542m) y el Iztaccihuatl (5286m) (White, 1962). En efecto, ese autor postula con base en cinco glaciaciones aparentes de los volcanes citados una secuencia bastante detallada de cambios en la temperatura y en la precipitación (figura 1).

#### b. Las tendencias del clima.

No es posible, por falta de datos, describir directamente los cambios climáticos que tuvieron lugar en México y en sus regiones tropicales de baja altitud durante todo el Pleistoceno. No obstante, extrapolando hacia las regiones vecinas de menor elevación la secuencia bastante detallada de los cambios del clima en los últimos 40,000 años encontrada por Heine (1973) en las altas montañas del Centro de México, y correlacionando los datos de la variación de la temperatura durante el Pleistoceno en la superficie del Golfo de México y del Mar Caribe, es posible lograr un marco bastante apropiado para inferir dichos cambios.

Aun cuando la secuencia propuesta por Heine (1973) solo se refiere a la última glaciación resulta significativa por dos razones. Por un lado, el registro de Heine incluye tendencias en el clima que provocan lo que pudiera denominarse los cambios ecológicos básicos de las comunidades tropicales (véase el siguiente capítulo). Hay, finalmente, una sorprendente correspondencia entre los datos de Heine y las otras pruebas paleoecológicas y paleoclimáticas de México, Centro y Sudamérica que se tienen a la mano.

En resumen, la secuencia de Heine incluye la alternancia de 8 ciclos: 4 de clima húmedo-frío, 3 de clima seco-caliente y 1 de clima seco-frío. En su estudio palinológico sobre la ciudad de México basado en 4 géneros indicadores Sears and Clisby (1953) hallaron cambios climáticos en el mismo sentido para aproximadamente los últimos 70,000 años:

"Since the oscillations are based chiefly upon oak and alder, which indicate warmth as well as moisture, two environmental factors are involved. The gradients express trends of temperature, no less."

than moisture. In a rising gradient, therefore, the oscillations take place under conditions of rising temperature levels, while the falling gradients represent gradual cooling. The interplay may not necessarily operate with mathematical precision and regularity. If the gradients represented moisture trends only, the maximum aridity would be associated with high temperature, while the opposite is apparently the case. These data do not give sufficient information on temperature conditions during dry intervals. But the high pine count is accompanied only by fir frequently enough to suggest that some of these arid periods, at least, were cool." (Sears y Clisby, 1955:525).

La aparición de intervalos secos en las áreas tropicales durante el Pleistoceno es un hecho reconocido (Emiliani, 1971), además de los intervalos con un marcado descenso de la temperatura. De acuerdo a Heine los 8 ciclos tuvieron lugar de la siguiente manera:

a. 6,000 años (36-30,000 a.p.) de clima HUMEDO-FRIO.

Este primer ciclo coincide con el inicio de una primera glaciación en el volcán La Malinche, Puebla, y en la Sierra Nevada.

b. 5,000 años (26,000-21 a.p.) de clima LIGERAMENTE SECO-CALIENTE.

c. 9,000 años (21-12,000 a.p.) de clima SECO-FRIO.

Este ciclo que resulta ser único por la combinación de las dos variables ambientales, fue también detectado por Van der Hammen (1974) para la región Amazónica en Sudamérica:

"In the last Glacial and extremely dry period coincides with the period of maximum glaciation (c. 21,000-13,000 B.P.). The glacial climate before that time was wetter". (Van der Hammen, 1974:25).

Un período de mayor humedad precediendo este tercer ciclo fue registrado también por Heine (obsérvese con cuidado la curva relativa a la precipitación de la figura 1). Un ciclo similar ha sido registrado en el Lago Victoria en Africa (Kendall, 1969).

d. 1,000 años (12,000 a.p.) de clima HUMEDO-FRIO.

Este cuarto ciclo es el primero de una serie de cambios bruscos en el clima que ocurrieron entre los 12 y los 10,000 años antes del presente. El descenso de la temperatura por estas fechas ha sido también

registrado por Bartlett y Barghoorn (1973) en Panamá:

"During the early part of this period (12,000 B.P.), temperatures of at least 2.5° C lower than those characterizing the Canal Zone today are indicated". (Bartlett y Barghoorn, 1973:203).

Mientras que Espinosa y Rzedowski (1966) registraron aproximadamente en las mismas fechas un incremento en la precipitación del Valle de México de aproximadamente un 50% más que en la actualidad.

e. 1,000 años (11,000 a.p.) de clima SECO-CALIENTE.

Aproximadamente en estas fechas comienza a elevarse el nivel del mar en Centroamérica (Bartlett y Barghoorn op. cit.), el cual llegó a descender hasta 70 m. en las costas de Guyana y Surinam (Van der Hammen, 1972).

f. 2,000 años (10-9,000) de clima HUMEDO-FRIO.

Este sexto ciclo se encuentra bruscamente interrumpido por un corto período de varios cientos de años con un clima más cálido (sin llegar a ser caliente) y ligeramente seco (véase la figura 1).

g. 7,000 años (9-2,000 a.p.) de clima SECO-CALIENTE.

Este es el ciclo más amplio con condiciones marcadas de sequía y alta temperatura y posiblemente el que con mayor intensidad modificó la distribución de la biota. Un período claramente seco fue registrado por Bartlett y Barghoorn op. cit. en Panamá entre los 7,300 y los 4,200 años antes de nuestra era.

h. 1,000 años (2,000 a.p.) de clima LIGERAMENTE FRIO-LIGERAMENTE HUMEDO.

Este último ciclo coincide con una cuarta glaciación en La Mancha, El Popocatepetl y el Iztaccihuatl.

Resulta de interés señalar que existe una cierta correspondencia entre estos dos últimos ciclos y los registros de Hubbs en ambas costas de la península de Baja California cuyos estudios . . . . .

"... are indicating, with increasing probability, that throughout most of Recent time, that is, since the end of cold, wet Wisconsin Period, about 11,000 years ago (B.P.), the coastal temperatures have generally been warmer than at present. Paleotemperature (0<sup>18</sup>) estimates and faunal data, from about 7,500 B.P. to the pre-

sent indicate warmer sea temperatures along the coast. The one exceptional period, when temperatures are indicated to have been colder in the sea and presumably in the air, began after 2,500 B.P...." (Hubbs y Roden, 1971: 171-172).

Si se considera la localización de la península de la Baja California, en relación con las áreas tropicales de baja altitud de la república mexicana podría pensarse que los datos de Heine indican con bastante precisión los cambios del clima detectados con base en la glaciaciones de los volcanes ya citados del Eje Neovolcánico. Finalmente, habrá que referirse a los registros de Covich y Stuiver (1973) llevados a cabo en la Laguna de Chichancanab en la Península de Yucatán. Dichos autores encontraron que durante un primer período que abarca entre los 22,000 y los 8,000 antes del presente el mencionado lago redujo su volumen a tal grado que posiblemente llegó a secarse totalmente. Durante un segundo período que incluye los últimos 8,000 años se sucedieron tres distintas fases. Una primera, aproximadamente a los 8,000 años antes del presente, en la cual la laguna presenta poca profundidad pero abundan la materia orgánica, los gasterópodos acuáticos y posiblemente las algas. Una segunda fase a los 5,500 años en la que la laguna se vuelve mas profunda pero hay un marcado decremento de la materia orgánica y de los organismos antes señalados. La última fase es semejante a la primera en el nivel y en su gran productividad y ocurre de los 1,500 años a la fecha.

Estos registros, resultan de enorme importancia porque se han realizado en un lago localizado muy próximo a las regiones de nuestro interés, de tal forma que pueden informar con bastante confiabilidad acerca de los cambios en el nivel del mar y en la cantidad de precipitación. Con respecto a esto último, existe una cierta correspondencia entre el nivel de profundidad del lago estudiado y los períodos de humedad y sequía propuestos por Heine (1973).

Resumiendo, la secuencia de cambios en el clima de México que hemos descrito incluye 4 ciclos de clima HUMEDO-FRIO que totalizan 10,000 años aproximadamente, 1 ciclo de clima SECO FRIO con un total de 9,000 años, y 3 ciclos de clima SECO-CALIDO que suman 13,000 años. [Si se espera que estas tendencias en el clima, que en este caso solo corresponden a la última glaciación, también tuvieron lugar durante el resto del período pleistocénico, entonces debe pensarse que las áreas tropicales de baja altitud por varios cientos de miles de años soportaron cambios climáticos en los tres sentidos, provocándose cambios ecológicos notables sobre las comunidades vegetales que las cubrían.]

#### c. La oscilación de la temperatura.

Si bien es bastante difícil llegar a contar con estimaciones cuantificables de la variación de la precipitación pluvial durante el

Pleistoceno de las áreas tropicales, los registros paleoecológicos efectuados a partir del análisis de sedimentos marinos profundos y superficiales, permiten hoy en día contar con una buena secuencia de los cambios de la temperatura de las localidades de baja latitud (Ericson y Wollin, 1968).

En efecto, existe una cantidad considerable de datos que muestran como hacia las baja latitudes, la temperatura osciló marcadamente entre los períodos glaciales e interglaciales. En una revisión reciente del tema, Emiliani (1970) concluye que la oscilación térmica en el Mar Caribe debió de haber sido de entre 7 y 8° C, y en las porciones próximas al ecuador de los océanos Atlántico y Pacífico de entre 5 y 6° C y 3 y 4° C respectivamente. Las estimaciones realizadas en localidades cercanas a las áreas tropicales de México revelan que la temperatura osciló entre 5 y 7° C. Así, Emiliani (1966) encuentra que las temperaturas superficiales de la parte Central del Mar Caribe parecen haber oscilado entre una máxima de 26-27° C durante los interglaciales y una mínima de 21-22° C durante los períodos glaciales. McIntyre (1967) al comparar especies de cocolitofóridos de sedimentos actuales y de la última glaciación, encuentra que la temperatura de la superficie del Mar Caribe hace 24,000 años era de entre 18-22° C. Finalmente, Emiliani (1975) encuentra que la temperatura durante la última glaciación en el noreste del Golfo de México fue de 6° C menos durante el invierno (16-22° C) y de 7° C menos durante el verano (22-29° C) que en la actualidad.

Todos estos datos resultan ser de incalculable valor, ya que las temperaturas actuales de la superficie marina coinciden aproximadamente con las temperaturas medias anuales de las costas. Esto hace posible contar con un registro bastante aproximado de la oscilación de la temperatura durante el Pleistoceno para las localidades situadas sobre la planicie costera del Golfo de México, como fue ya sugerido por Sarukhán (1968a), e incluso para las del Pacífico, si como aseguran Ericson y Wollin (1970) la variación climática en ambos océanos durante el Pleistoceno fue mas o menos similar y sincrónica.

### III. - LOS CAMBIOS ECOLOGICOS EN LAS REGIONES TROPICALES.

#### a. Antecedentes.

Desde hace varios años diversos autores llamaron la atención acerca de la importancia de los eventos del Pleistoceno con respecto a la situación actual de la flora y la vegetación tropicales de México (Miranda, 1959, 1960; Rzedowski, 1965; 97-103; Gómez Pompa, 1966: 45, 77, 79). Han sido sin embargo mas recientemente Sarukhán (1968a y 1968b) y Sousa, (1968) quienes han discutido con cierta amplitud los posibles efectos de los cambios del clima durante el Pleistoceno sobre las regiones tropicales de

México, y en particular los efectos del descenso de las temperaturas durante esa Epoca. En efecto, según esos autores el abatimiento de la temperatura ocurrido por el efecto periglacial debe haber provocado - que los tipos de vegetación de clima semicálido (con temperaturas medias anuales entre 18 y 22° C y con muchas especies de afinidad boreal) tales como bosques caducifolios, pinares y encinares que hoy se restringen a una franja altitudinal de las montañas tropicales que va de 900 a 4000 m, desplazaran a las selvas tropicales húmedas obligando a sus especies a replegarse hacia el sur. Dicha suposición la apoyan en los siguientes cuatro fenómenos fitogeográficos de la actualidad:

- ✓1. La presencia de pinares y encinares en áreas de baja altitud con climas Af y Am de Köeppen modificado por García (1973) y comunmente ocupadas por selvas tropicales húmedas.
- ✓2. La notable riqueza florística del bosque caducifolio (límite altitudinal superior de la selva tropical húmeda en México), compuesto tanto de elementos arctoterciarios (boreales) como neotropicales (Miranda y Sharp, 1950).
3. El bajo (casi nulo) porcentaje de géneros endémicos en las zonas tropical cálido-húmedas de México (Rzedowski, 1962).
4. La amplitud altitudinal y la gran distribución latitudinal de algunas de las especies dominantes de las selvas tropicales húmedas.

b. La vegetación en las áreas tropicales de México antes del Pleistoceno.

En el capítulo II, se han desbrozado las tendencias climáticas que posiblemente predominaron durante el Pleistoceno, y se han estimado las posibles oscilaciones de la temperatura. Para intentar una evaluación de los cambios ecológicos a que dieron lugar esos cambios en el clima, es necesario responder antes a la pregunta de si estaban ya presentes durante el Pleistoceno los tipos de vegetación que en la actualidad se distribuyen por las porciones montañosas y de baja altitud de las áreas tropicales de México.

Algunos estudios palinológicos realizados en ciertas localidades de Estados Unidos, indican que la selva tropical húmeda estaba ya presente desde el terciario y se extendía mucho más al norte de su distribución actual. La presencia de géneros tales como: Terminalia, Inga, Chamaedorea, Chrysophyllum, Canna, Sterculia, Cobretum, Manihot, Cedrela, etc. en el Este de los Estados Unidos durante el Eoceno (Sharp, 1951), indican



que si en esa porción predominaba un clima tropical o al menos subtropical, en las áreas de baja altitud de México debió de haber predominado un tipo de vegetación francamente tropical cálido y húmedo. La presencia de selvas tropicales húmedas en México durante el Oligoceno puede, por otro lado, inferirse de los registros de ese período realizados por Graham y Jarzen, (1969) en Puerto Rico, con géneros tales como: Bursera, Guarea, Bernoullia, Marcgravia, Chrysophyllum, Faramea, Acacia, etc. Finalmente, los diversos estudios paleontológicos y palinológicos del Oligo-Mioceno (Miranda, 1963; Langenheim et. al., 1967) y del Mioceno (Berry 1923; Graham, 1972; Palacios, 1974 y com. personales) de diferentes localidades del trópico de México, revelan que la selva tropical húmeda y por lo menos 6 tipos de vegetación de los conocidos actualmente: manglares, encinares, pinares, bosques caducifolios de Liquidambar, selvas bajas caducifolias y vegetación de dunas costeras (Graham, 1974), estaban presentes desde el Mioceno. Un total de 35 géneros (Cuadro 1), muchos de los cuales tienen actualmente una amplia representación y distribución en las selvas tropicales húmedas de México, permiten suponer que posiblemente este ecosistema ya había alcanzado una complejidad estructural semejante a la de las selvas actuales con árboles de gran tamaño (Ficus, Bursera, Tabebuia, Dialium, Terminalia, Eugenia), un estrato medio con árboles mas pequeños (Alchornea, Cupania, Faramea, Guarea, Hampea, Trichilia, Inga, etc.) y un estrato bajo que incluía palmas (Astrocaryum, Chamaedorea). Además de las selvas, la presencia de géneros como Rhizophora, Laguncularia, y Achrostichum permiten suponer la existencia de manglares, tanto en la costa del Golfo de México como en el Pacífico (Langenheim et. al. 1967).

En cuanto a los tipos de vegetación con afinidad boreal de la porción montañosa tropical, tipos de vegetación que según Graham (1973) fueron penetrando paulatinamente hacia el sur del continente americano durante el terciario y el cuaternario, el registro de casi 40 géneros revelan su existencia en México desde el Mioceno y posiblemente desde el Eoceno, ya que los estudios palinológicos de Palacios (com. personal) señalan la existencia de algunos géneros típicamente boreales como Quercus y Acer durante aquellas épocas. Todos estos datos han permitido, por otra parte, dar por terminada una larga controversia sobre la época del arribo de la flora arbórea de afinidad boreal a las montañas de las regiones tropicales de México (Graham, 1973), ya que mientras algunos autores sostenían que dicha flora había penetrado a México durante el Cenozoico medio y superior, otros muchos aseguraban que esta no había arribado sino hasta el Pleistoceno. Para una revisión bibliográfica de esta controversia, véase Toledo, (1971).

### c. Las tendencias de transformación de las selvas tropicales húmedas.

Toda comunidad vegetal o en la terminología de este trabajo, todo tipo de vegetación, se encuentra enmarcado dentro de ciertos límites

CUADRO 1 Relación de géneros del Oligo - Mioceno y Mioceno con especies representadas actualmente en las selvas tropicales húmedas de México (datos de Berry, 1923; Miranda, 1963; Graham, 1972 y 1974; Palacios, 1974).

---

Astrocaryum	Ficus	Paullinia
Alchornea	Faramea	Randia
Anona	Guarea	Rondeletia
Acacia	Hampea	Sapium
Bursera	Hibiscus	Simaruba
Cedrela	Inga	Spathiphyllum
Cordia	Iresine	Tapirira
Casearia	Justicia	Trichilia
Cupania	Lycopodium	Terminalia
Chamaedorea	Myrcia	Tabebuia
Dialium	Matayba	Tetrorchidium
Eugenia	Nectandra	

---



✓ ambientales, es decir, ocupa un rango ecológico particular. Para poder puntualizar las tendencias de transformación de la selva tropical húmeda, debe partirse entonces del supuesto de que todo tipo de vegetación o toda comunidad vegetal se ve desplazada por un tipo de vegetación diferente, cuando, por alguna razón, las fluctuaciones ambientales sobrepasan alguno o varios de los límites ecológicos que la circunscriben y al mismo tiempo la caracterizan.

Por lo general, son de nuevo los parámetros climáticos los mejores indicadores de estos límites, y de entre ellos la temperatura media anual, las temperaturas mínimas, la cantidad de precipitación anual, el número de meses secos, el grado de evapotranspiración potencial, etc. (Miranda y Hernández-X . 1963; Holdrige, 1967). Puesto que la selva tropical húmeda es un tipo de vegetación óptima (Beard, 1944), o casi óptima (véase por ejemplo Varechi, 1972) ya que ocupan un rango ambiental con los valores de máxima humedad y temperatura, puede asegurarse que los factores críticos que determinan su transformación se encuentran hacia el límite inferior de su rango. Así, los diversos estudios sobre este tipo de vegetación en México, indican que la selva tropical húmeda por lo común no subsiste en zonas con precipitaciones anuales menores a los 2000 mm., temperaturas medias anuales inferiores a 22° C, oscilaciones entre el mes mas frío y el más cálido mayores de 7° C, mas de 4 meses secos (con menos de 60 mm. de precipitación) y con presencia de heladas. Cuando excepcionalmente se superan estos límites, ello se debe, por lo común, a una compensación a través de otros factores. Así por ejemplo, cuando en ocasiones se encuentran selvas de este tipo en zonas con 1700 e incluso 1600 mm. de precipitación media anual, ello se debe a que o bien existe una distribución muy homogénea de la lluvia a través del año, o bien el sustrato (y aquí es donde los factores edáficos se vuelven determinantes) favorece una permanencia mas prolongada de humedad. La selva tropical húmeda tiende entonces a ser desplazada en zonas geográficas con condiciones ambientales que se aproximan al límite inferior de su tolerancia, o bien cuando la zona geográfica que ocupa ve modificadas sus condiciones ambientales, y en sentido estricto su clima, aproximándose a dicho límite. El desplazamiento por causas climáticas puede entonces operar en tres direcciones (véase la figura 2).

- a. Cuando la temperatura se mantiene en el mismo rango pero la precipitación no alcanza el límite inferior de los 2000 mm. de lluvia anual, la selva tropical húmeda de acuerdo con la magnitud de esta disminución tiende a ser desplazada por: selvas altas o medianas subcaducifolias (1000 a 1200 mm. de precipitación anual), selvas bajas caducifolias (800 a 1200 mm.) y selvas bajas espinosas caducifolias (menos de 900 mm.).
- b. Cuando la precipitación se mantiene en los mismos valores o en valores moderadamente menores, pero la temperatura

media anual desciende del límite térmico inferior de los 20° C y las temperaturas mínimas extremas de los 0° C, la selva tropical húmeda tiende a ser desplazada por bosques caducifolios, bosques mesófilos de montaña, y selvas bajas perennifolias (por lo común con temperaturas medias anuales de 18° C).

- c. Cuando tanto la precipitación anual como la temperatura media anual son marcadamente menores al límite inferior de su tolerancia ambiental, las selvas tropicales húmedas tienden a ser desplazadas por bosque de pino-encino, por lo común con precipitaciones medias anuales entre 700 y 1400 mm. y temperaturas medias anuales entre 12 y 18° C (excluyendo los pinares y encinares de climas cálidos cuya existencia se debe a fenómenos muy particulares como se señalará mas adelante).

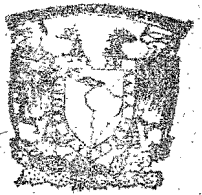
d. Cambios climáticos, cambios ecológicos y posibles desplazamientos de la vegetación.

Una vez puntualizadas las tendencias del clima y la oscilación térmica durante el Pleistoceno y las posibles tendencias de transformación de las selvas tropicales húmedas, y teniendo presente que los tipos de vegetación que en la actualidad cubren las partes montañosas y bajas de las áreas tropicales de México ya estaban presentes en el Pleistoceno, es posible intentar un bosquejo de los cambios ecológicos que tuvieron lugar. - A reserva de puntualizar con mayor precisión en las siguientes secciones dichos cambios, puede postularse que en general durante:

- i. Los períodos HUMEDOS-FRIOS las selvas tropicales húmedas se vieron desplazadas por bosques caducifolios, bosques mesófilos de montaña, selvas bajas perennifolias, y encinares ligados a esos tres tipos de vegetación.
- ii. Los períodos CALIDO-SECOS las selvas tropicales húmedas se vieron desplazados por selvas caducifolias y subcaducifolias.
- iii. Los períodos FRIO-SECOS las selvas tropicales húmedas se vieron desplazadas por bosques de pino y encino.

Véase la Figura 3.

Al particularizar, este esquema se vuelve mas complejo porque partiendo del hecho que cada comunidad se ve fundamentalmente afectada por aquel o aquellos factores que en mayor grado se hallan próximos a los límites de su tolerancia ambiental, la situación geográfica se vuelve



- Figura 1. Cambios del clima en México durante los últimos 40,000 años (tomado con ligeras modificaciones de Heine, 1973, pag.54).
- Figura 2. Tendencias en la transformación de las selvas tropicales húmedas en otros tipos de vegetación.
- Figura 3.a. Cambios climáticos en México durante los últimos 40,000 años (de acuerdo con Heine, 1973). b. Distribución de 7 tipos de vegetación de acuerdo con la temperatura media anual y la precipitación anual.

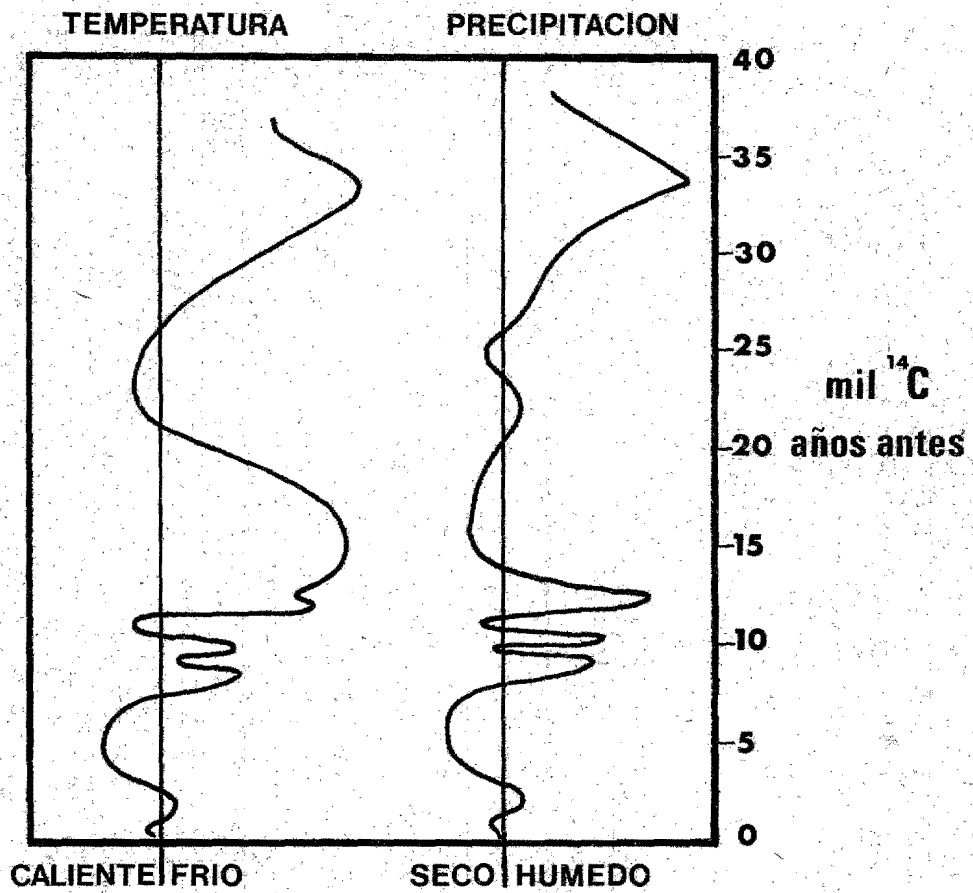
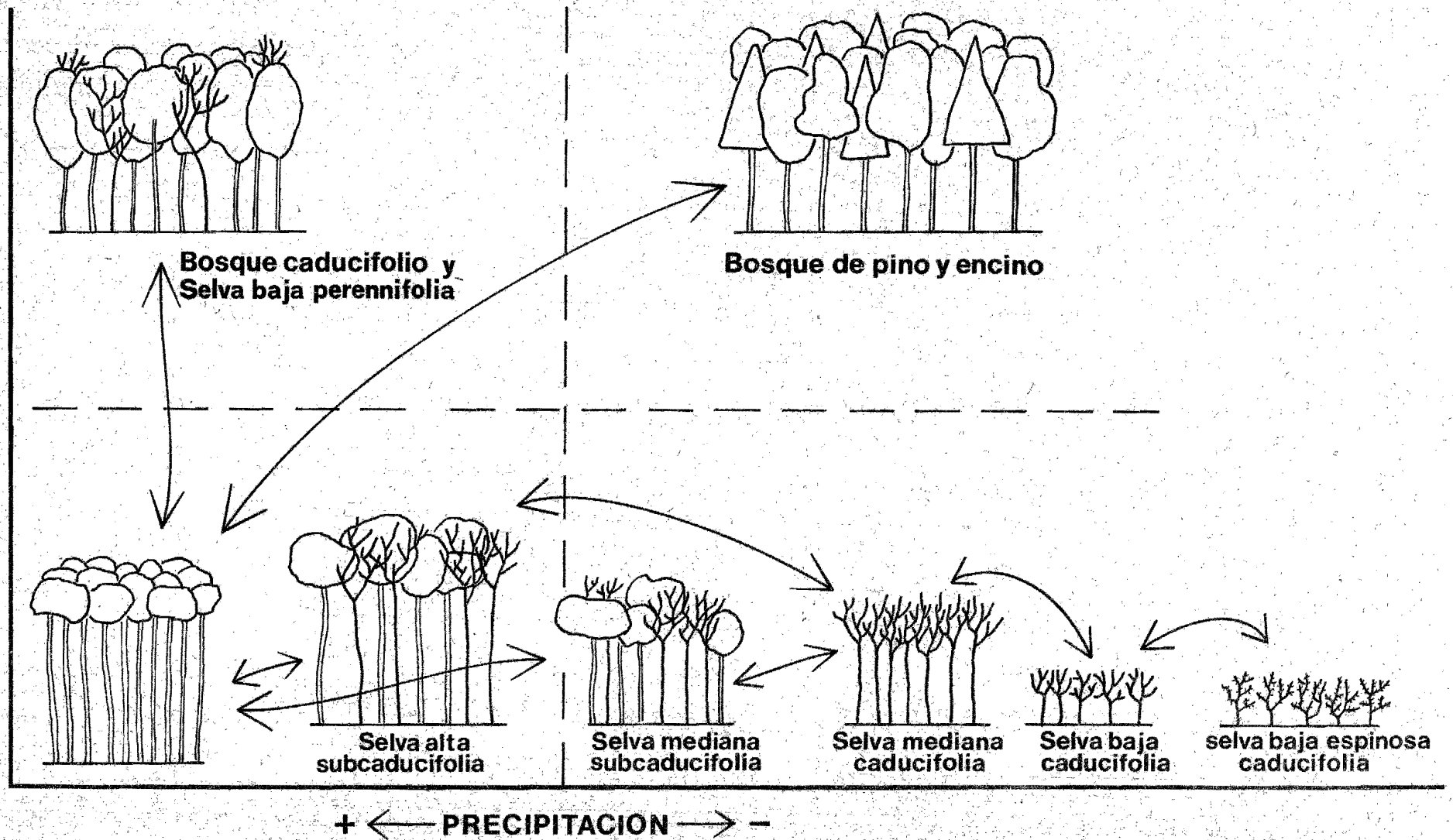
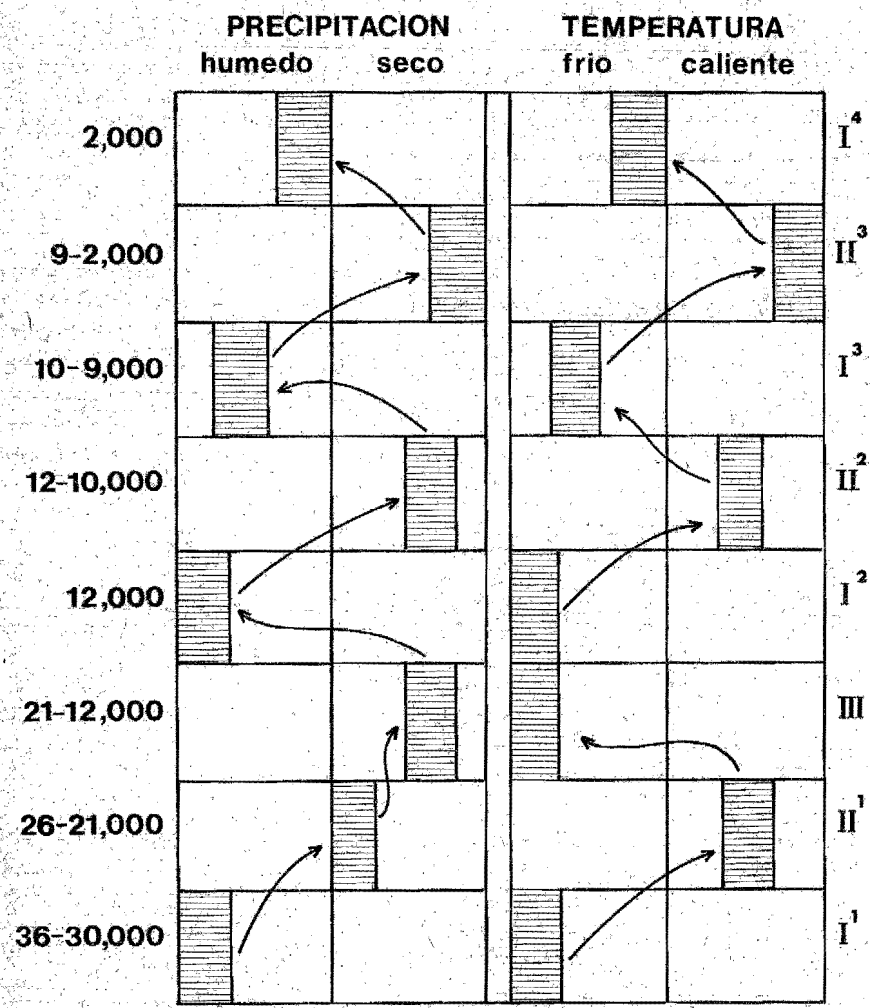


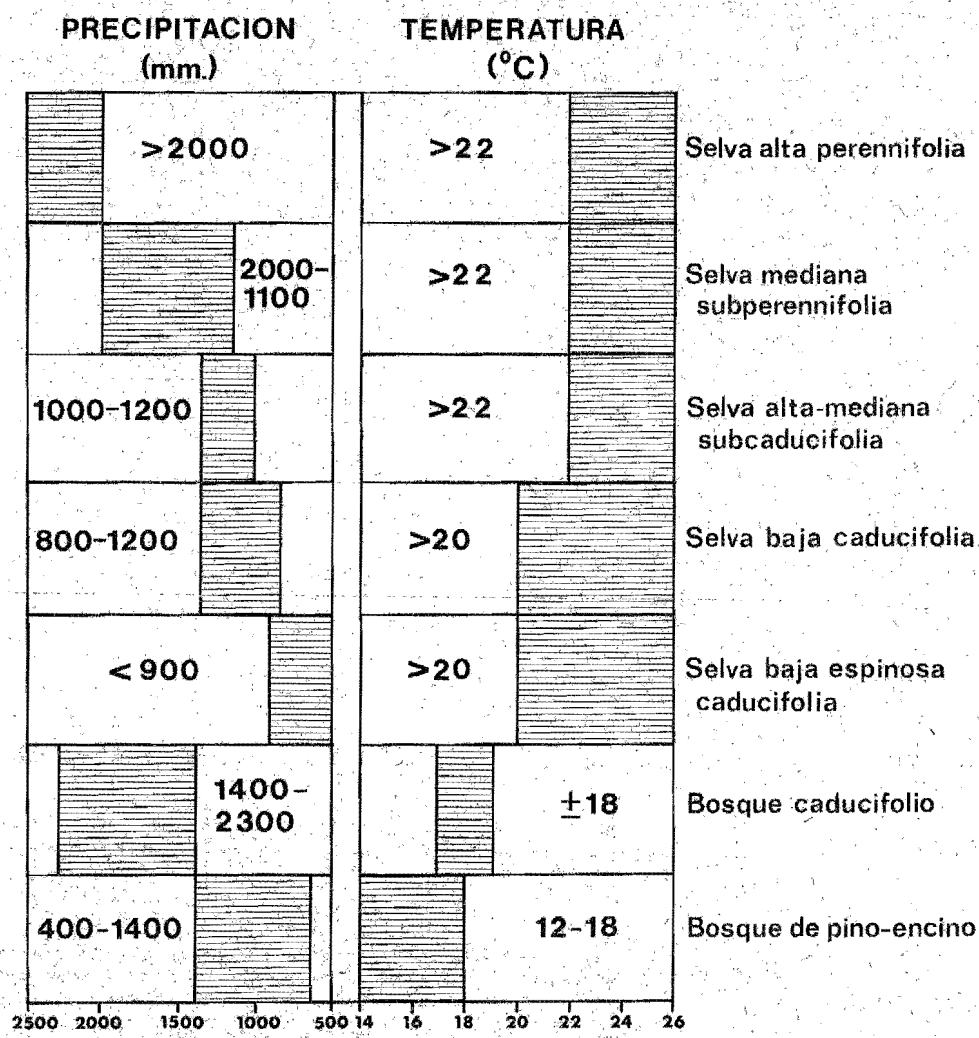
fig. 1

Fig. 2





A



B

Fig. 3

determinante. En México este criterio resulta de importancia por que a lo largo de su distribución geográfica las selvas se desarrollan en zonas que presentan parámetros climáticos de muy diversa índole (véase el cuadro 2).

Así, durante los períodos con clima húmedo frío la probabilidad que los tipos de vegetación como los bosques caducifolios, las selvas bajas perennifolias, los pinares, etc. desplazaran a las selvas tropicales húmedas, posiblemente fue mayor sobre la vertiente del Golfo que sobre la del Pacífico, ya que las condiciones térmicas en la primera, facilitan el paso de climas cálidos a subcálidos. Soto (com. personal), ha hallado que, en latitudes similares, sobre la vertiente del Golfo las estaciones con clima semicálido, que predominan (casi en un 100%) son del tipo C(A), es decir el más caliente del tipo subcálido, mientras que en la del Pacífico son más comunes las del tipo A(C), esto es, las más frías del tipo cálido.

En cuanto a la magnitud del descenso de la temperatura y la precipitación, sus posibles consecuencias ecológicas también se encuentran en función de la situación geográfica. Así, por ejemplo, el abatimiento de por lo menos 5° C sobre las actuales temperaturas medias anuales de diferentes localidades en donde se desarrollan selvas tropicales húmedas (figura 16), indican que este descenso tuvo seguramente un efecto mayor sobre las localidades de mayor latitud de la planicie costera del Golfo de México que las situadas más próximas al ecuador. No obstante, con muy contadas excepciones, posiblemente todas las áreas de México que actualmente soportan selvas tropicales húmedas vieron modificado su clima a tal grado durante los períodos más fríos del Pleistoceno, que dichas selvas debieron desplazarse hacia otras áreas más favorables como ya fue sugerido por Sarukhán (1968a y 1968b) y Sousa (1968). Con la precipitación debió de haber ocurrido algo similar, sin embargo a diferencia de la temperatura, no existen por desgracia elementos para estimar la magnitud del descenso. Rzedowski (com. personal), sugiere que los períodos críticos de baja precipitación, posiblemente no fueron mucho más secos que en la actualidad, ya que al comparar las floras de las diferentes selvas bajas caducifolias de las vertientes del Golfo y del Pacífico, se deduce que de haber contactos efectivos entre esas zonas, estos debieron de haber sido en un pasado bastante lejano.

#### IV. - LAS PRUEBAS ACTUALES.

##### a. Distribución de elementos templados en áreas de selva tropical húmeda.

Un fenómeno que ha llamado repetidamente la atención de quienes se dedican al estudio de la flora y la vegetación de las áreas tropicales

CUADRO 2 Datos climáticos de localidades selectas de la planicie costera del Golfo de México con selva tropical húmeda (de García, 1973 y varios recursos).

Estación Meteorológica	Altitud sobre el nivel del mar (mts)	Temperatura media anual (° C)	Precipitación anual (m m.)	Oscilación media de la temp. (° C) <sup>1</sup>	Mes mas frío (° C)	Núm. de meses secos <sup>2</sup>	Temperatura mínima extrema
Agua Buena, San Luis Potosí	372	23.8	1748.5	10.7	18.4	4	0.5
Tamazunchale, San Luis Potosí	200	23.8	2146.0	9.3	19.5	4	2.0
Martínez de la Torre, Veracruz	151	24.0	1743.4	8.8	19.1	0	2.0
Misantla, Veracruz	410	22.7	2275.5	9.0	17.4	0	8.6
Jacatepec, Oaxaca	142	25.0	4013.7	7.0	21.1	0	12.4
Sacrificios, Oaxaca	035	24.9	2857.4	6.7	21.3	2	-
Tuxtepec, Oaxaca	090	25.8	2451.8	6.9	21.9	4	11.1
Coyame, Veracruz	340	23.4	4419.8	6.0	19.8	0	11.5
Zapotitlán, Veracruz	004	24.6	3216.0	4.3	22.1	0	10.5
Nanchital, Veracruz	019	25.2	2822.8	6.2	21.7	0	12.2
Tancochapa, Veracruz	017	25.3	2336.5	6.2	21.9	1	9.0
Huimanguillo, Tabasco	025	26.2	2290.3	6.6	22.3	0	12.5
Pichucalco, Chiapas	107	26.4	4037.2	5.7	23.0	0	12.3
Teapa, Tabasco	320	26.9	3900.4	6.9	22.0	0	12.2
San Pedro Sabanas, Chiapas	160	26.4	3405.0	5.8	23.2	0	-

<sup>1</sup> Diferencia entre el mes más frío y el mes más caliente

<sup>2</sup> 60 mm. o menos de precipitación.



cálido-húmedas de México, es la presencia de especies de estirpe boreal en localidades de baja altitud que corresponden a zonas con selva tropical húmeda. La presencia de estos elementos puede observarse en forma aislada, esto es, formando parte de las selvas, o bien llegando a formar comunidades dominadas por elementos boreales como pinares y encinares. Estos últimos, deben su presencia a situaciones edáficas particulares (suelos de excesivo drenaje, suelos que se anegan, o suelos arenosos de muy reciente formación), las cuales resultan ser poco favorables para el establecimiento de las especies de la selva tropical húmeda (véase el cuadro 3).

Se han descrito encinares de climas "cálidos" en la región de Misantla, Veracruz cerca de las poblaciones de Nautla y Colipa y al nivel del mar (Gómez-Pompa, 1966: 50, 60, 61); en la vertiente sur del Volcán de Santa Marta en altitudes de 100 a 600 m snm de la región de los Tuxtlas, Veracruz (Sousa, 1968: 152, 155); en la región de Tuxtepec, Oax. - (Gómez-Pompa, et. al. 1964), y en Belice (Bartlett, 1935; Gómez-Pompa 1967). Entre las especies de encino que forman parte de estos "encinares tropicales" pueden citarse: Quercus glaucescens, Q. sororia, Q. conspersa, Q. peduncularis, y principalmente Q. oleoides, la cual, con frecuencia, llega a formar masas puras. (Figura 4).

En cuanto a los pinares de baja altitud (Figura 4), se han encontrado las siguientes situaciones en la vertiente atlántica: Miranda y Sharp, (1950) describen una comunidad de Pinus strobus var. chiapensis entre los 600 y 900 m snm cerca de Tlapacoyan, Veracruz; esta comunidad, como ha sido señalado por Gómez-Pompa (1973), se localiza dentro de una área climática que corresponde a selva tropical húmeda. Sousa (1968), informa de la presencia de una comunidad de Pinus oocarpa en la región de Los Tuxtlas, Veracruz sobre la vertiente sur del Volcán de Santa Marta, y desde altitudes de 500-600 m snm. Los pinares "cálidos", sin embargo, se extienden en forma extraordinaria al nivel del mar hacia la base de la Península de Yucatán. En efecto, comunidades de Pinus caribaea cubren extensas áreas del norte, este y sur de Belice (Bartlett, 1935; Lundell, 1945) y penetran hasta los departamentos de Petén e Izabal en Guatemala (Lundell, 1961a; Standley y Steyermark, 1945).

Por otra parte, existe un numeroso grupo de especies, normalmente formando parte de las comunidades templadas de las porciones montañosas, que han sido encontradas dentro de las selvas tropicales húmedas. Por lo menos tres especies de encinos han sido colectados en esta situación: Quercus corrugata y Q. aff. gracilior en la región de Misantla, y Q. oleoides, la cual está presente en selvas tropicales húmedas desde San Luis Potosí hasta localidades muy al sureste como Palenque, Chiapas y el departamento del Petén en Guatemala (véase la figura 4). Además de estas especies de encinos, cuando menos otras 17 especies normalmente

CUADRO 3 Tipo de suelo, humedad aprovechable, riqueza (S) y diversidad de especies (H), para cinco asociaciones vegetales de una misma localidad (Tuxtepec, Oaxaca).

Asociación <sup>1</sup>	Tipo de suelo <sup>1</sup>	Humedad aprovechable (%) del suelo <sup>2</sup>	S <sup>3</sup>	H(bits) <sup>3</sup>
Selva tropical húmeda				
<u>Terminalia amazonia</u>	Rojos lateríticos (semimaturum)	15.56	42	4.235
<u>Andira galeotiana</u>	Aluviales	-	42	4.214
<u>Robinsonella mirandae</u>	Lito-suelos cársticos	13.87	-	-
<u>Brosimum alicastrum</u>	Lito-suelos cársticos	11.23	40	3.685
Bosque perennidurifolio				
<u>Quercus glaucescens</u>	Rojos lateríticos (inmaturum)	9.02	5	0.528

<sup>1</sup> De acuerdo a Gómez-Pompa, Hernández-P. y Sousa (1964) y Cuanalo y Aguilera (1970).

<sup>2</sup> Datos de Barreto y Hernández-X. (1970).

<sup>3</sup> Para muestras de 2000 m<sup>2</sup> con árboles de 3.3 cms. o más de d.a.p.

encontradas en bosques caducifolios y selvas bajas perennifolias, han sido colectadas en selvas tropicales húmedas: 4 especies de Oreopanax, 3 especies de Ilex, 3 especies de Platanus, Podocarpus guatemalensis, Ulmus mexicana, Persea schiedeana, Roupala borealis, Populus sp. Taxodium sp., y Myrica cerifera (ver figuras 5, 6 y 7). Finalmente, habrá que señalar que una situación intermedia de estos elementos templados formando comunidades o bien mezclándose con los elementos de la selva tropical, pudiera estar representado por aquellos casos en los cuales a pesar de que estos elementos forman parte de las selvas tropicales húmedas, no pierden su carácter de especies dominantes. Esto sucede con Quercus oleoides en San Luis Potosí (Rzedowski, 1966: 120), Q. aff. gracilior (Gómez-Pompa, 1966: Cuadro 1) en Misantla, Veracruz, y Podocarpus guatemalensis en la región de Coatzacoalcos, Veracruz (León-Cazares y Gómez-Pompa, 1970: 37).

✓ Estas distribuciones "anormales" de las especies de afinidad boreal, es probable que constituyan una reliquia de los períodos mas fríos que tuvieron lugar durante el Pleistoceno, y apoyan la hipótesis de que durante esos ciclos las selvas tropicales húmedas fueron desplazadas por tipos de vegetación que hoy se han vuelto a retraer a las montañas.

✓ La presencia de estos elementos formando comunidades que se intercalan como "islas de vegetación" hacia las áreas de baja altitud normalmente cubiertas por selvas, se explicaría en función del sustrato. Así cuando el clima se volvió mas cálido, las especies de las selvas tropicales húmedas recolonizaron todas las áreas de baja altitud con excepción de aquellas en las que las condiciones edáficas favorecieron durante la competencia a las especies de afinidad boreal.

En el caso de los encinares y pinares localizados cerca de la costa sobre suelos arenosos, es probable que su presencia esté ligada con la época del descenso del nivel del mar. Así, si se piensa que estas tierras emergieron durante un período mas frío, es de esperarse que su colonización se llevara a cabo a partir de las comunidades que en ese entonces predominaban, es decir encinares y pinares. Esta explicación estaría ligada con la hipótesis de Miranda (1959) sobre el origen de las sabanas. De acuerdo con ese autor, las sabanas se han originado por la emersión de antiguos suelos pantanosos o lacustres cubiertos por aguas dulces, o en el caso de estar localizados cerca de la antigua línea de costa, por aguas salobres. Si seguimos la explicación de Miranda, la sabana sería la etapa final de un hidroserie (es decir, de la emersión dinámica o estática de un suelo pantanoso o lacustre) siempre y cuando dicha emersión hubiera tenido lugar durante una época con un clima similar al que prevalece en la actualidad. Pero si la emersión tuvo lugar durante una época mas fría (y es lógico suponer un fenómeno de este tipo ya que los períodos glaciales coinciden con el descenso del mar de hasta 70 m) esas áreas estarían cubiertas, además de las sabanas, por aquellas especies de la vege-

tación predominante capaces de ocuparla. En la actualidad existe en muchos sitios, una relación muy estrecha entre los encinares y pinares "cálidos" y las sabanas. Este es el caso de los encinares de la Península de Yucatán (norte de Belice, sureste de Tabasco, etc.) (Miranda, 1959), de los pinares de Pinus caribaea de Belice y Guatemala, y de Quercus oleoides en Alvarado y Coatzacoalcos, Veracruz, y en Chiapas.

De todos estos datos, puede inferirse un descenso marcado de la temperatura en las áreas tropicales de baja altitud de cuando menos  $4^{\circ}\text{C}$ , cifra que coincide con las estimaciones derivadas de los datos paleocológicos presentados y discutidos en el Capítulo II. El descenso de la temperatura tuvo sin embargo dos modalidades de acuerdo a las especies encontradas: con clima seco, que seguramente permitió la expansión de los pinares sobre las áreas normalmente ocupadas por selvas tropicales; y con clima húmedo, durante el cual las selvas tropicales húmedas se vieron desplazadas por bosques caducifolios (según lo indica la presencia de Ulmus, Persea, Podocarpus, Ilex, etc.) y probablemente por selvas bajas perennifolias. (por la presencia en bajas altitudes de Oreopanax, Roupala y Myrica). Las especies de Quercus, mas ligadas con estos últimos tipos de vegetación, se extendieron también durante las fases húmedas y no únicamente con los pinares como podría pensarse. Existen algunas observaciones en la Región Lacandona (Miranda, 1953) y sobre todo en las porciones a nivel del Mar de Honduras Británica (Bartlett, 1935), que indican que la presencia conjunta de pinares y encinares no corresponde a una misma colonización, ya que los encinos se distribuyen de tal forma que simulan "islas" dentro del pinar.

Finalmente, habrá que señalar, que este fenómeno de distribución de especies de clima subtropical o templado en áreas de baja altitud, también se presenta en algunos sitios de Centroamérica, por ejemplo, en encinares de Quercus oleoides (Montoya, 1966) y pinares de Pinus caribaea, lo cual sugiere que quizás esas áreas también soportaron cambios climáticos y ecológicos.

#### b. Distribución de elementos xerófilos en áreas de selva tropical húmeda.

En la actualidad, existen algunos datos aislados que informan de la presencia de elementos francamente xerófilos en áreas que climáticamente corresponden a la selva tropical húmeda. A diferencia del elemento templado, las especies xerófilas solo se encuentran en forma aislada y no llegan a formar comunidades. Los casos mas notables son los encontrados por Lundell (1940 y 1962) en la base de la Península de Yucatán. En efecto, ese autor encontró alrededor de 20 especies que normalmente forman parte de las selvas bajas deciduas y de las selvas con cactáceas de la porción mas norte de la Península de Yucatán, en localidades mucho muy al sur y con condiciones climáticas de gran humedad, tales como: las pequeñas elevaciones que rodean el Mountain Pine Ridge en

Figura 4. Quercus oleoides: León-Cázares & Gómez-Pompa (1970:26,31) Coatzacoalcos, Veracruz; Matuda 3129, Balancán, Tabasco; Matuda 3732, Palenque Chiapas; Lundell (1937:30), Petén, Guatemala; Bortlett 12112, Tikal, Guatemala; Rzedowski (1965), sureste de San Luis Potosí. Quercus corrugata y Q. af. gracilior: Gómez-Pompa, (1966), Misantla, Veracruz.

Figura 5. Ilex condensata: Brigada Dioscoreas 3296, 3305, 3155, Tuxtepec-Valle Nacional, Oaxaca; Curso de Ecología Vegetal 90, 61, 53, 142 El Palmar, Veracruz-Oaxaca; González-Leija & Garza, 6770, La Palma, Los Tuxtlas Veracruz; Sousa, 718, Tuxtepec, Oaxaca. Ilex panamensis: Matuda 3126, Ojo de Agua, Tabasco; León-Cázares & Gómez-Pompa (1970); Gentle 2705, 2730, Stain Creek Railway, British Honduras. Ilex spp. Gómez-Pompa 4705, Coatzacoalcos, Veracruz; González-Leija & Garza 5317, Santiago Tuxtla, Veracruz. Ulmus mexicana: Gómez-Pompa (1966:45), Misantla, Veracruz. Persea schiedeana: Gómez-Pompa (1966:45) Misantla, Veracruz. Roupalea borealis Flores (1971), Los Tuxtlas, Veracruz.

Fig.4

- Encinares
- ▲▲▲▲ Pinares
- Quercus oleoides
- Q. corrugata
- △ Q. af. gracilior

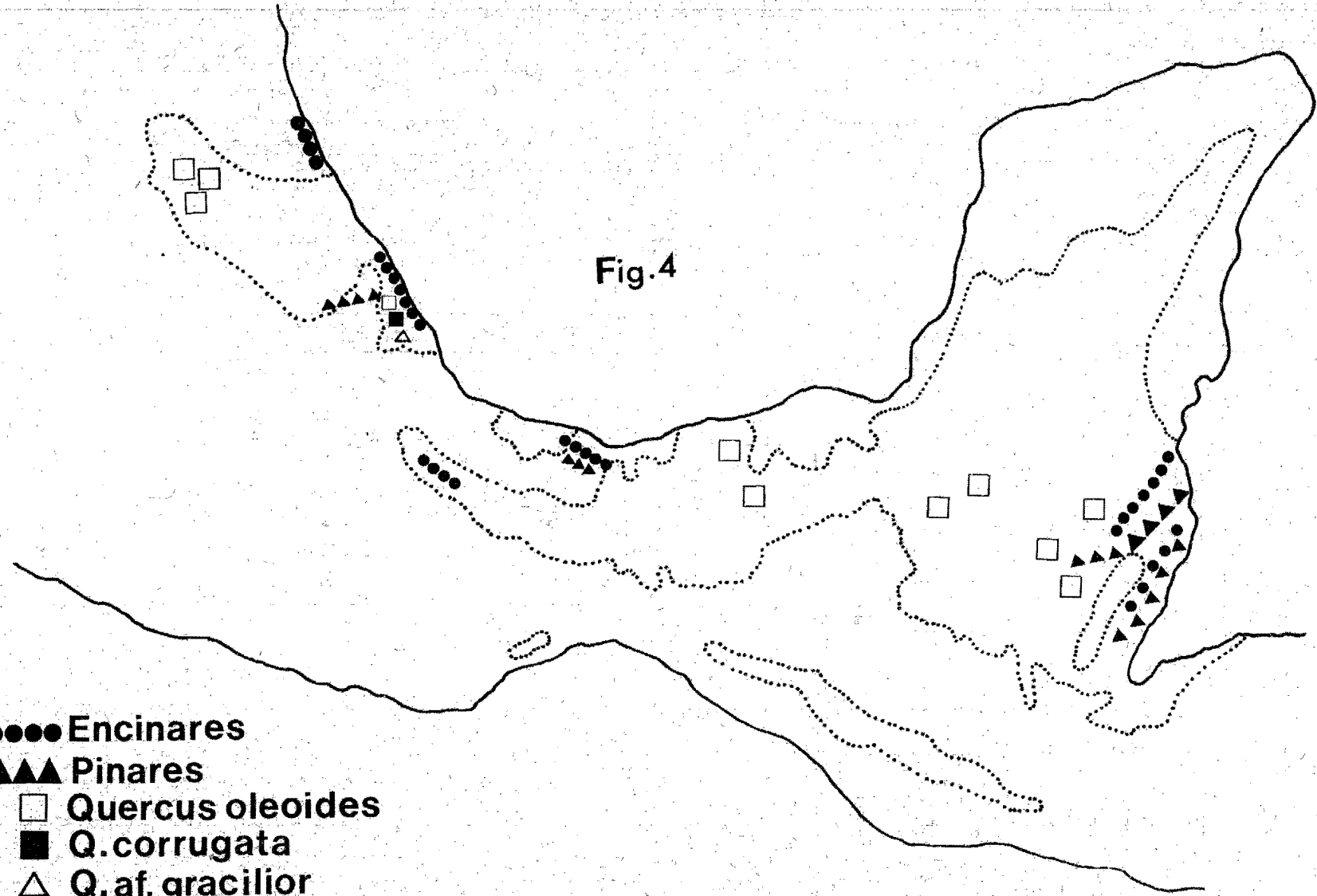
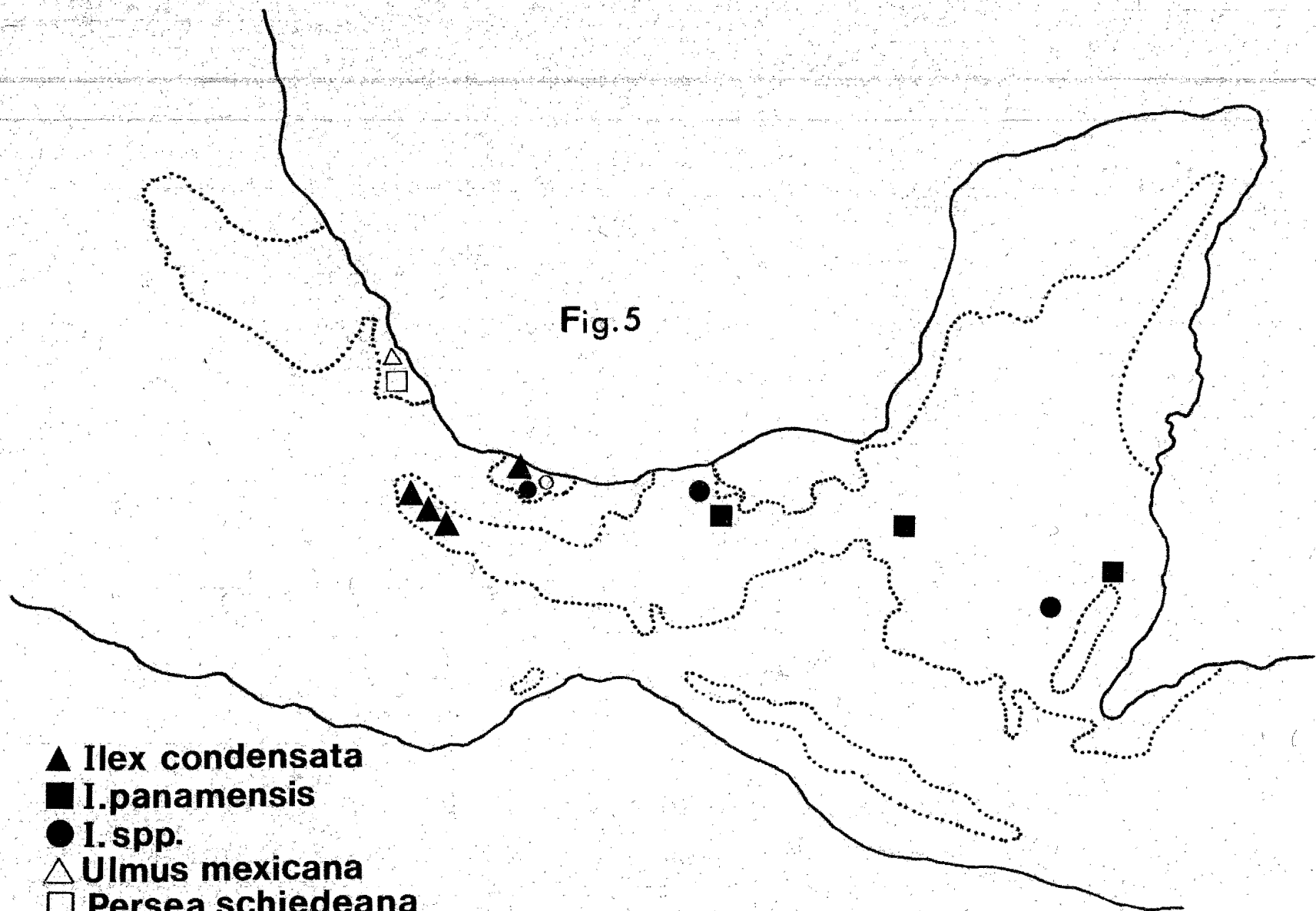


Fig. 5



- ▲ *Ilex condensata*
- *I. panamensis*
- *I. spp.*
- △ *Ulmus mexicana*
- *Persea schiedeana*
- *Roupala borealis*

Figura 6. *Oreopanax capitatum*: Sousa & Gómez-Pompa, 18 Cerro Blanco Los Tuxtlas, Veracruz (370 m snm); Neuling & Gómez-Pompa, 170, Barra de Sontecomapan, Los Tuxtlas, Veracruz (10 m snm); Varios colectores, Uxpán, Veracruz; Beaman 5181, Lago Catemaco, Veracruz (450 m snm); Calzada 291 Sontecomapan, Los Tuxtlas, Veracruz; Miranda 6650, Pichucalco, Chiapas; Uaxactún, Guatemala, Bartlett (1935:20). *Oreopanax guatemalense*: Martínez-Calderón 233, Chiltepec, Oaxaca; Matuda 3551, Tenosique, Tabasco; Gentle 2211 El Cayo District, British Honduras; Lundell 3135, Petén, Guatemala; Bartlett 12203, Uaxactún, Guatemala; Lundell (1937:72), Petén, Guatemala. *Oreopanax xalapense*: (?) Matuda 18492, Escuintla, Chiapas. *Oreopanax* spp. Brigada Dioscoreas 6637, San Andrés Tuxtla, Veracruz.

Figura 7. *Podocarpus guatemalensis*: León-Cázares & Gómez-Pompa (1970:37), Coatzacoalcos, Veracruz; Smith (1945:56), British Honduras; Bartlett (1935:21), British Honduras. *Platanus Chiapensis*: Miranda (1952), varios sitios de Chiapas. *Platanus lindeneana*; Lot 1258, Martínez 61, Colipa, Veracruz (150 m snm). *Platanus* spp.: Rzedowski (1965:97-103), sureste de San Luis Potosí. *Pupulus* sp. y *Taxodium* sp.: Rzedowski, (1965:97-103), sureste de San Luis Potosí. *Myrica cerifera*: León-Cázares & Gómez-Pompa, (1970:29), Coatzacoalcos, Veracruz.



Fig.6

- △ **Podocarpus guatemalensis**
- **Platanus chiapensis**
- **Pl. lindeneana**
- **Pl. spp.**
- **Populus sp.**
- ▣ **Taxodium sp.**
- ▤ **Myrica cerifera**

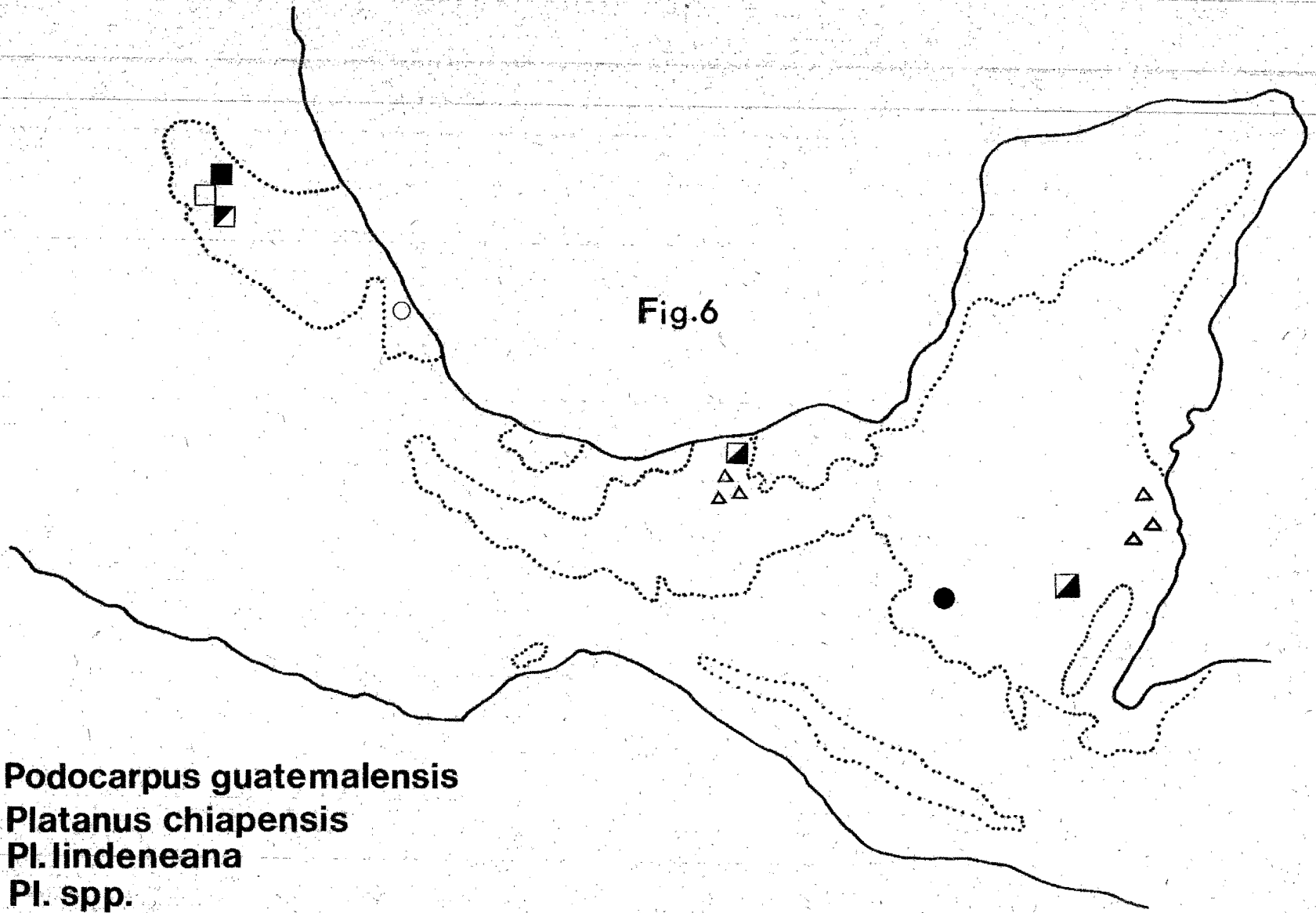
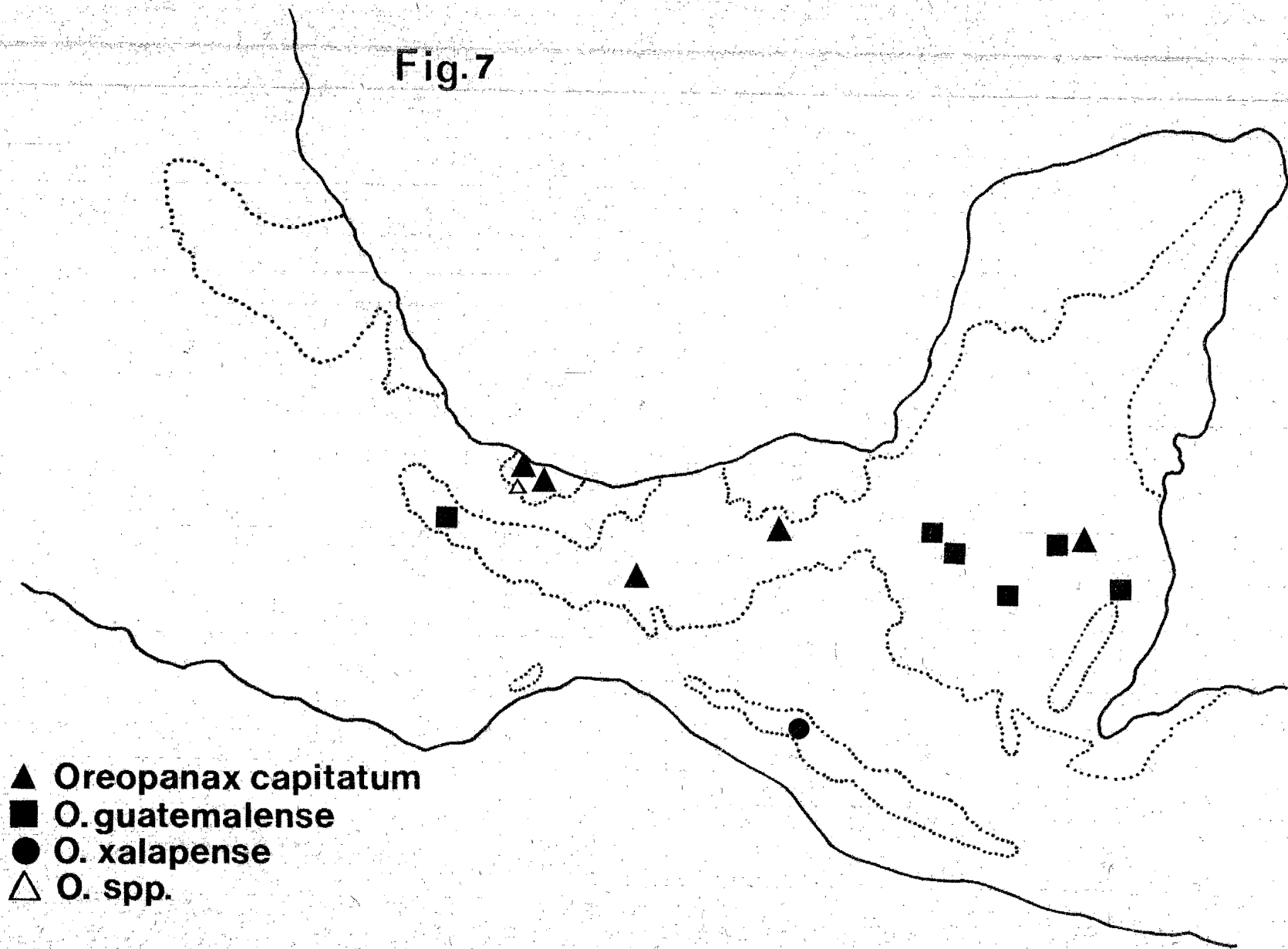


Fig.7



la Sierra Maya del centro de Belice, la porción sur de Campeche, y la parte central del Departamento del Petén en Guatemala. Las especies encontradas en estas localidades son: Beaucarnea ameliae, Coccoloba cozumelensis, Neomillspaughia emarginata, Erythroxyton bequaertii, Guettarda gaumeri, Machaonia lindeneana en el centro de Belice, y Gymnopodium floribundum, Mimosa hemiendyta, Caesalpinia yucatanensis, Pithecelobium albicans, Erythroxyton brevipes, Hybanthus yucatanensis, Coccoloba cozumelensis, Neomillspaughia emarginata, Guettarda gaumeri, Ximenia americana, Diospyros anisandra, D. yatesiana y Lysiloma bahamensis en el sur de Campeche y en algunos bajos, sabanas y selvas del centro del Petén.

Todos estos registros, permiten suponer que:

"... the deciduos forest zone, now confined to the northern part of the peninsula, was at one time widespread and extended at least as far south central British Honduras..." (Lundell, 1940:54)

Aunque son necesarios muchos mas datos para llegar a alguna conclusión consistente, los pocos registros aquí consignados indican que al menos en la Península de Yucatán debió haber importantes desplazamientos de la vegetación provocados por períodos con climas seco y cálido, obligando a las especies de la selva tropical húmeda a refugiarse hacia los sitios de mas humedad.

c. La gran tolerancia a la sequía de las especies de la selva tropical húmeda.

Un fenómeno que pudiera resultar de interés es la predominancia de especies de árboles también presentes en otros tipos de vegetación de menores requerimientos de humedad como selvas medianas caducifolias y subcaducifolias y selvas bajas caducifolias, en las selvas tropicales húmedas de México. En efecto, existe un numeroso contingente de especies que muestran una extraordinaria tolerancia a la sequía y que modifican en grado sumo su fisonomía y su fenología (véase el caso de Bernoullia flammea en la figura 8) para adaptarse a los diferentes tipos de vegetación en los que se encuentran. Ocasionalmente, algunas de estas especies llegan incluso a ser dominantes o codominantes en los tipos de vegetación mas secos, como sucede con Bursera simaruba en la selva baja espinosa caducifolia de San Luis Potosí (Rzedowski, 1966), y Brosimum alicastrum en la selva mediana subcaducifolia de Nayarit (Rzedowski and McVaugh, 1966), para solo citar dos casos.

Esta peculiaridad de las selvas tropicales húmedas mexicanas ha sido considerada como una prueba actual porque pudiera estar ligada con

los cambios climáticos mas recientes. En efecto, para todas estas especies de gran tolerancia a la sequía, los períodos mas cálidos y secos del Pleistoceno no significaron un desplazamiento hacia otros sitios, sino simplemente un cambio drástico de su morfología y su fisiología. De esta manera, su actual predominancia en la mayor parte de las selvas tropicales húmedas de México, podría interpretarse como una consecuencia de esta gran tolerancia a la falta de humedad, ya que dichas especies serían los primeros elementos presentes en las áreas de selva tropical húmeda, una vez que la precipitación se incrementó hasta alcanzar los valores de la actualidad. Esta hipótesis estaría en concordancia con los eventos climáticos mas recientes, ya que, como se señaló en el Capítulo II, el último período climático con consecuencias ecológicas, fué aquel en el que predominó un clima mas seco y cálido por un lapso de 7,000 años (entre los 9,000 y los 2,000 años antes del presente).

Entre las especies mas comunes que caen dentro de este grupo con una amplia tolerancia a la sequía pueden citarse a: Astronium graveolans, Acosmium panamense, Ceiba pentandra, Cordia alliodora, Castilla elastica, Cupania dentata, Cedrela odorata, Chrysophyllum mexicanum, Chlorophoria tinctoria, Dendropanax arboreus, Luehea speciosa, Metopium brownei, Platymiscium dimorphandrum, Piscidia piscipula, Simaruba glauca, Spondias Mombin, Trophis racemosa, Tabebuia chrysantha, Zuelania guidonia, etc. (datos tomados de: Rzedowski and McVaugh, 1966; Miranda, 1952 y 1959; Pennington and Sarukhán, 1968; Gómez-Pompa, 1972).

d. Distribución de especies de la selva tropical húmeda en comunidades con climas mas fríos.

Aunque mucho menos numeroso que el anterior, existe un grupo de especies arbóreas que al extender su distribución por encima del límite altitudinal superior de las selvas tropicales húmedas de México, (en promedio 900 - 1000 m. snm.) llega a formar parte de comunidades de climas mas fríos, junto con especies de afinidades boreales. Es interesante hacer notar que estas especies por lo común se encuentran desde el nivel del mar y solo penetran en comunidades con climas fríos y húmedos, tales como bosques caducifolios, selvas bajas perennifolias y encinares ligados los dos primeros. Entre las especies que incluye este grupo pueden citarse: Talauma mexicana, Alchornea latifolia, Mirandaceltis monoica, Dendropanax arboreus, Trophis mexicana, Mollinedia guatemalensis, Pseudolmedia oxyphyllaria, Nectandra salicifolia, Poulsenia armata, Guarea chichon, Calatola laevigata, Protium copal, Siparuna nicaraguensis y otras.

El peculiar comportamiento de estas especies, como en el caso de las especies tolerantes a la sequía, posiblemente esté ligado a los repetidos desplazamientos de la vegetación que, como consecuencia de la marcada oscilación de la temperatura durante el Pleistoceno seguramente tuvieron lugar en las porciones bajas y montañosas de las regiones tropicales. En es

Figura 8. Fisonomía de Bernoullia flammea en la selva baja caducifolia de Chilpancingo, Guerrero (izquierda); en la selva mediana Subperennifolia de Puerto Vallarta, Jalisco (Perez-Jimenez, com.personal) (centro); y en la selva tropical húmeda de Los Tuxtlas Veracruz. (derecha) En cada caso se indica el tipo de clima, la temperatura media anual, la cantidad de precipitación anual, y se refiere la época de floración a las estaciones lluviosas (zona punteada) y seca (zona en blanco) del año.

Figura 9. Distribución geográfica de 10 especies dominantes de las selvas tropicales húmedas de México.

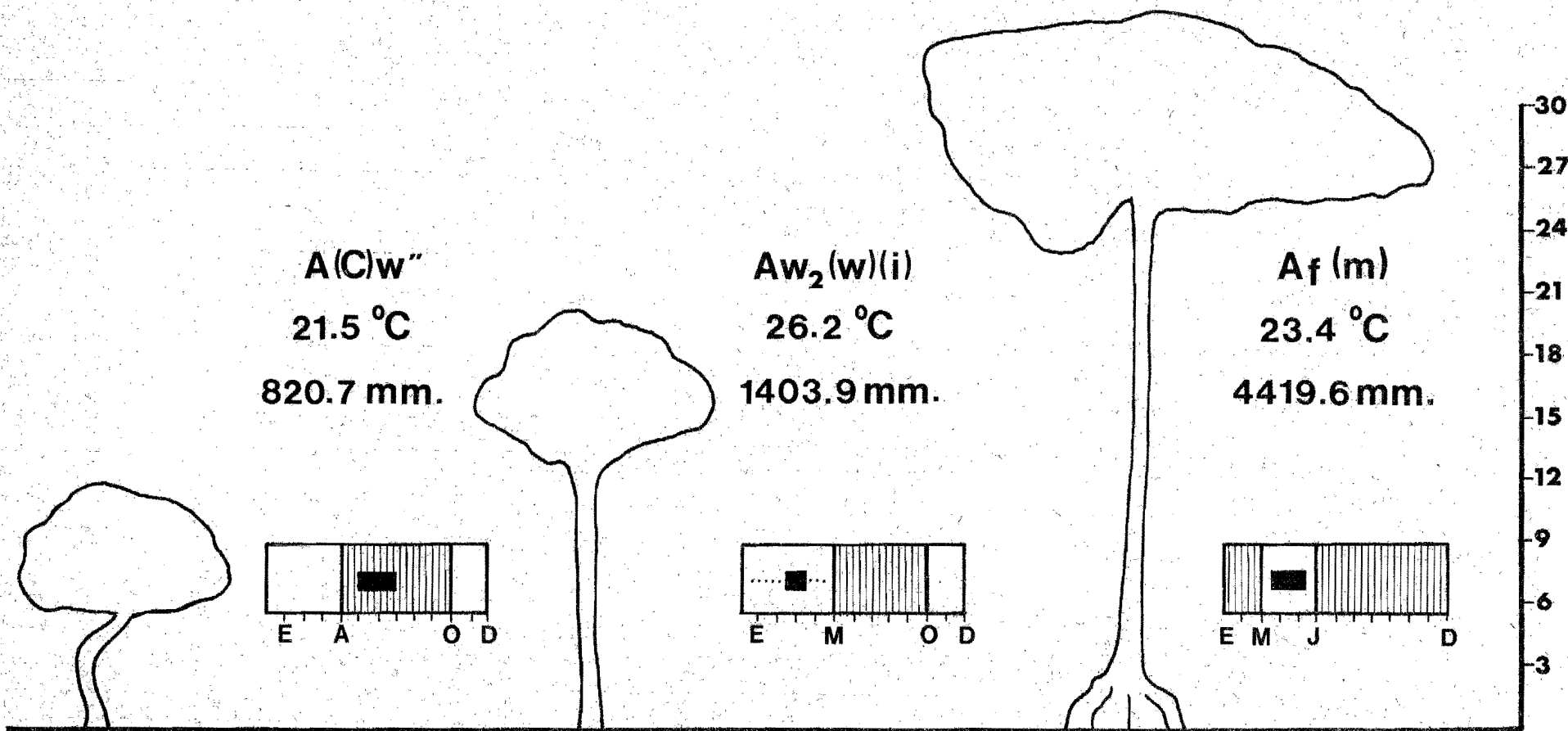
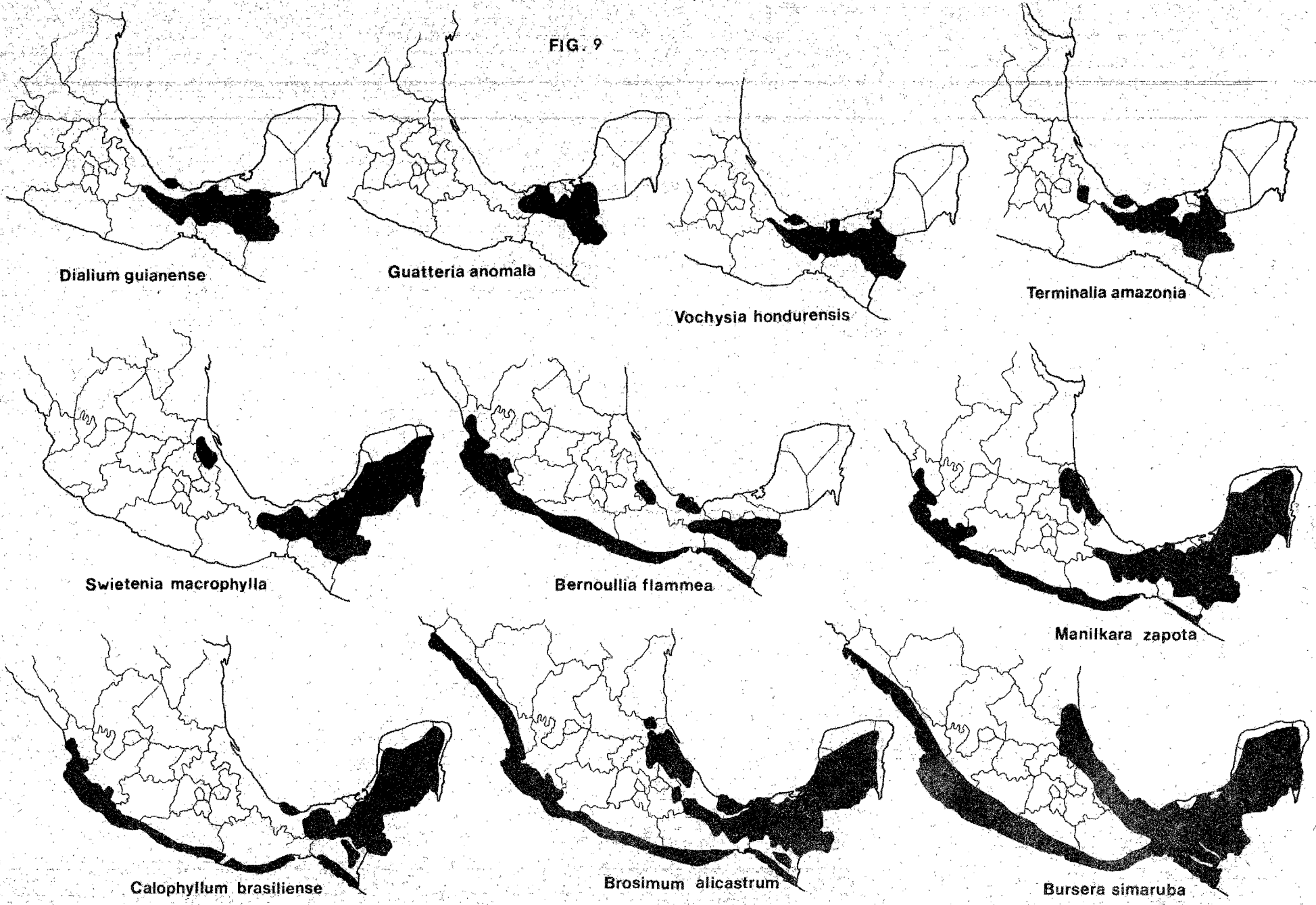


Fig. 8

FIG. 9



te caso, este grupo de especies, incluiría aquellos taxa que como respuesta a dichos cambios, lograron adaptarse a las fluctuaciones de la temperatura, de tal forma que en la actualidad pueden ser encontrados indistintamente en los tipos de vegetación que cubren las porciones por encima de los 900 - 1000 m snm, de las montañas de las regiones tropicales, y en las selvas que se hallan por debajo de esas elevaciones.

e. Distribución de las especies dominantes de las selvas tropicales húmedas.

Un fenómeno que resulta de interés, porque probablemente está ligado a los eventos de inestabilidad climática del Pleistoceno, es la peculiar distribución de las especies dominantes de las selvas tropicales húmedas de México. La figura 9, y el cuadro 4, muestran la distribución actual (según Pennington and Sarukhán, 1968 y otras fuentes) de las 10 especies arbóreas dominantes o co-dominantes mas notables de las selvas tropicales húmedas de México. De acuerdo con su distribución, las especies pueden colocarse en dos grupos bien definidos. El primer grupo incluye aquellas especies que restringen su distribución a la selva tropical húmeda, es decir, que no están presentes en otros tipos de vegetación: Dialium guianense, Guatteria anomala, Vochysia hondurensis, Terminalia amazonia y Swietenia macrophylla. Es interesante hacer notar que, sin excepción, todas estas especies están ausentes de la pequeña franja de selva tropical húmeda que penetra en la planicie costera del Pacífico en el estado de Chiapas (Sierra del Soconusco), y que, por lo menos en dos casos (Terminalia amazonia y Swietenia macrophylla), existen especies muy afines a ellas en esa porción (T. lucida y S. humilis). Por otra parte, con excepción de S. macrophylla, ninguna de ellas penetra en la Península de Yucatán. El segundo grupo incluye especies presentes en las selvas tropicales húmedas y en selvas caducifolias y subcaducifolias, es decir que forman parte también de comunidades con regímenes térmicos similares a los de las selvas tropicales húmedas pero con precipitaciones pluviales notablemente menores. Aquí se incluye a: Bernoullia flammea, Manilkara zapota, Calophyllum brasiliensis, Brosimum alicastrum y Bursera simaruba.

Esta distribución que se hace al situar en dos grupos a las especies dominantes, resulta ser significativa por varias razones. En aquellas comunidades con un pasado reciente caracterizado por la inestabilidad del clima de las áreas que ocupa, la dominancia de una especie está más íntimamente ligada a su capacidad para la recolonización que en su habilidad competitiva. La presencia de especies dominantes con una gran tolerancia ecológica a la sequía en las selvas tropicales húmedas de México, podría interpretarse como una consecuencia de la predominancia de un período climático mas seco, que antecedió a las condiciones climáticas (mas húmedas) de la actualidad, ya que, bajo esas condiciones, esas especies estarían en mas ventaja para la recolonización que aquellas que son sensibles al descenso de la



CUADRO 4 Distribución de las especies dominantes de selvas tropicales húmedas en diferentes tipos de vegetación.  
 x. Vertiente del Golfo de México o Vertiente del Pacífico.

	Selvas tropicales húmedas (altas perennifolias y sub- perennifolias).	Selvas medianas subperennifolias	Selva mediana subcaducifolias	Selvas bajas caducifolias	Selvas bajas espinosas ca- ducifolias
I					
<i>Dialium guianense</i>	x	-	-	-	-
<i>Guatteria anomala</i>	x	-	-	-	-
<i>Vochysia hondurensis</i>	x	-	-	-	-
<i>Terminalia amazonia</i> ( <i>T. lucida</i> )	x o	- -	- -	- -	- -
<i>Swietenia macrophylla</i> ( <i>S. humilis</i> )	x o	- o	- o	- o	- -
II					
<i>Bernoullia flammea</i>	x o	x o	x o	o	-
<i>Calophyllum brasiliensis</i>	x o	x	x o	-	-
<i>Brosimum alicastrum</i>	x o	x o	x o	x o	-
<i>Bursera simaruba</i>	x o	x o	x o	- o	o
<i>Manilkara zapota</i>	x o	x o	x	-	-

precipitación. Esto, de nuevo, coincide con la última tendencia significativa desde el punto de vista ecológico del clima de México, 7,000 años de clima mas seco y cálido. De acuerdo con lo anterior, las distribuciones actuales de las especies dominantes del primer grupo, es decir de las especies no tolerantes a la sequía, estarían sugiriendo de alguna forma las áreas menos afectadas por el descenso de la precipitación, y sus áreas comunes de distribución estarían dando indicios de posibles refugios. En este sentido, puede no resultar casual la notable ausencia de este segundo grupo de especies dominantes en la Península de Yucatán y en la planicie costera del Pacífico. Por otra parte, la interesante secuencia formada por las distribuciones de Guatteria anomala, Vochysia hondurensis, Dialium guianense y Terminalia amazonia, especies dominantes del primer grupo, parecen sugerir diferentes estadios de extensión de las áreas que ocupan, a partir de una porción común: el noreste de Chiapas.

Otra manera de examinar las características de las especies dominantes y sus distribuciones, es aquella que parte de algunos principios generales de la teoría ecológica. En aquellas comunidades caracterizadas por su larga permanencia bajo condiciones de estabilidad ambiental, es de esperarse una tendencia que disminuya la dominancia de unas cuantas especies e incremente la diversidad, que favorezca la permanencia de especies bien adaptadas a las condiciones que prevalecen, y que disminuya la importancia de aquellas especies con poca especialización o de amplia tolerancia ecológica. La presencia de especies dominantes en las selvas tropicales húmedas de México, y de entre ellas un grupo con amplia tolerancia a la sequía, es, en cierta forma, un indicador de un pasado caracterizado por la inestabilidad ambiental y de un reciente arribo de este tipo de vegetación a las áreas que actualmente ocupa.

Hay todavía, un último fenómeno derivado de las distribuciones de las especies dominantes que vale la pena examinar: la amplia distribución de las especies tolerantes a la sequía sobre la planicie costera del Pacífico. Una primera explicación, daría razón de esta peculiaridad como una simple consecuencia de la invasión de esas áreas, por parte de dichas especies, a partir del establecimiento de condiciones ambientales propicias. Sin embargo, si se supone que la planicie costera del Pacífico no fué afectada durante el Pleistoceno mas que por el descenso de la precipitación, estas especies estarían señalando la distribución de la selva tropical húmeda sobre la vertiente del Pacífico antes del Pleistoceno, ya que se supone que estas especies no fueron desplazadas durante los períodos con marcado descenso de la precipitación. Esta hipótesis coincide con la notable ausencia de pinares y encinares a nivel del mar en la planicie costera del Pacífico, y con la particular situación geográfica de la vertiente del Pacífico que la hace menos inmune a los vientos fríos provenientes del norte.

f. Distribución latitudinal de especies arbóreas.

Se está de acuerdo en que la riqueza de especies de las selvas mexicanas, es menor cuando se compara con la obtenida en otras porciones mas cercanas al ecuador como por ejemplo la región Amazónica (Sarukán, 1968a). Dado que el principal elemento de las selvas tropicales húmedas de México es el neotropical, al fenómeno anterior se agrega el de una marcada ausencia de taxa sudamericanos y aun centroamericanos (véase el cuadro 5), que ya no alcanzan las latitudes de las selvas de México. En la presente sección, se presentan algunos datos que intentan responder a la cuestión de si éste patrón latitudinal de la riqueza que tiene lugar a nivel continental, también se observa dentro de las áreas de México cubiertas por selvas tropicales húmedas.

A partir de los registros contenidos en siete estudios ecológico-regionales (Anónimo, 1964; Chavelas, 1967-68; Gómez-Pompa, 1966; Hernández-P. y Sousa, 1964; González-L y Hernández P., 1966; León-Cazares y Gómez-Pompa, 1971; Perez-Jiménez y Sarukán, 1971) llevados a cabo a partir de la información recopilada en la Comisión para el Estudio Ecológico de las Dioscoreas<sup>2</sup>, y de un estudio preliminar sobre la diversidad desarrollado por el autor (Toledo, 1969), fueron obtenidos los datos necesarios para calcular la riqueza de especies de árboles en 16 muestras localizadas a lo largo de la distribución de la selva tropical húmeda en la planicie costera del Golfo de México (figura 10).

En cada muestra, se obtuvo el número total de individuos de cada una de las especies de árboles presentes con 3.3 cms. de diámetro a la altura del pecho (d.a.p.) y con 6.6 cms. de d.a.p. El cálculo de la riqueza fué hecho en su forma mas simple, es decir, registrando en cada muestra el número de especies presentes por unidad de área.

Las figuras 11 y 12, muestran el número de especies de árboles con 6.6 y 3.3 cms. de d.a.p. respectivamente, presentes en una área de 2000 m<sup>2</sup> en las diferentes localidades. Las gráficas de las mencionadas figuras, sitúan a cada muestra de acuerdo a la distancia real (en kilómetros) en que se localizan con respecto a las otras.

Los resultados muestran un aparente incremento del número de especies de árboles hacia las localidades mas cercanas al ecuador (13, 14, 15 y 16), con la particularidad de que el incremento es mucho mas marcado en las dos últimas muestras, es decir, en las muestras correspon-

2 Cuando algunos de los registros que aparecen en estos estudios no fueron lo suficientemente asequibles para el análisis, se acudió a las fuentes originales de datos localizados en los archivos de la Comisión.

CUADRO 5 Lista de géneros de árboles de las selvas tropicales-húmedas de Costa Rica que no están representados en México (datos de Allen, 1956; y Holdrige *et. al.* 1972).

Allenanthus	Godmania	Pentagonia
Allophylus	Goethalsia	Perebea
Anaxagorea	Grias	Phyllocarpus
Arthrostylidium	Gustavia	Pourouma
Basiloxylon	Gyrocarpus	Prioria
Batocarpus	Heisterie	Pseudima
Bellucia	Henriettella	Pseudosamanea
Bertiera	Hieronyma	Rudgea
Billia	Homalium	Ryania
Cariniana	Herrania	Sacoglotti
Carpotroche	Hybanthus	Simaba
Casipourea	Hyospathe	Sommerera
Cespedesia	Iriarteia	Sorocea
Chimarris	Ixora	Stryphnodendron
Chione	Jacaratia	Synechanthus
Clarisia	Lacistema	Tachigalia
Cleidon	Lacmellea	Talisia
Condaminea	Laetia	Tetragastris
Couratari	Ladenbergia	Tetrahyalacium
Coussapoa	Lafoensia	Tococa
Coutarea	Lecythis	Tocoyema
Dipterodendron	Lindakeria	Torrubia
Dialyamthera	Linociera	Tovomita
Doliocarpus	Macrocnemum	Tovomitopsis
Duguetia	Marila	Triplaris
Duroia	Mayna	Trattinickia
Eschweilera	Minquartia	Unonopsis
Geonoma	Neonicholsonia	Vantanea
Gloeospermum	Ogcodeia	Warscewiczia
	Olmedia	Welfia
	Pentaplaris	Ximenia



dientes a la región Lacandona en Chiapas. Este último fenómeno es mas aparente en la gráfica de la figura 12, esto es, en las muestras que incluyen un número mayor de árboles (con 3.3 cm. d.a.p.). Lo anterior, permite distinguir claramente dos grupos bien definidos de valores: aquellos que pertenecen a las muestras 15 y 16, y aquellos que corresponden a las muestras de las localidades al norte o noroeste de Chiapas (1 a 11). Los valores de las muestras localizadas en los límites de los estados de Tabasco y Chiapas, (12, 13 y 14), parecerían valores intermedios entre aquellos dos grupos.

La explicación de los resultados anteriores, debe buscarse, en primera instancia, en los factores actuales, esto es, en el clima y el suelo.

Afirmar que el patrón de diversidad de las selvas examinadas en un resultado de los factores climáticos actuales implica hallar diferencias muy marcadas entre el clima de la selva Lacandona en Chiapas, y el clima del resto de las muestras. Según puede verse en el cuadro 2 (que consigna los datos de 15 estaciones meteorológicas), esto no sucede con ninguno de los 6 parámetros considerados. La temperatura media anual se incrementa en forma gradual hacia las localidades de menor latitud. Con excepción de las muestras 1 y 2 presentes en áreas con precipitaciones anuales por debajo del, ó cercanas al, mínimo requerido de 2,000 mm. todas las muestras se encuentran en áreas con precipitaciones anuales abundantes. Con la oscilación media de la temperatura sucede algo similar: las mayores oscilaciones se presentan en las muestras 1 y 2 y en el resto son mas o menos iguales, incluso la menor oscilación ocurre en la región de los Tuxtlas en la estación Zapotitlán localizada a la orilla del mar. Ni en el mes más frío, ni en el número de meses secos existe una diferencia sustancial entre las muestras de Chiapas y el resto de las muestras menos australes. Aun la temperatura mínima extrema, se mantiene mas o menos uniforme en todas las muestras excluyendo la 1 y la 2 que presentan temperaturas cercanas al límite crítico de los 0° C.

En cuanto al suelo, no existen, por desgracia, datos edafológicos detallados para cada una de las muestras, de tal forma que no es posible realizar una comparación precisa con base a esta variable ambiental. No obstante, los pocos datos con que se cuenta parecen indicar que las variaciones en la riqueza de especies arbóreas responden fundamentalmente en función de la localización geográfica, ya que las diferencias edáficas parecen ser un factor subordinado o secundario de variación respecto a la localización geográfica de las muestras. En apoyo a esta hipótesis, se encuentra el hecho de que a pesar de que las muestras 1 (Huichihuayan, S.L.P.), 4 (Tuxtepec, Oaxaca) y 13 (Pichucalco, Chiapas) presentan una constante edáfica; todas ellas pertenecen a selvas de la misma asociación vegetal -

Figura 10. Localización de las muestras. 1. Selva de Brosimum alicastrum, Huichihuay'an San Luis Potosí (235 m snm). 2. Selva de Beilschmedia anay, Misantla, Veracruz (500 m snm). 3. Selva de Terminalia amazonia (50 m snm), Tuxtepec, Oaxaca. 4. Selva de Brosimum alicastrum, Tuxtepec, Oaxaca (?). 5. Selva de Andira galleotiana, Tuxtepec, Oaxaca (50 m snm). 6. Selva de Ficus-Bernoullia, Los Tuxtlas, Veracruz (60 m snm). 7. Selva de Ficus-Bernoullia, Los Tuxtlas, Veracruz (120 m snm). 8. Selva de (?), Los Tuxtlas, Veracruz (260 m snm). 9. Selva de Terminalia amazonia, Coatzacoalcos, Veracruz (?). 10. Selva de Dialium-Terminalia (20 m snm). 11. Selva de Tapirira-Dialium, Coatzacoalcos, Veracruz (180 m snm). 12. Selva de Guatteria-Dialium, Huimanguillo (200 m) Tabasco. 13. Selva de Brosimum alicastrum, Pichucalco, Chiapas. (130 m snm). 14. Selva de Ficus insipida, Pichucalco, Chiapas (420). 15. Selva de Terminalia-Swietenia-Vatairea, Tulijá, Chiapas (400 m snm). 16. Selva de Swietenia-Manilkara. Tulijá, Chiapas (400 msnm).

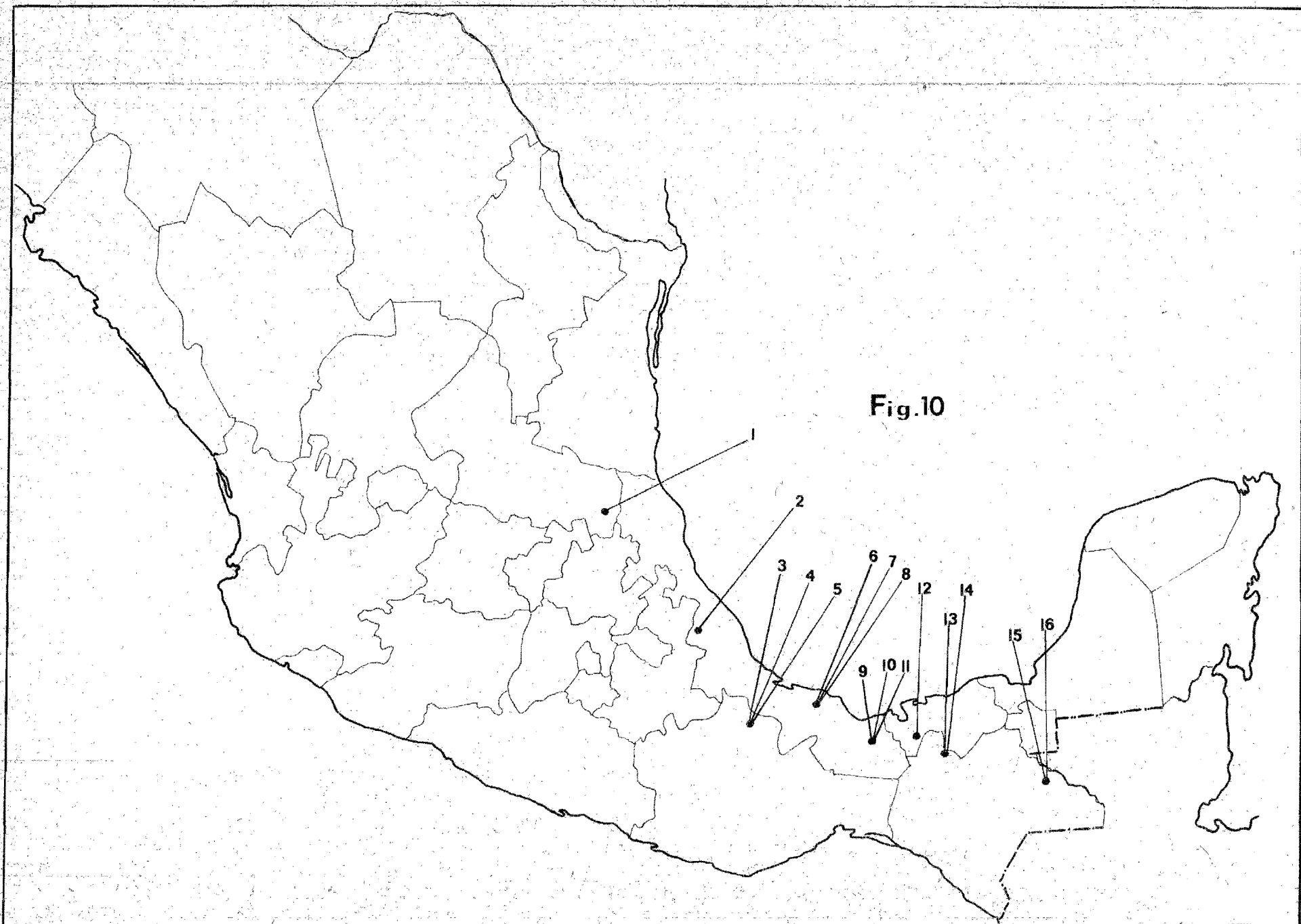


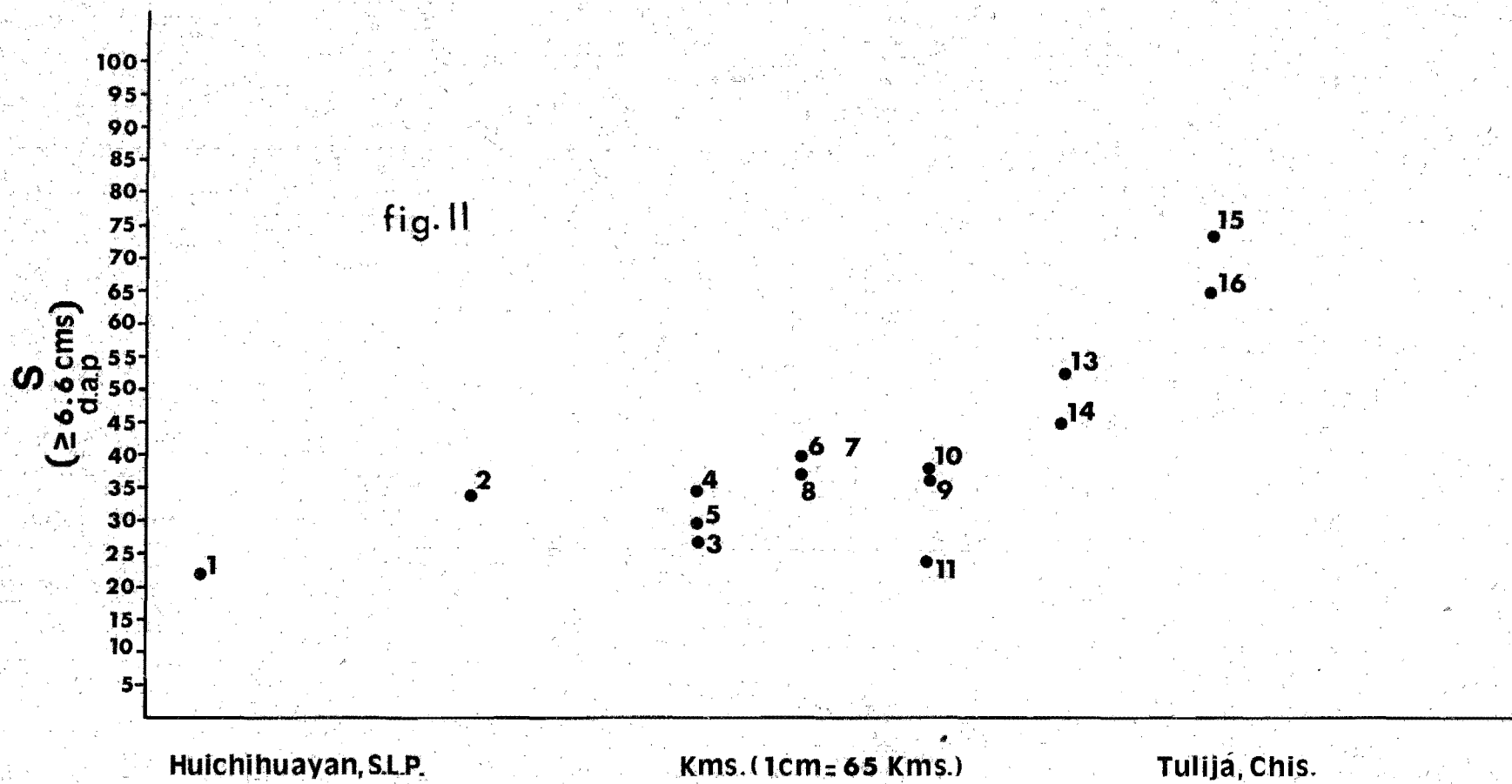


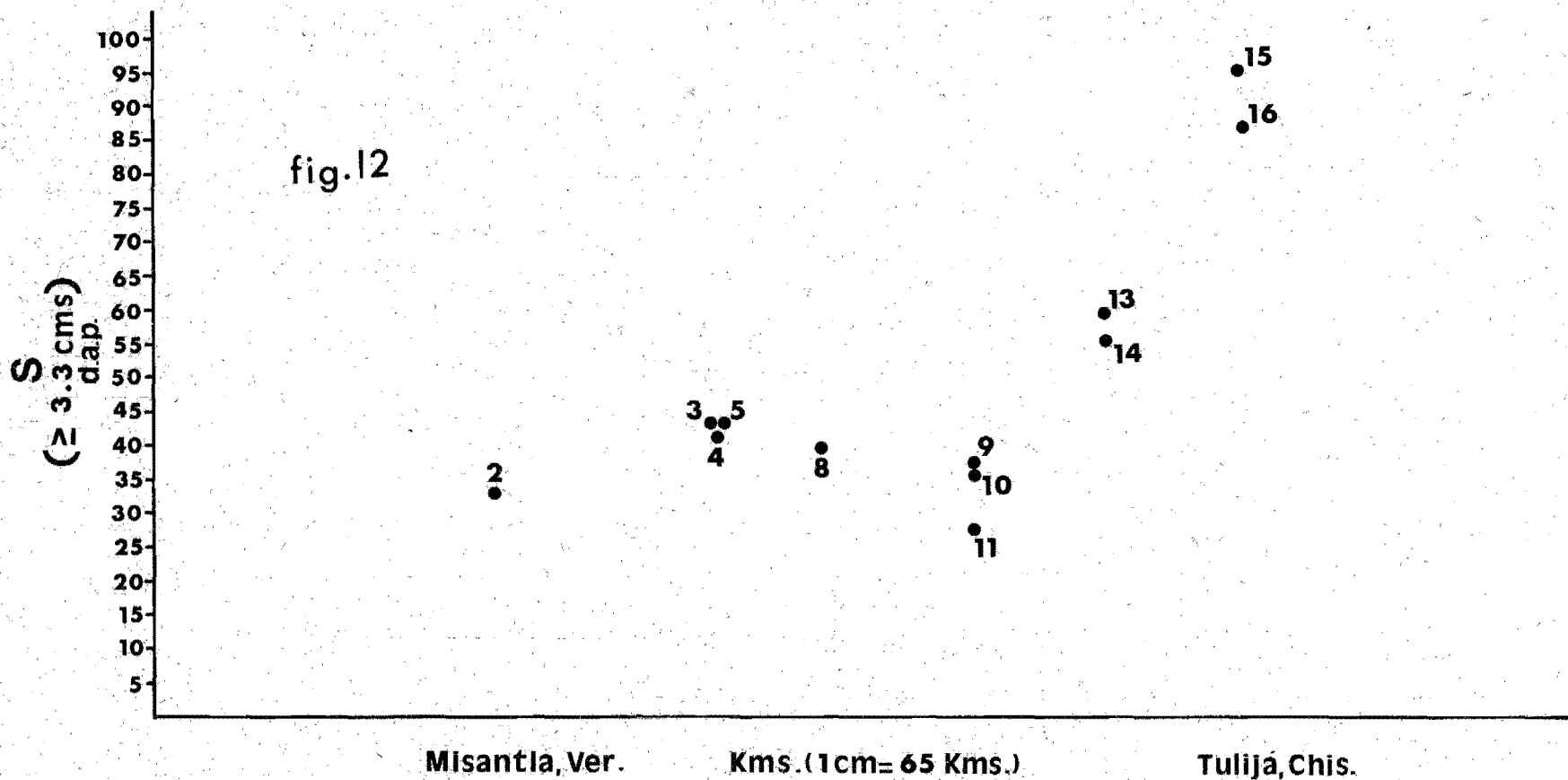
Figura 11. Número de especies de árboles de 6.6 cms. dap presentes en un área de 2,000 m<sup>2</sup>.

Figura 12. Número de especies de árboles de 3.3 cms de dap presentes en un área de 2,000 m<sup>2</sup>.

Figura 13. Principales regiones consideradas en este estudio. 1. Región Lacandona, Chiapas. 2. Región del sureste de Tabasco. 3. Región de Pichucalco, Chiapas. 4. Región de Coatzacoalcos, Veracruz. 5. Región de Tuxtepec, Oaxaca. 6. Región de Los Tuxtlas, Veracruz. 7. Región de Misantla, Veracruz. 8. Región sureste de San Luis Potosí. 9. Región del Petén, Guatemala. 10. Región sur de Honduras Británica. 11. Región central de Campeche. 12. Región central de Quintana Roo. 13. Región norte de Quintana Roo. 14. Región del Soconusco, Chiapas.

Figura 14. Relación de los diferentes porcentajes de especies presentes en 9 regiones (datos tomados del cuadro 6).





Misantla, Ver.

Kms. (1cm= 65 Kms.)

Tulijá, Chis.

FIG. 13

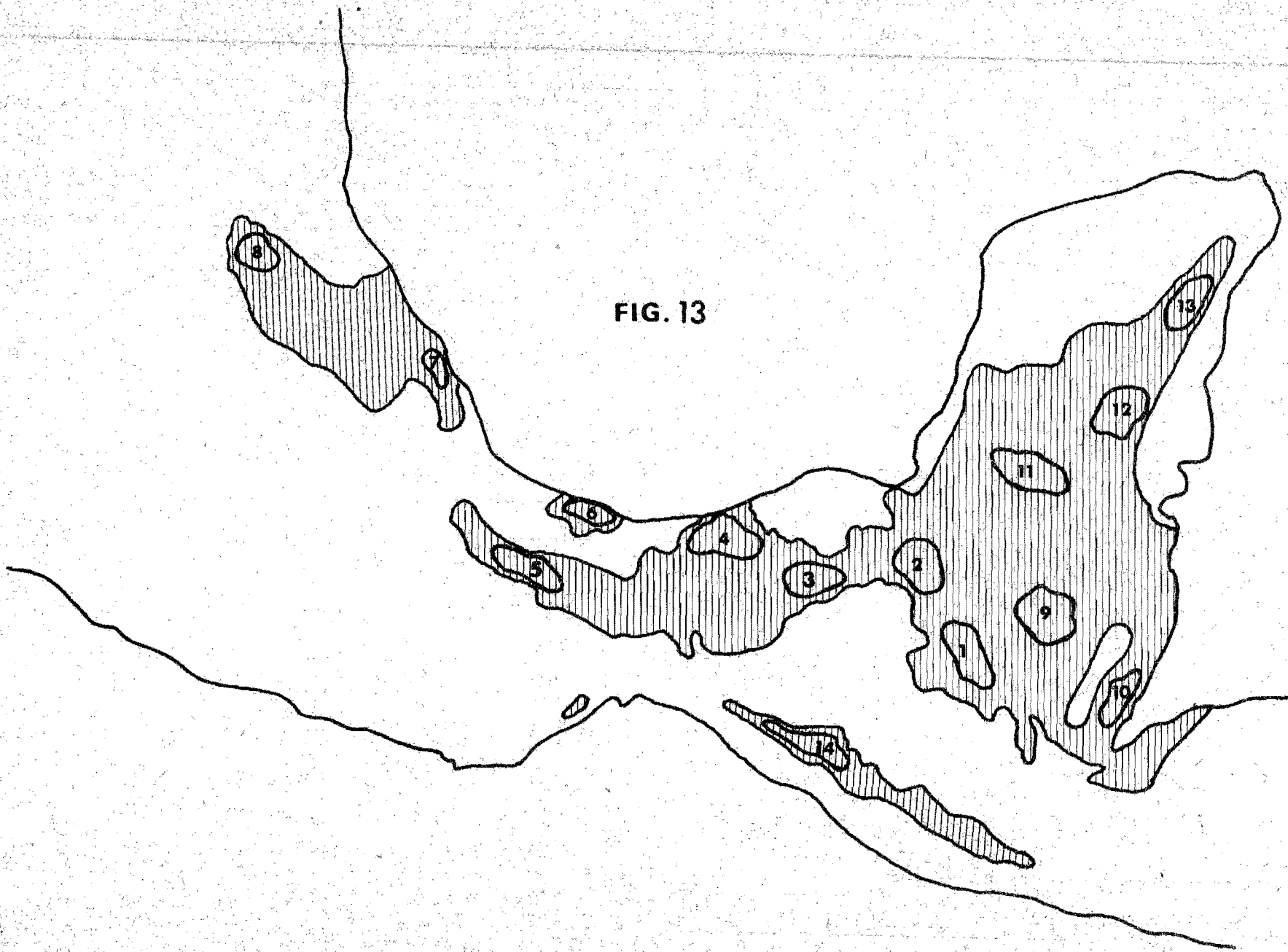
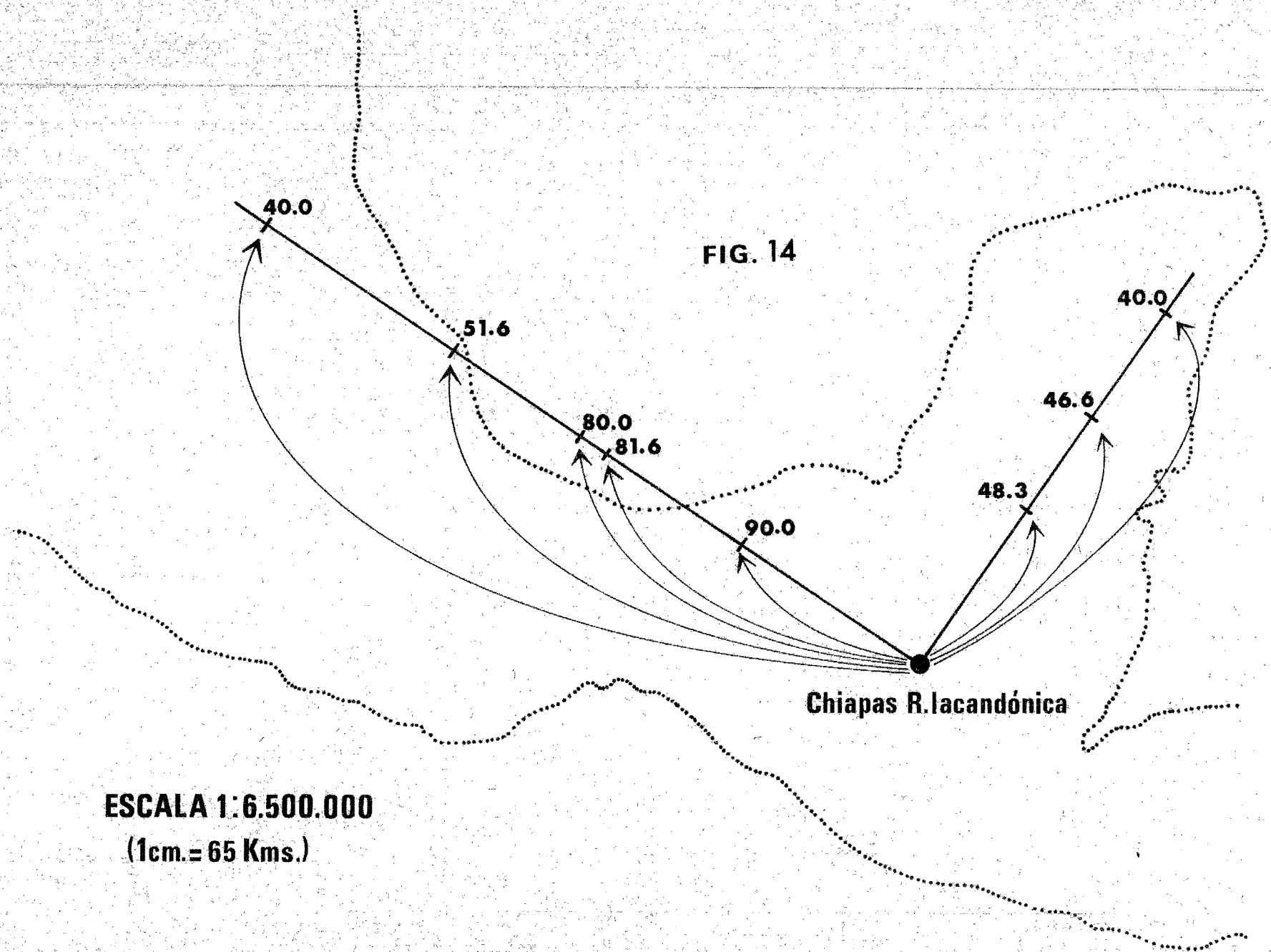


FIG. 14



ESCALA 1:6.500.000  
(1cm. = 65 Kms.)

(dominadas por Brosimum alicastrum) creciendo sobre suelos derivados de calizas (ver: Rzedowski, 1963; Gómez-Pompa, et. al. 1964; Pérez-Jiménez y Sarukhán, 1971), sus riquezas de especies arbóreas son notablemente diferentes. Otro hecho que apoya la hipótesis anterior se encuentra en la variación edáfica intraregional de las muestras. En efecto, a pesar de que las muestras 3, 4 y 5 en la región de Tuxtepec, Oaxaca corresponden a selvas que se desarrollan sobre muy diferentes sustratos (suelos rojos lateríticos, suelos derivados de calizas, y suelos aluviales, respectivamente), sus valores de riqueza de especies pertenecen a un mismo rango (obsérvense con cuidado las figuras 11 y 12). Lo mismo sucede con las muestras 13 y 14 que corresponden a selvas desarrollándose en suelos negros, arenosillos derivados de lutitas y suelos derivados de calizas (Pérez-Jiménez y Sarukhán, 1971) respectivamente, en la región de Pichucalco, Chiapas.

Es probable que la explicación de este patrón caracterizado por el incremento "brusco" de la riqueza de especies de árboles hacia la región Lacandona en Chiapas, esté más ligado a los eventos históricos del Pleistoceno como veremos enseguida. Un criterio fundamental cuando se realizan comparaciones de la riqueza o la diversidad de especies, es el de saber si las áreas que se comparan están o no saturadas de especies, ya que...

"If the areas being compared are not saturated with species, an historical answer involving rates of speciation and length of time available will be appropriate; if the areas are saturated with species then the answer must be expressed in terms of the size of niche space and the limiting similarity of co-existing species". - (McArthur 1965: 511).

En el caso de las selvas que hemos comparado, todas ellas localizadas en una porción latitudinal sujeta a cambios climáticos durante el pasado reciente, resulta consecuente pensar en la riqueza de especies ligada a los diferentes grados de saturación de las áreas que se comparan.

Esta idea, se ve fortalecida cuando se revisan especies en particular, y cuando se hace evidente la manera en la que las especies de árboles se distribuyen por las diferentes localidades de la selva tropical húmeda en México.

El cuadro 6, muestra la distribución de 60 especies selectas de árboles, que resultan importantes por su abundancia. El cuadro, incluye la distribución de estas especies en 9 regiones geográficas (para su localización véase la figura 13): la llamada Región Lacandona en Chiapas; la porción suroeste de Tabasco (incluyendo las poblaciones de Huimanguillo y Teapa en ese estado, y de Pichucalco en Chiapas); la Región de los Tuxtlas, Veracruz; la Región de Tuxtepec, Oaxaca; la porción central de Veracruz (región que tiene a Misantla como la población principal); la porción sureste de San Luis





MIRANDACEITIS MONOICA									
MYROXYLON BALSAMUM									
NECTANDRA AMBIGENS									
PIMENTA DIOICA									
PITHECELLOBIUM ARBOREUM									
PITHECELLOBIUM LEUCOCALYX									
POUSENIA ARMATA									
POUTERIA CAMPECHIANA									
POUTERIA UNILOCULARIS									
PLATYMISCIUM YUCATANUM									
PROTIUM COPAL									
PSEUDOLMEDIA OXYPHYLLARIA									
PTEROCARPUS HAYESII									
QUARARIBEA FUNEBRIS									
ROBINSONELLA MIRANDAE									
SAPINDUS SAPONARIA									
SCHIZOLOBIUM PARATYBUM									
SICKINGIA SALVADORENSIS									
SIMAROUBA GLAUCA									
SPONDIAS MOMBIN									
STEMMADENIA DONNELL-SMITHII									
STERCULIA APETALA									
SWIETENIA MACROPHYLLA									
TALAUMA MEXICANA									
TERMINALIA AMAZONIA									
TROPIIS RACEMOSA									
SWERTIA PANAMENSIS									
VATAIREA LUNDELLII									
VOCHYSIA HONDURENSIS									
ZANTHOXYLUM KELLERMANII									
ZUELANIA GUIDONIA									

<b>TOTAL</b>	58	54	49	48	31	24	29	28	24
<b>%</b>	96.6	90.0	81.6	80.0	51.6	40.0	48.3	46.6	40.0

Potosí (que incluye a las poblaciones de Tamazunchales y Huichihuayan); la porción central de Campeche; la porción central de Quintana Roo; y la porción norte de Quintana Roo (localizada aproximadamente frente a la isla de Cozumel).

El cuadro revela algunas cuestiones fundamentales. Si se considera el número de especies que se distribuyen en cada una de las regiones antes citadas, podrá observarse con toda claridad, un patrón de distribución que concentra a casi todas las especies (96.6%) en la Región Lacandona en Chiapas. Esta concentración de especies disminuye gradualmente conforme se penetra hacia el norte de México, a lo largo de la Planicie costera del Golfo de México, y hacia la Península de Yucatán. Aunque los factores que limitan la distribución de las especies en estas dos direcciones probablemente sean diferentes (temperaturas bajas hacia las localidades más al norte en la planicie costera, y menor precipitación conforme se penetra la Península de Yucatán), resulta significativo comparar aquellas localidades con valores similares. La región central de Campeche y la norte de Quintana Roo, son equivalentes en número de especies a la porción central de Veracruz y al sureste de San Luis Potosí, sin embargo las dos primeras están a una distancia considerablemente menor de la Región Lacandona en Chiapas que las dos últimas (figura 4). Este hecho, podría estar indicando que dadas las condiciones climáticas que han prevalecido en las últimas épocas, la penetración de especies se ha facilitado hacia las localidades de la planicie costera del Golfo de México, y se ha hecho más difícil hacia la Península de Yucatán. La predominancia de un clima cálido-seco en los últimos 9,000 años, podría ser la causa de que sobre la Península de Yucatán los índices de riqueza de especies sean mucho menores que en localidades a la misma distancia del este de Chiapas pero localizados sobre la planicie costera atlántica, ya que este descenso de la precipitación posiblemente tuvo mayores efectos en la Península que en la costa del Golfo de México en donde la presencia de relieve atenúa esta carencia.

Todos estos datos, sugieren que la Región Lacandona posiblemente ha estado operando como una región surtidora de especies, a partir de la cual muchos taxa se han expandido. Por lo anterior, es de suponerse que dicha región no fué afectada, o fué afectada en mucho menor escala, por los drásticos cambios del clima durante el Pleistoceno que el resto de las localidades.

#### g. La fisonomía foliar.

En su obra clásica sobre la selva tropical húmeda, Richards (1952), dedico varias páginas (80-89) al análisis de la forma y el tamaño de las hojas de las plantas que componen este tipo de vegetación. De su detallada discusión se obtienen varias conclusiones que pueden servir de crite-

rio para inferir cambios climáticos. En efecto, numerosos estudios paleoclimáticos han utilizado la forma y el tamaño de las hojas para ayudar a determinar, a través de floras fósiles, el clima predominante en diversas épocas del pasado. El borde entero de las hojas es de primordial importancia porque su presencia se encuentra íntimamente ligada a las selvas tropicales húmedas. Estudios recientes sobre este aspecto, han mostrado que en este tipo de vegetación el porcentaje de hojas con bordes enteros por lo común no es menor del 75% (Wolfe, 1971). La interpretación precisa de este fenómeno no se ha dado todavía. Sin embargo, Dilcher (1973) al realizar un análisis comparativo de 56 estudios sobre el espectro foliar de diversos tipos de vegetación, encuentra que aquellas selvas con porcentajes bajos de hojas con bordes enteros indicarían cambios en la temperatura y en la precipitación, ya que, el porcentaje de hojas con bordes no enteros se incrementa en tanto que el clima se vuelve más seco, más frío, o más seco y frío.

Una revisión no exhaustiva de material de herbario y de dibujos y fotografías es suficiente para mostrar la presencia de una buena cantidad de especies arbóreas con hojas de bordes no enteros en las selvas mexicana. Algunas de estas especies se muestran en la figura 15.

Entre las especies con esta característica notables por su abundancia en las selvas de México pueden citarse: Vatairea lundellii, Astronium graveolans, Pleuranthodendron mexicana, Mirandaceltis monoica, y Zuelandia guindonia, además de otras como Erblichia odorata, Luehea speciosa, Sebastiania confusa, Cupania spp. etc.

Es probable que este fenómeno, junto con la presencia de árboles con hojas (o folíolos) pequeños, y con hojas deciduas, sean indicadores de que diversos elementos de las selvas tropicales húmedas de México pueden provenir de comunidades de clima más secos y más fresco (Rzedowski, com. personal).

Figura 15. Fisonomía foliar de algunas especies arbóreas de selvas de México.

- a. Pleuranthodendron mexicana (Toledo 59, La Palma, Los Tuxtlas, Veracruz).
- b. Trema micrantha (Martinez-Calderón 1718, Estación Biológica "Los Tuxtlas", Veracruz).
- c. Belotia mexicana (Brigada Dioscoreas 1850, Tuxtepec, Oaxaca).
- d. Sebastiania confusa (Chavelas y col. ES-1488, Escárcega-Candelaria, Campeche).
- e. Mirandaceltis monoica (Sousa, 828, Tuxtepec, Oaxaca).
- f. Astronium graveolans (Sousa 829, Tuxtepec, Oaxaca).
- g. Zuelania guidonia (Chavelas y col. ES-1244, Escárcega-Candelaria, Campeche).
- h. Erblichia odorata (Chavelas, Alanís & Rosas ES-2953, Pénjamo-Chancalá-Damasco, Chiapas).
- i. Muntingia calabura (Gonzalez, León & Garza s/n, Huimanguillo-Mal Paso, Chiapas).
- j. Vatairea lundellii (Sousa 2867, La Palma, Los Tuxtlas, Veracruz).
- k. Luehea speciosa (Brigada Dioscoreas 1720, Tuxtepec, Oaxaca).
- l. Cupania glabra (Brigada Dioscoreas 6122, Tuxtepec-Valle Nacional, Oaxaca).

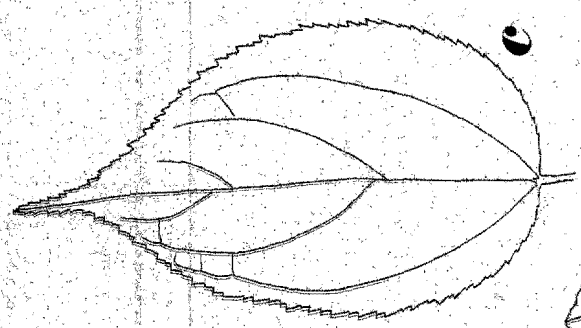
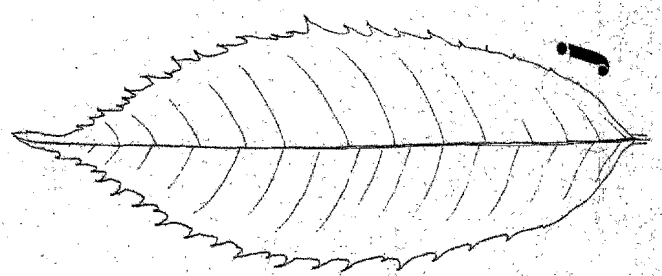
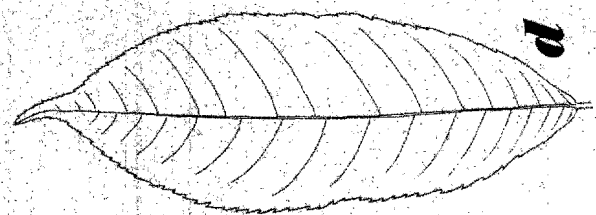
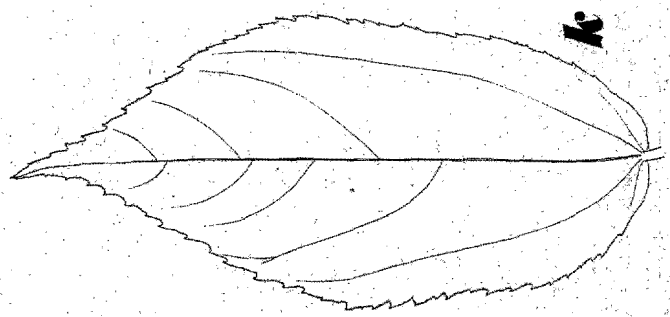
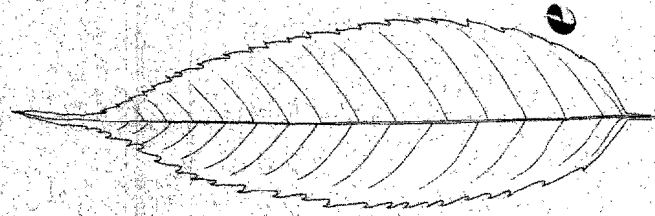
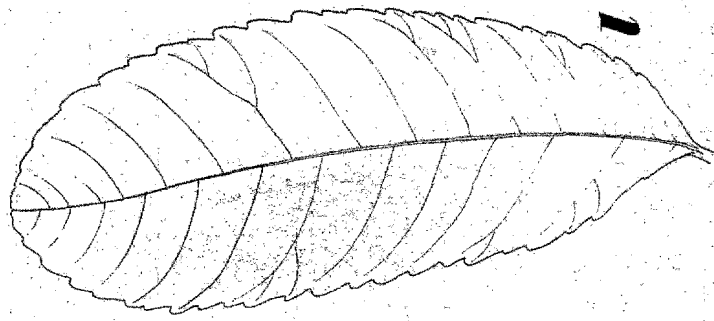
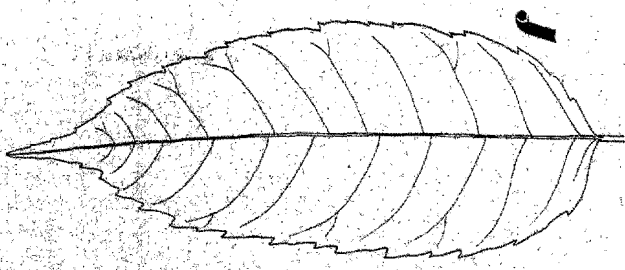
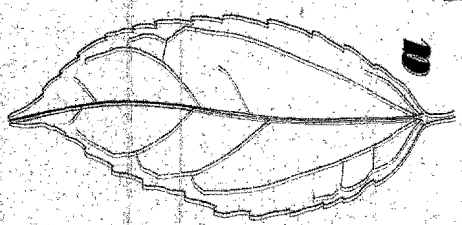
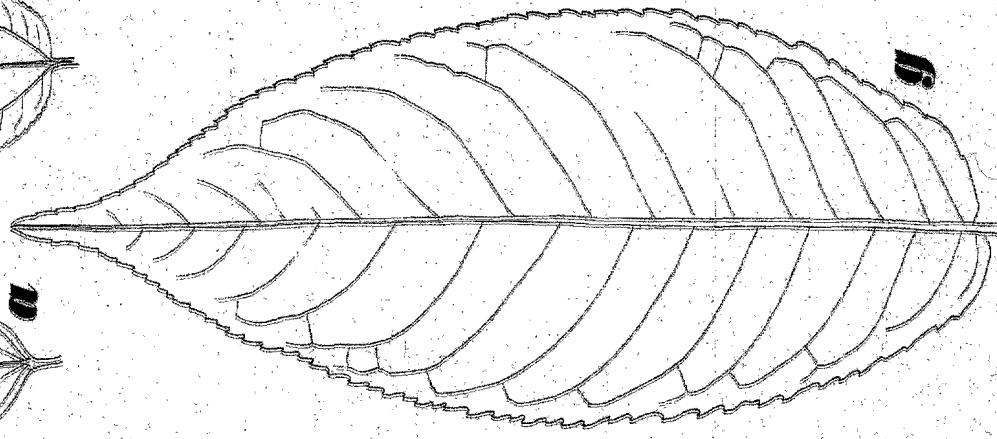
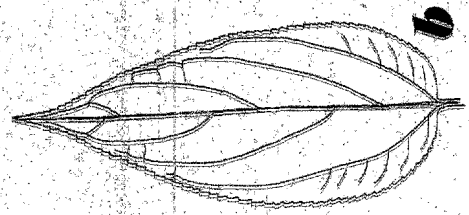
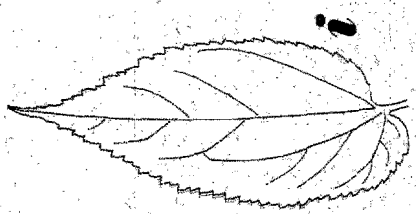
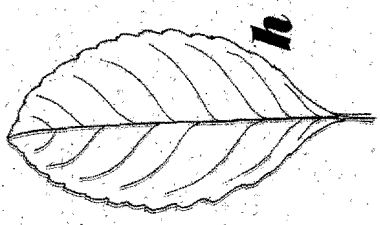


FIG. 15



## V. REFUGIOS.

### a. Introducción.

En el capítulo anterior, se han dado pruebas fitogeográficas que parecen indicar que la selva tropical húmeda fué desplazada, mas de una vez, de su actual área de distribución en la república mexicana y en algunas porciones adyacentes del sur (parte de Belize y Guatemala), durante los períodos mas críticos del Pleistoceno. Dicho desplazamiento - debe haber obligado a las especies de esas selvas a buscar refugio en - ciertas áreas con condiciones climáticas lo suficientemente estables como para permitir su preservación. La pregunta obligada es entonces: ¿cuáles son esas áreas de mayor estabilidad climática que refugiaron - a las especies de la selva tropical húmeda?. Puesto que se han reconocido tres tendencias en el clima del Pleistoceno con repercusiones ecológicas sobre las selvas tropicales húmedas, debe pensarse en la existencia de - áreas que operaron como refugios para cada una de las situaciones climáticas críticas. De esta forma, cuando predominaron períodos secos y cálidos, podría asegurarse que aquellas áreas que en la actualidad presentan situaciones muy favorables en cuanto a sus recursos de agua, por ejemplo localidades con precipitaciones por encima de los 4,000 mm. de precipitación anual del tipo climático Af o localidades próximas a grandes lagos o ríos, debieron de haber actuado como refugios de muchas especies. Durante los períodos fríos y húmedos, es probable que aquellas áreas que actualmente presentan valores de por lo menos 26° C de temperatura media anual, hayan actuado también como refugios. Finalmente, solo aquellas áreas - que se mantuvieron como zonas de excepción al descenso de la precipitación y de la temperatura, pudieron haber refugiado a las especies de las - selvas tropicales húmedas durante los períodos secos y fríos. Esta distinción es importante porque permite la jerarquización de las áreas de refugio. En efecto, puesto que las áreas inmunes a los períodos secos y fríos, tampoco se ven afectados por los otros dos períodos climáticos críticos (fríos y húmedos, y calidos y secos), ya que a la vez, mantienen valores altos de temperatura y de precipitación, podría asegurarse que se trata de refugios primarios. Por el contrario, aquellas áreas que solo se preservaron del - descenso drástico de la temperatura o de la precipitación, y que por consecuencia solo pudieron haber actuado como refugios durante alguno de los dos primeros períodos críticos señalados, pudieran denominarse refugios secundarios. Si se vuelve de nuevo a la secuencia de cambios climáticos - propuesta por Heine (1973), las selvas tropicales húmedas en México y algunas porciones al sur, debieron de haberse restringido a los refugios primarios hasta, por lo menos, hace 12,000 años, ya que el último período - con clima seco y frío tuvo lugar por un lapso de 9,000 años entre los 21 y los 12,000 años a.p. A partir de esta fecha, y de acuerdo con las tendencias subsecuentes del clima, las selvas tropicales húmedas debieron de - haberse expandido parcialmente, ocupando diferentes áreas capaces de -



actuar como refugios secundarios. Finalmente, durante los últimos 2,000 años, las selvas tropicales húmedas volvieron a expandirse, al atenuarse las condiciones climáticas de mayor sequía (véase la secuencia de Heine en la figura 1), hasta alcanzar las áreas que actualmente ocupan.

En las siguientes secciones, habrá de intentarse la localización de algunas de estas áreas de refugio, teniendo como base la presencia de taxa endémicos y algunos fenómenos ya discutidos en el capítulo anterior, como el patrón de distribución latitudinal de las especies arbóreas.

b. Endemismo.

Uno de los argumentos utilizados por Sousa (1968) y Sarukán (1968a, 1968b) para apoyar sus tesis sobre la inestabilidad de las áreas tropicales de México durante el Pleistoceno es el bajo índice de géneros endémicos en las áreas tropicales cálidas y húmedas mexicanas (Rzedowski, 1962). A nivel de especie, este fenómeno resulta aparentemente cierto en mayor o menor grado en todas las localidades de México por donde se distribuyen las selvas tropicales húmedas con excepción de dos: la porción montañosa del Este y Norte de Chiapas representada por la Región Lacandona y áreas circunvecinas (Breedlove, 1973) y la llamada Región del Soconusco de la vertiente del Pacífico también en Chiapas. (Miranda, 1952-1957). Si se extiende la búsqueda de especies endémicas más allá de la frontera sur de la república mexicana, se hallarán otras porciones ricas en endemismos como la porción central y sur de Belize (distritos del Cayo y Toledo), y los departamentos de Petén, Alta Verapaz e Izabal en Guatemala. De esta manera, se configura un área de alta concentración taxa endémicos en la vertiente atlántica formada por las selvas tropicales húmedas del noreste de Chiapas, Belize y Guatemala. En el cuadro 7, se han resumido algunos datos a partir de los cuales es posible estimar el grado de endemismo a nivel de especies arbóreas en las regiones antes citadas. La primera columna de dicho cuadro, refiere el número de especies de árboles que restringen su distribución a las regiones señaladas de acuerdo a la información contenida en la Flora de Guatemala (Standley y Steyermark, 1946-1975). La segunda columna, indica el número de nuevas especies de árboles descritas de las selvas tropicales húmedas de las regiones de interés durante los últimos 33 años. Los valores de esta segunda columna fueron obtenidos al revisar 25 publicaciones de C.L. Lundell (1942, 1945, 1946, 1960a, 1960b, 1961a, 1961b, 1962, 1963, 1964, 1965, 1966, 1968a, 1968b, 1968c, 1969, 1970, 1971a, 1971b, 1972, 1974a, 1974b, 1975a, 1975b), y 8 publicaciones de F. Miranda (1952, 1953b, 1953c, 1954, 1955, 1956, 1961a, 1961b), en las que se describen o se da noticia de nuevas especies de árboles de las selvas tropicales húmedas de esas regiones.



CUADRO 7 Estimación del grado de endemismo en 8 regiones (véase el texto).

Región	Núm. de especies arbóreas que se restringen a la región <sup>1</sup> .	Núm. de nuevas especies arbóreas descritas (1942-1975) <sup>2</sup> .
Centro y Sur de Belize	29	24
Norte y Este de Chiapas	-	30
Petén, Guatemala	8	46
Izabal y Alta Verapaz, Guat.	18	27
(C. y S.) Belize y Petén	16	4
(N. y E.) Chiapas y Petén	2	-
(C. y S.) Belize, Petén, Izabal y Alta Verapaz	15	3
(C. y S.) Belize, (N. y E.) Chiapas, Petén, Izabal y Alta Verapaz	19	7
TOTAL :	107	141

1 De acuerdo a los datos de Standley y Steymark 1946 - 1975.

2 De acuerdo a los datos de Lundell 1942, 1945, 1946, 1960a, 1961a, 1961b, 1961c, 1962, 1963, 1964, 1965, 1966, 1968a, 1968b, 1968c, 1969, 1970, 1971a, 1971b, 1972, 1974a, 1974b, 1975a, 1975b; Miranda 1952, 1953b, 1953c, 1954, 1955, 1956, 1961a, 1961b; y Sousa (com. personal).

De los valores presentados en el cuadro 7, pueden derivarse algunos comentarios de interés. En primer lugar, la figura representada por un total de 107 especies de árboles cuya distribución aparentemente queda restringida a alguna de, varias, o todas las regiones antes referidas, es un buen indicador de la gran concentración de endemismos en estas regiones. Cabe comentar que dado el conocimiento aun inadecuado de las floras del SE de México, de algunas partes de Guatemala y Belize y de algunos países centroamericanos, es factible que un buen número de estas especies tengan una distribución mas amplia. Sin embargo, es también seguro que en las mismas regiones consideradas deben existir mas endemismos aun no descritos o tan recientemente descritos que no fueron incluidos en la Flora de Guatemala. La segunda columna, ha sido diseñada justamente para demostrar lo anterior. La probabilidad de encontrar endemismos en las 141 nuevas especies de árboles descritos de las selvas de esas regiones es muy grande, ya que estas especies han sido descritas, casi siempre, a posteriori de los estudios florísticos de Guatemala, Belize, Yucatán, etc. Esta suposición está reforzada por la existencia de un buen número de géneros endémicos recientemente descritos tales como: - - Mentodendron (Myrtaceae) de Petén e Izabal, Mayanaea (Violaceae), Izabalaea (Nyctaginaceae) y Steyermarkia (Rubiaceae) de Izabal; Blomia (o Tikalia) (Sapindaceae) del NE de Chiapas y Petén; y Bartholomea del Petén.

c. Patrones de distribución de especies endémicas.

Si bien en el Cuadro 7 las especies endémicas se hallan referidas a una o varias de las regiones consideradas y en consecuencia parecerían extenderse a varias localidades, lo cierto es que la mayoría de ellas han sido descritas de sitios muy precisos y en íntima relación a dos situaciones ecológicas particulares: la presencia de relieve y la presencia de grandes depósitos de agua representados por lagos, lagunas y ríos de gran caudal. En efecto, las especies endémicas por lo común han sido halladas en, o muy cerca de relieves tales como las Montañas del Norte y la Sierra Lacandona en Chiapas, México, la Sierra Maya y sus proximidades en Belize y Petén, Guatemala y la Sierra del Mico y la Sierra de las Minas en Izabal. Una gran cantidad de especies endémicas han sido descritas de las proximidades de dos lagos el Petén-Itzá y el Izabal en Guatemala. Lo mas notable, sin embargo, lo constituye el hecho de que a pesar de la relativa cercanía que existe entre las mas notables localidades de las regiones aquí incluidas, cada una presenta taxa endémicos propios, lo cual sugiere un cierto aislamiento en el pasado, ya que en el presente, la selva tropical húmeda se extiende en forma continua por todas las áreas de baja altitud contiguas a esas localidades. Las localidades mas notables por presentar gran cantidad de especies endémicas son, entre otras: las próximas a las poblaciones de Bonampak, Ocozingo, Tenosique y Palenque en el NE de Chiapas, Tikal, el lago Petén-Itzá y la población de Flores en Petén, Gua-

temala; las que se localizan entre los ríos Monkey y Temash y tienen como población principal a Punta Gorda en el distrito de Toledo en Belize; y finalmente las próximas a la población de Izabal entre el borde SE del lago del mismo nombre y la Sierra del Mico en el departamento de Izabal, Guatemala. Este fenómeno de aislamiento de localidades queda ampliamente ilustrado cuando se revisa la situación que guardan las especies endémicas de géneros selectos, tales como Oxandra, Cymbopetalum, Desmopsis, Blomia, Roupala, Misanteca, Rinorea, Mortoniiodendron, Lonchocarpus, Brosimum, Dendropanax, Bahuinia, Chione, Sebastiania, Metopium, Bursera y Blepharidium (véase el Cuadro 8). Todos estos datos son de gran valor para el presente capítulo, ya que la presencia de especies endémicas restringidas a una pequeña región, la cual forma parte de una porción geográfica que se presume ha sido afectada ecológicamente por cambios climáticos del pasado, puede ser un indicador de áreas de refugio.

d. Regiones que posiblemente actuaron como refugios.

Con base en los datos presentados en las dos secciones anteriores y en algunas de las pruebas discutidas en el Capítulo IV, pueden proponerse 5 regiones geográficas, como posibles refugios de las selvas tropicales húmedas de la República Mexicana, Belize y Guatemala, durante los períodos más críticos del Pleistoceno. Estas son: la Región Lacandona en Chiapas, México; la porción más sureste de Belize (Distrito de Toledo) localizada al sur de la Sierra Maya; la región localizada al NO Sierra Maya y que incluye las poblaciones de Tikal y Flores en el Depto. de Petén, Guatemala, y parte del Distrito del Cayo en Belize; la región que circunscribe al lago Izabal en el Depto. del mismo nombre en Guatemala; y finalmente la Región del Soconusco en Chiapas, México.

Hay un sinnúmero de pruebas que apoyan la idea de que la Región Lacandona abrigó a las selvas tropicales húmedas durante los períodos más críticos del Pleistoceno. En primer lugar, habrá que examinar las condiciones físicas de esta región, teniendo en mente que para operar como refugio primario, esta zona debió preservarse de algún modo a la falta de precipitación y al descenso de la temperatura provocado fundamentalmente por los vientos fríos del norte. Un examen cuidadoso del relieve muestra que la llamada Región Lacandona...

"... presenta sierras y serranías alargadas, sensiblemente paralelas, separadas por valles y cañones, con una orientación noroeste-sureste. Además presenta un declive general hacia los ríos Usumacinta y Salinas, con desniveles que van desde 300 a 2,000 m. de altura snm. En algunos de estos valles se localizan pequeñas depresiones, ocupadas por lagunas perennes y áreas pantanosas". (Anónimo, 1974: 14-15).

CUADRO 8 Distribución de las especies de géneros selectos de árboles tropicales en 5 regiones geográficas.

	N y E	Chiapas	Petén	C y S	Belize	Alta Verapaz	Izabal
<u>OXANDRA</u>							
<i>O. maya</i>	_____		_____				
<i>O. guatemalensis</i>			_____				
<i>O. proctori</i>				_____			
<i>O. belizensis</i>				_____			
<u>CYMBOPETALUM</u>							
<i>C. penduliflorum</i>	_____	_____	_____	_____	_____	_____	_____
<i>C. mayanum</i>			_____				
<i>C. longissimum</i>						_____	_____
<u>DESMOPSIS</u>							
<i>D. stenopetala</i>					_____		
<i>D. galleottiana</i>	_____				_____		
<i>D. schippii</i>					_____		
<i>D. erythrocarpa</i>			_____				
<i>D. izabalensis</i>			_____				_____
<u>BLOMIA (TIKALIA)</u>							
<i>B. prisca</i>	_____						
<i>B. cupanioides</i>					_____		
<u>LONCHOCARPUS</u>							
<i>L. verrucosus</i>	_____						
<i>L. subsessilifolius</i>					_____		



	N y E	Chiapas	Petén	C y S	Belize	Alta Verapaz	Izabal
<u>BLEPHARIDIUM</u>							
B. mexicanum	_____						
B. guatemalense	_____		_____				_____
<u>ROUPALA</u>							
R. mayana			_____				
R. repanda					_____		
R. borealis	_____						
<u>MISANTECA</u>							
M. urceolata			_____				
M. alata	_____		_____				
M. tikalana			_____				
M. areolata						_____	
M. caudata					_____		
M. reclinata			_____				
<u>MORTONIODENDRON</u>							
M. palaciosii	_____		_____				
M. ruizii	_____		_____				
M. guatemalense			_____				
M. vestitum			_____				_____
M. sulcatum			_____				
<u>DENDROPANAX</u>							
D. matudai	_____		_____				_____
D. compactus						_____	
D. schippii							
D. arboreus	_____						

	N y E	Chiapas	Peten	C y S	Belize	Alta Verapaz	Izabal
<u>BROSIMUM</u>							
B. belizense					_____		
B. gentlei					_____		
B. terrabanum					_____		
B. alicastrum					_____		
<u>BURSERA</u>							
B. itzae			_____				
B. simaruba			_____				
<u>CHIONE</u>							
Ch. chiapensis	_____						
Ch. guatemalensis							_____

Son justamente la orientación de las sierras y serranías y los declives en ocasiones tan pronunciados que es posible encontrar barrancas de hasta 1,000 metros (Breedlove, com. personal) dos situaciones particularmente importantes. Si se tiene en cuenta que los vientos dominantes en la vertiente del Golfo de México son de dirección NE, la orientación de las sierras y serranías constituye una barrera protectora para los valles profundos que las separan en relación a los vientos que entran directamente desde el Golfo de México, y en cambio los deja expuestos a los vientos más cálidos provenientes del Mar Caribe y que llegan a la Región Lacandona atravesando el Petén. De esta manera las selvas tropicales húmedas que todavía en la actualidad ocupan los valles ubicados en lo profundo de los declives y las barrancas, hallaron posiblemente una situación ideal para protegerse del descenso brusco de la temperatura. De todas las localidades de la planicie costera del Golfo de México, son justamente las de Chiapas las que presentan las temperaturas medias anuales más altas, y las que, por lo tanto posiblemente pudieran haber soportado mejor el descenso general de la temperatura (Figura 16).

Hasta ahora, solo hemos examinado un factor, pero de qué manera esta región se preservó del descenso de la precipitación pluvial? Pocas regiones en México superan a la Región Lacandona en su enorme potencial hidrológico representado por precipitaciones pluviales muy altas, una riquísima red de ríos caudalosos y permanentes, grandes depósitos subterráneos evidenciados por una gran cantidad de manantiales y la presencia de numerosos lagos y lagunas perennes (Anónimo, 1974). Es difícil pensar que ésta región aun en los períodos de mayor sequía no haya preservado el mínimo de humedad necesitado por las selvas. Al menos en los valles, esto debió haber tenido lugar ya que la mayor parte de ellos se encuentran surcados por ríos o cuando menos por arroyos.

En cuanto a las pruebas de tipo biológico, ya se ha señalado el peculiar incremento de la riqueza de especies arbóreas en la muestra correspondiente a la selva de esta región. Este hecho, que difícilmente puede ser explicado en función de los factores actuales (clima y suelo), podría en cambio lograr una explicación satisfactoria si se dá como un hecho que ésta región actuó como un refugio para una gran cantidad de especies durante el Pleistoceno. En cuanto a la distribución de 60 especies arbóreas, esta parece mostrar no solo que existe una concentración inusitada de especies en la región Lacandona, sino que fué a partir de ésta región (y probablemente del sur de Belize) de donde las otras regiones de la planicie costera del Golfo de México se surtieron de una buena parte de sus especies arbóreas actuales. Finalmente, la notable presencia de un buen número de especies arbóreas endémicas, sugiere que esta región se mantuvo aislada por un tiempo bastante largo de otras regiones tan próximas como el sur de Belize y la porción norte de Guatemala.

*Refugio  
Pleistoceno*



Habr  que referir que en apoyo de esta hip tesis, existen pruebas zoogeogr ficas que indican que la regi n Lacandona constituye por s  misma una provincia Bi tica distinguible de otras como la del Pet n y la de Veracruz:

"In the present scheme the humid foothills as in the immediate vicinity of Tenosique, around Piedras Negras, and around the ruins of Palenque are typical of another Province (the Palenque Province) of remarkably distinct fauna". (Smith, 1949).

"La fauna del Pet n es la que tiene mayor semejanza con la de Yucat n..." "En cambio, la diferencia con la fauna tabasque o palencana restringida a las h medas colinas que cita Smith (op. cit.) y que van de los 200 a los 1000 m. de altitud es tajante (Barrera, 1962: v ase tambi n su Mapa 5).

De gran inter s para los estudiosos de la fitogeograf a resulta ser la porci n sur de Honduras Brit nicas (que limita con el Depto. de Pet n en Guatemala) por la presencia de especies y g neros con una distribuci n peculiar y sus relaciones con la flora sudamericana: Este fen meno posiblemente se debe a la gran antiguedad de la Sierra Maya:

"The southern British Honduran rainforest, resembling in many respects of adjacent mountainous areas of Guatemala, contains relict floral elements of relatively great age."

"...The presence of this ancient land mass, as island in - Lower Oligocene, Middle Oligocene, and in Lower Middle - Miocene, undoubtedly explains the high degree of endemism as well as the presence of genera of discontinuous distribution." (Lundell, 1945: 270).

Miranda (1959) coincide con la afirmaci n anterior, pero adem s agrega:

"Por otro lado en los tiempos dif ciles del Pleistoceno con el consiguiente establecimiento de condiciones clim ticas - desfavorables, la Sierra Maya, ya levantada, debido a su orientaci n NE-SO pudo haber actuado como refugio contra los vientos fr os del norte, donde muchas especies, menos resistentes al cambio de condiciones clim ticas, pudieron haber persistido" (:220).

La impresi n de Miranda resulta correcta porque de la misma manera que en la Regi n Lacandona, la Sierra Maya guarda una posici n geogr fica sui generis, y hasta posiblemente mas favorable para evitar los efectos de los cambios clim ticos que se sucedieron durante el Pleistoceno. En efecto, habr  que se alar de nuevo la orientaci n del re-

lieve como protectora de los vientos fríos del norte como fué sugerido por Miranda, pero además su localización costera, lo cual posiblemente permitió que los vientos dominantes del este, provenientes del Mar Caribe, mantuvieran una abundante precipitación, y por otra parte, una diferencia de por lo menos 2° C entre la superficie del Golfo de México y la del Mar Caribe, lo cual quizás contribuyó a mantener temperaturas mas altas en dicha región, además de que, frente a las costas de Belize atraviesa una corriente cálida proveniente de Centroamérica. Como ya se ha señalado, existen cuando menos dos regiones próximas a la Sierra Maya, que por su particular situación y sobre todo por su alta frecuencia de especies endémicas, pudieran haber actuado como refugios.

En cuanto a la región de Izabal, existe en ella una situación muy especial que posiblemente preservó a las especies de los cambios drásticos del clima. En efecto, el valle formado por el lago del mismo nombre localizado al nivel del mar se encuentra protegido por grandes elevaciones que posiblemente dieron lugar a un enclave geográfico de gran estabilidad climática. El lago Izabal se encuentra rodeado por las siguientes elevaciones: la Sierra del Mico hacia el Este con altitudes de hasta 5,000 m; la Sierra de las Minas hacia el Suroeste, y finalmente las montañas del Noroeste con elevaciones de hasta 1500 m.

Es probable que un quinto refugio durante el Pleistoceno lo constituya la llamada Región del Soconusco localizado en el declive del pacífico de la Sierra Madre. Las razones para pensar lo anterior son las siguientes: En la planicie costera del Pacífico las selvas tropicales húmedas se distribuyen mas restringidamente sobre las costas de Chiapas y de Guatemala. Desde el punto de vista fitogeográfico, las selvas de esta porción difieren notablemente en cuanto a taxa vegetales de las de la vertiente del Atlántico. Ya se indicó en el Capítulo IV, que todo un grupo de especies dominantes de las selvas de la porción correspondiente al Golfo de México no se encuentran en las selvas de la vertiente del Pacífico. Este fenómeno, fué señalado por Miranda (1952 y 1957) quién registró un total de 27 especies de plantas que no alcanzan las selvas de la vertiente del Pacífico, muchas de ellas tan notables por su abundancia en el Golfo de México como: Poulsenia armata, Zuelania guidonia, Protium copal, Hexopetion mexicanum, Pimenta dioica, Pseudolmedia oxyphyllaria, Exhotea copalillo, Malmea depressa, Simarouba glauca, Bactris spp, Reinhardtia gracilis, etc. lo anterior indica que:

"... el aislamiento de la región húmeda del Soconusco debe haber persistido durante el tiempo suficiente para permitir una evolución regional propia con la consiguiente formación de especies y quizás hasta de géneros particulares (endémicos)". Miranda, (1952: 34).

Que este aislamiento haya tenido lugar antes del Pleistoceno resulta probable, lo cual indica que durante ese período las especies se vieron protegidas de algún modo de los cambios climáticos.

Es posible que muchas especies se hayan refugiado en las porciones más húmedas de la región del Soconusco, en donde las precipitaciones alcanzan los 3000 y hasta los 4000 mm anuales (algunas estaciones Meteorológicas de esa región arrojan los siguientes valores: Escuintla, 3731.5 mm; Talisman 4380.2 mm y Tapachula, 2488.9 mm).

Figura 16. Temperaturas medias anuales en la actualidad y durante los períodos glaciales del Pleistoceno (calculadas descendiendo los valores actuales  $5^{\circ}\text{C}$ ) para las principales localidades de la planicie costera del Golfo de México (véase el cuadro 2 para ubicar las estaciones meteorológicas utilizadas). Los números corresponden a las muestras de la figura 10.

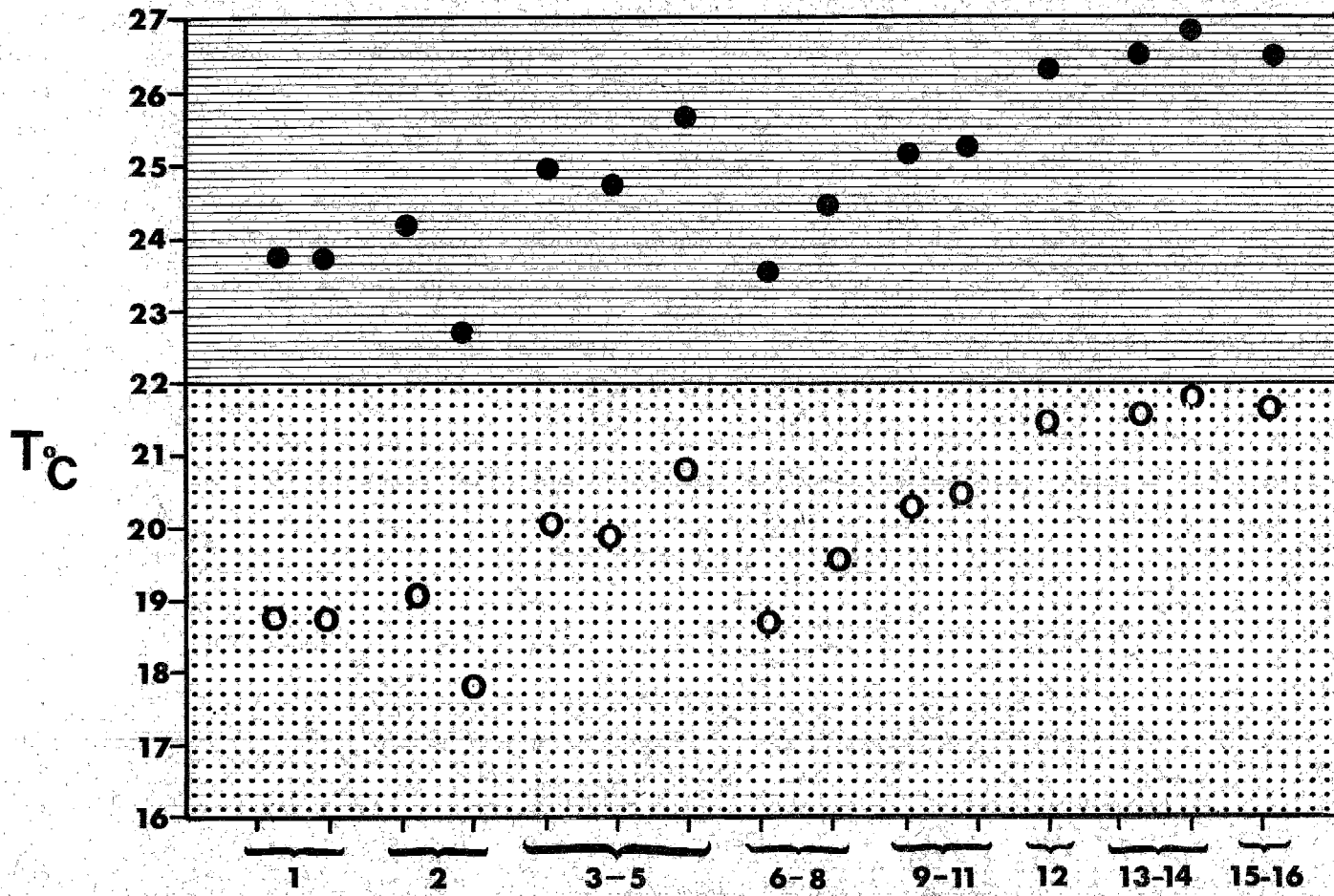


fig.16

LITERATURA CITADA

- Alvarez, T., 1966. Roedores fósiles del Pleistoceno de Tequesquinhua, Estado de México, México. *Acta Zool. Mex.* 8: 1-16.
- Anónimo, 1964. IV Informe de la Comisión de Estudios sobre la Ecología de Dioscoreas. Inst. Nat. de Invs. Forestales, México.
- \_\_\_\_\_, 1974. Estudio de gran visión de la zona Lacandona, Chiapas (Proyecto P-4-7), Com. de Estudios del Territorio Nat. Sria. de la Presidencia, México.
- Bartlett, A. & E.S. Barghoorn, 1973. Phytogeographic studies of the Isthmus of Panama during the past 12,000 years. In: Graham (Ed.), *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America*: 203-300.
- Bartlett, H.H., 1936. A method of procedure for field work in tropical American Phytogeography based upon a botanical reconnaissance in parts of British Honduras and the Peten forest of Guatemala. *Botany of the Maya area*: 1-25. Carnegie Institution of Washington, 461.
- Barrera, A., 1962. La península de Yucatán como provincia biótica. *Rev. Soc. Bot. Mex. Hist. Nat.* 23: 71-105.
- Beard, J.S., 1944. Climax vegetation in tropical America. *Ecology* 25: 127-158.
- Berry, E.W., 1923. Miocene plants from Southern Mexico. *Proc. U.S. Natl. Mus.* 62: 1-27.
- Breedlove, D.E., 1973. The phytogeography and vegetation of Chiapas (Mexico). In: Graham (Ed), *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America*: 149-165.
- Brown, J.S., 1972. The Heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae) Part. II. Zoological (New York Zool. Soc.). Spring.
- Budel, J. 1957. The periglacial morphologic effects of the Pleistocene climate over the entire world. *Inst. Geol. Rev.* 70: 200.
- Chavelas, J. 1967-68. La vegetación de San Jerónimo Tulijá, Chiapas. In: V Informe de la Comisión de Estudios sobre la Ecología de Dioscoreas. Inst. Nat. Invs. Forestales, México: 252-275.
- Covich, A. & M. Stuiver, 1973. Changes in Oxygen 18 during the last 8000 years and environmental fluctuations in a tropical lake (Laguna Chinchancanab, Yucatán). *Limnology and Oceanography*.

- Cuanalo, H. & N. Aguilera, 1970. Los grandes grupos de suelos de la región de Tuxtepec, Oaxaca. Publ. Esp. Inst. Nac. Invest. For. México 6: 1-62.
- Dilcher, D. L., 1973. A paleoclimatic interpretation of Eocene floras of Southeastern North America. In: Graham (Ed), Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America: 39-59.
- Dillon, L. S., 1956. Wisconsin climate and life zones in North America. Science 123: 167-176.
- Emiliani, C., 1966. Paleotemperature analysis of the Caribbean cores P6304-8 and P6304-9 and a generalized temperature curve for the past 425000 years. Jour. Geol. 74: 109-124.
- \_\_\_\_\_ 1970. Pleistocene paleotemperatures. Science 168: 822-25.
- \_\_\_\_\_ 1971. The amplitude of Pleistocene climatic cycles at low latitudes and the isotopic composition of glacial ice. In: Turekian (ed), The late Cenozoic Glacial Ages: 183-197.
- \_\_\_\_\_ et al. 1975. Paleoclimatological analysis of late Quaternary cores from the Northeastern Gulf of Mexico. Science 189: 1083-1086.
- Ericson, D. B. & G. Wollin, 1968. Pleistocene climates and chronology in deep sea sediments. Science 162: 1227-1234.
- \_\_\_\_\_ 1970. Pleistocene climates in the Atlantic and Pacific Oceans, a comparison based on deep sea sediments. -- Science 167: 1483-1485.
- Espinosa de G. Rul, J. & J. Rzedowski, 1966. Flórua del Pleistoceno Superior del Cerro de la Estrella. An. Esc. Nac. Cienc. Biol., Méx. 16: 9-39
- Flores, J. S., 1971. La vegetación del Cerro El Vigía de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. Tesis Profesional, Fac. de Ciencias, UNAM.
- García, E., 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM. 245 pp.
- Gómez-Pompa, A., 1966. Estudios Botánicos en la Región de Misantla, Veracruz. Inst. Mex. Rec. Nat. Ren. A. C. México. 173 pp.
- \_\_\_\_\_ 1967. Some problems of tropical plant ecology. Jour. Arnold Arbor, 48: 104-121.
- \_\_\_\_\_ 1973. Ecology of the vegetation of Veracruz. In: Gra-

ham (ed), Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America: 73-148.

\_\_\_\_\_, P. Hernandez & M. Sousa, 1964. Estudio fitoecológico de la cuenca intermedia del río Papaloapan. Publ. Esp. Inst. Nac. Inv. For. México 3:37-90.

Gonzalez-L., L. & L. Hernandez-P., 1966. La vegetación de Huimanguillo, Tabasco. IV Informe de la Comisión de Estudios sobre la Ecología de Dioscoreas, Inst. Nal. Invs. Forestales, México: 211-222.

Gonzalez-Quintero, L., 1974. El Pleistoceno de México. Inst. Nal. de Antropología e Historia, Depto. de Prehistoria. Cuadrenos de Trabajo 2:1-17.

Graham, A., 1972. Some aspects of Tertiary vegetational history about Caribbean basin. Mem. I Congr. Latinoamericano de Botánica, México: 97-117.

\_\_\_\_\_, 1973. History of the arborescent temperate element in the northern Latin America biota. In: Graham (Ed), Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America: 301-314.

\_\_\_\_\_, 1974. History of the tropical rain forest near its limits in Veracruz. Segundo Coloquio sobre Paleobotánica y Palinología en México. México D.F.

\_\_\_\_\_, & D.M. Jarzen, 1969. Studies in Neotropical paleobotany. I. The Oligocene communities of Puerto Rico. Ann. Missouri Bot. Gard. 56:308-357.

Heine, K., 1973. Variaciones mas importantes del clima durante los últimos 40000 años en Mexico. Comunicaciones (Proy. Pueb. Tlax.) 7:51-56.

\_\_\_\_\_, & H. Heide-Heisse, 1973. Secuencia de erupciones en el volcan de La Malinche y en la Sierra Nevada (México) durante los últimos 40000 años. Ibid: 7:7-8.

Haffer, J., 1969. Speciation in Amazonian forest birds. Science 165: 131-136.

Holdridge, L.R., 1967. Life Zone Ecology. Tropical Science Center, San José Costa Rica. 124 pp.

\_\_\_\_\_, et al., 1972. Tropical Life Zones in Costa Rica. 786p.

Hubbs, C.L. & C.I. Roden, 1971. Oceanography and marine life along the Pacific coast of Middle America. In: West (Ed), Handbook of Middle American Indians: 1:143-186.



- Jaeger, F., 1962. Forschungen über das diluviale Klima un Mexiko. Petermans Geogr. Mitt. Ergänzungsh 190. 64pp.
- Kendall, R.L., 1969. An ecological history of the lake Victoria Basin. Ecol. Monogr. 39: 121-176.
- Langenheim, J.H., B. Hackner, & A. Bartlett, 1967. Mangrove pollen at the depositional site of Oligo-Miocene amber from Chiapas. Bot. Mus. Leaflet. 21: 289-384.
- \_\_\_\_\_, Y.T. Lee & S.S. Martin, 1973. An evolutionary and ecological perspective of Amazonian *Hylaea* species of Hymenaeae (Leguminosae: Caesalpinoidea). Acta Amazonica 3: 5-38.
- León-Cázares, J.M. & A. Gomez-Pompa, 1970. La vegetación del sureste de Veracruz. Bol. Esp. Inst. Nal. Invest. For, México 5: 13-48.
- Lundell, C.L., 1937. The Vegetation of Peten. Carnegie Inst. Wash. Publ. 436: 257-321.
- \_\_\_\_\_, 1940. The 1936 Michigan-Carnegie Botanical Expedition to British Honduras. Carnegie Inst. of Wash. 14.
- \_\_\_\_\_, 1942. Flora of eastern Tabasco and adjacent Mexican areas. Contr. Univ. Mich. Herb. 8: 1-74.
- \_\_\_\_\_, 1945a. Vegetation and natural resources of British Honduras. In: Verdoorn (Ed), Plant and Plant Science in Latin America, Chronica Botanica Co.: 270-273.
- \_\_\_\_\_, 1945b. New phanerogams from Texas, Mexico and Central America. *Wrightia* 1: 53-60.
- \_\_\_\_\_, 1946. Plants of Mexico and Central America. I. *Ibid* 1: 145-160.
- \_\_\_\_\_, 1960. Plantae Mayanae. I. Notes on collections from the lowlands of Guatemala. *Ibid* 2: 49-63.
- \_\_\_\_\_, 1961a. Plantae Mayanae. II. Collections from Peten and Belize. *Ibid* 2: 205-216.
- \_\_\_\_\_, 1961b. Plantae Mayanae. III. Notable Myrtaceae from Peten and Belize. *Ibid* 2: 205-216.
- \_\_\_\_\_, 1961c. Plantae Mayanae. IV. New species, nomenclatural changes, and new records for trees and shrubs of Mexico and Central America. *Ibid* 3: 1-20.
- \_\_\_\_\_, 1962. Plantae Mayanae. V. Petenaea cordata, a new genus

and species in the Elaeocarpaceae, and other taxonomic notes. *Ibid* 3:21-35.

\_\_\_\_\_ 1963. New species of Parathesis (Myrsinaceae). *Ibid* 3:61-76.

\_\_\_\_\_ 1964. Notes in the Myrtaceae of Guatemala. *Ibid* 3:115-116.

\_\_\_\_\_ 1965. Studies of tropical American plants. II. *Ibid* 3:117-125.

\_\_\_\_\_ 1966. Studies of tropical American Plants. III. *Ibid* 3:161-173.

\_\_\_\_\_ 1968a. Studies of tropical American Plants. IV. *Ibid* 4:31-52.

\_\_\_\_\_ 1968b. New genera and species of Myrsinaceae. *Ibid* 4:53-73.

\_\_\_\_\_ 1968c. Studies of tropical American Plants. V. *Ibid*

\_\_\_\_\_ 1969. Studies of American plants. I. *Ibid* 4:97-128.

\_\_\_\_\_ 1970. Studies of American plants. II. *Ibid* 4:129-152.

\_\_\_\_\_ 1971a. Studies of American plants. III. *Ibid* 4:153-172.

\_\_\_\_\_ 1971b. Studies of American plants. IV. *Ibid* 4:173-184.

\_\_\_\_\_ 1972. Studies of American plants. V. *Ibid* 5:1-10.

\_\_\_\_\_ 1974a. Studies of American plants. VI. *Ibid* 5:23-44.

\_\_\_\_\_ 1974b. Studies of American Plants. VII. *Ibid* 5:51-72.

\_\_\_\_\_ 1975a. Studies of American plants. VIII. *Ibid* 5:73-103.

\_\_\_\_\_ 1975b. Studies of American plants. IX. *Ibid* 5:146-149.

MacArthur, R.H., 1965. Patterns in species diversity. *Biol. Rev.* 40: 510-533.

Martin, P.S. & E.B. Harrell, 1957. The Pleistocene history of temperate biotas in Mexico and eastern United States. *Ecology* 38:468-480.

McIntyre, A., 1967. Cocoliths as paleoclimatic indicators of Pleistocene glaciation. *Science* 158:1314-1317.

Miranda, F., 1952. La Vegetación de Chiapas. Vols. I y II. Ediciones del Estado de Chiapas. 334 y 426 pags.

\_\_\_\_\_ 1953a. Un botánico en el borde de la selva Lacandona. Mem. Congr. Cient. Mex. 6: 285-303.

\_\_\_\_\_ 1953b. Plantas de Chiapas nuevas para la flora mexicana. An. Inst. Biol. Univ. Mex. 24: 64-67.

\_\_\_\_\_ 1953c. Plantas nuevas o notables de la flora de Chiapas. An. Inst. Biol. Univ. Mex. 24: 69-96.

\_\_\_\_\_ 1954. Plantas nuevas de Chiapas. Ceiba 4: 126-143.

\_\_\_\_\_ 1955. Dos nuevas especies de árboles del sur de México. An. Inst. Biol. Univ. Mex. 26: 79-87.

\_\_\_\_\_ 1956. El género Mortonioidendron y otros árboles notables de las selvas del sur de México. Ibid 27: 321-336.

\_\_\_\_\_ 1957. Vegetación de la vertiente del Pacífico de la Sierra Madre de Chiapas (México) y sus relaciones florísticas. Proc. Eighth Pacific Sci. Congr. 4: 438-453.

\_\_\_\_\_ 1959. Estudios acerca de la vegetación. In: Beltrán (Ed) Los Recursos Naturales del Sureste y su aprovechamiento 2: 215-271.

\_\_\_\_\_ 1961a. Plantas nuevas del sur de México. Bol. Soc. Bot. Mex. 26: 120-132.

\_\_\_\_\_ 1961b. Tres estudios botánicos en la selva Lacandona. Ibid 26: 133-176.

\_\_\_\_\_ 1963. Two plants from the amber of the Simojovel, Chiapas, Mexico. J. Paleont. 37: 611-614.

\_\_\_\_\_ & E. Hernández-X., 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. Mex. 28: 29-72.

\_\_\_\_\_ & A. J. Shapp, 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern Mexico. Ecology 31: 313-333.

Montoya, M. J. M., 1966. Notas fitogeográficas sobre el Quercus oleoides Turrialba 16: 57-66.

Moreau, R. E., 1966. The Bird Faunas of Africa and its Islands. New York, Academic Press.

Palacios, R., 1975. Algunos aspectos paleoecológicos del Mioceno en Huimanguillo, Edo. de Chiapas, Tabasco y Veracruz. VI Congr. Mex. de Botánica. Resúmenes: 32.

- Pennington, J.D. & J. Sarukhán, 1968. Los Arboles Tropicales de México. Inst. Nat. de Invs. Forestales, México & FAO.
- Perez-Jimenez, L.A. & J. Sarukhán, 1970. La vegetación de la región de Pichucalco, Chiapas. Bol. Esp. Inst. Nat. Invest. for. México 5:49-123.
- Prance, G.T., 1974. Phytogeographic support for the theory of the Pleistocene forest refuges in the Amazon basin, based in evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythydaceae. Acta Amazonica 4:5-26.
- Richards, P.W., 1952. The Tropical Rain Forest. Cambridge Univ. Press.
- Rzedowski, J., 1962. Contribuciones a la fitogeografía florística e histórica de México. I. Algunas consideraciones sobre el elemento endémico en la flora mexicana. Bol. Soc. Bot. Mex. 27:52-65.
- \_\_\_\_\_, 1963. El extremo boreal del bosque tropical siempre verde en norteamérica continental. Vegetatio 11:173-198.
- \_\_\_\_\_, 1965. La vegetación de San Luis Potosí. Tesis Doctoral. Fac. de Ciencias, UNAM, México.
- \_\_\_\_\_, & R.C. McVaugh, 1966. La Vegetación de Nueva Galicia. Contr. Univ. Michigan Herb. 9:1-123.
- 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, Esc. Nat. de Agricultura, México.
- \_\_\_\_\_, 1968b. Los tipos de vegetación arbórea de la zona calido húmeda de México. In: Pennington & Sarukhán, Arboles Tropicales de México.
- Sawyer, J.O. & A.A. Lindsey, 1971. Vegetation of the life zones in Costa Rica. Indiana Academy of Sciences, Monograph 2.
- Sears, P.B. & K.H. Clisby, 1952. Pleistocene climate in Mexico. II. Bull. Geol. Soc. Amer. 66:521-530.
- Sharp, A.J., 1951. The relation of the Eocene Wilcox flora to some modern floras. Evolution 5:1-5
- Simpson, Villeumier, B., 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. Science 173:771-780.
- \_\_\_\_\_, 1973. Pleistocene speciation in the mountains of tropical South America. First. Int. Congr. Syst. Ecol. Biol. Boulder, Colorado USA.
- Simpson, D.R., 1972. Especiación en las plantas leñosas de la Amazo-

nia Peruana relacionada a las fluctuaciones climáticas durante el Pleistoceno. I Congr. Latinoamericano Bot. Resúmenes: 117. México.

Smith, J.H., 1945. Forest associations of British Honduras. I. Caribbean Forester 3:164.

Smith, H.M., 1949. Herpetogeny in Mexico and Guatemala. Ann. Assoc. Amer. Geogr. 39:219-238.

Sousa, M., 1968. Ecología de las leguminosas de Los Tuxtlas, Veracruz. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Auton. México, Ser. Bot. 39:121-161.

Standley, P.C. & J.A. Steyermark. 1945. The vegetation of Guatemala. In: Verdoorn (Ed), Plants and Plant Science in Latin America: 275-278.

\_\_\_\_\_. 1946-1975. Flora of Guatemala. Fieldiana (Field Mus. of Nat. Hist. Chicago). Varios Volúmenes.

Toledo, V.M., 1969. La diversidad de especies en la planicie costera del Golfo de México. Tesis Profesional, Fac. Ciencias, UNAM 55pp.

\_\_\_\_\_. 1971. La selva tropica húmeda en México, un problema fitogeográfico. In: Problemas de Inv. en Botánica: 175-178, México.

Van der Hammen, T., 1972. Historia de la vegetación y el medio ambiente del norte sudamericano. I. Congr. Lat. Bot. Memorias: 119-134, México.

\_\_\_\_\_. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. Jour. Biogeography 1:3-26.

Vanzolini, P.E., 1970. Zoologia sistemática, geografia, e a origem das species. Inst. de Geografia, Universidade de S. Paulo.

\_\_\_\_\_. 1973. Paleoclimates, relief and species multiplication in equatorial forests. In Meggers et al. (eds) Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: 255-258.

\_\_\_\_\_. & E.E. Williams, 1970. South American Anoles. The geographic differentiation and evolution of Anolis chrysolepis group. Arq. Zool. Sao Paulo 19:1-124,

Vareschi, V. 1972. El problema de la veg. optima. I. Congr. Lat. Bot: 437.

White, S.E., 1962. Late Pleistocene glacial sequence for the west side of Iztaccihuatl, México. Geol. Soc. Amer. Bull. 73:935-958.

Wolfe, J.A. 1971. Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of tertiary floras. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 9:27-57.