

AFINIDAD FITOGEOGRAFICA Y PAPEL SUCESIONAL DE LA FLORA LEÑOSA DE LOS BOSQUES DE PINO-ENCINO DE LOS ALTOS DE CHIAPAS, MEXICO¹

PEDRO F. QUINTANA-ASCENCIO

y

MARIO GONZALEZ-ESPINOSA

Area de Conservación de los Recursos Naturales
Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste
Apartado Postal No. 63
San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, 29290 México

RESUMEN

El análisis de la estructura de varias etapas serales de los bosques húmedos de pino-encino de Los Altos de Chiapas permitió establecer un papel sucesional particular para los distintos grupos de afinidad florística que los componen. La mayoría de los elementos holárticos muestran amplia regeneración en etapas sucesionalmente tempranas, mientras que la de muchos de los elementos andinos y de afinidad con el este de Asia sólo ocurre en condiciones más avanzadas. La estructura y la composición de estos bosques parecen resultar de una mezcla de especies pertenecientes a géneros de origen diverso, cuya coexistencia local depende de su propia tolerancia a las condiciones ambientales que se crean durante la sucesión forestal. Las especies del dosel superior, que pertenecen a géneros de afinidad holártica, juegan un papel central al determinar las condiciones ambientales del interior del bosque, a las cuales se encuentran supeditadas la mayoría de los demás componentes leñosos, especialmente los del grupo de afinidad andina.

ABSTRACT

A successional role for each phytogeographical group of seral stands of the pine-oak forests in the Highlands of Chiapas (southern Mexico) could be established after their structural analysis. Most of the Holarctic elements regenerate in early successional conditions, while the regeneration of many Andean and East Asian elements is restricted to the more advanced stands. Forest structure and floristic composition appears as the result of a mixture of species belonging to genera of diverse origin. Their local coexistence seems to depend on their tolerance to those environmental conditions resulting from forest development through succession. We ascribe a central role to the canopy species belonging to Holarctic genera which determine the understory microhabitat for most of the remaining woody species, notably for those of Andean affinity.

¹ Subsidiado por la Secretaría de Programación y Presupuesto y el CONACYT mediante una subvención (P218CCOC880612) otorgada a MGE.

INTRODUCCION

El bosque de neblina (Breedlove, 1973, 1981), selva mediana perennifolia, bosque caducifolio (Miranda y Hernández Xolocotzi, 1963) o bosque mesófilo de montaña (Rzedowski, 1978) ocupa las regiones templadas más húmedas (1500-2500 m) del este y sur de México, y sur de Guatemala. En México, se extiende sobre la vertiente este de la Sierra Madre Oriental (de Tamaulipas al norte de Oaxaca), la Sierra Madre del Sur, y en Los Altos y Sierra Madre de Chiapas (Rzedowski, 1978). En Guatemala ocupa porciones de las sierras de los Cuchumatanes, de Chaucus y de Minas (Steyermark, 1950). En Los Altos de Chiapas este tipo de bosque comparte con frecuencia elementos propios de las asociaciones colindantes de encino y de pino-encino. Aún antes de la reciente ampliación de la frontera agropecuaria, este tipo de vegetación ocupó en México una extensión relativamente pequeña (Flores et al., 1971). Un atributo notable del bosque de neblina y de algunos de los bosques de pino-encino más húmedos de México es que sus distintos estratos incluyen géneros de diferentes afinidades biogeográficas (Miranda y Sharp, 1950; Steyermark, 1950; Hernández X. et al., 1951; Dressler, 1954; Rzedowski, 1978).

La diversidad de una comunidad debe explicarse no sólo como resultado de procesos de ámbito regional (p. ej. migración, especiación y extinción), sino también de interacciones ecológicas locales (exclusión competitiva, aclimatación, depredación, y variación debida a eventos estocásticos) (Ricklefs, 1987). Esto es particularmente relevante cuando se estudian los gradientes sucesionales, en los que las interacciones ecológicas cambian conforme se modifican las relaciones de dominancia entre las especies (Gleason, 1926; Connell y Slatyer, 1977; Pickett et al., 1987). Por su parte, una serie sucesional local se puede corresponder en el tiempo con un gradiente ambiental de escala geográfica más amplia (Whittaker, 1953, 1970).

En este estudio se explora la relación entre la afinidad fitogeográfica y el papel sucesional de los elementos leñosos de los bosques húmedos de pino-encino de Los Altos de Chiapas. Nuestra hipótesis es que la estructura y la composición florística de estos bosques son el resultado de la mezcla de especies de géneros que se originaron en diferentes regiones geográficas y que coexisten localmente supeditadas por su propia amplitud de tolerancia a condiciones ambientales.

AREA DE ESTUDIO

Se localiza a 2300-2450 m de altitud, en el municipio de Huixtán (16° 45' N, 92° 30' W), en el centro de Los Altos de Chiapas, México. El clima de la región es templado subhúmedo (García, 1987), con una temperatura media anual de 13-14 °C y una precipitación total anual de 1100-1200 mm (más de 80% de la precipitación se presenta de mayo a octubre). En las tardes y noches de junio a noviembre es común que estas áreas se cubran con nubes. Las heladas nocturnas son frecuentes de diciembre a marzo, pero generalmente no alcanzan el interior de rodales forestales cerrados. Los suelos son arcillosos, moderadamente profundos, de color café oscuro y derivados de rocas calizas. La vegetación incluye un abigarrado mosaico de etapas serales asociadas con bosques de encino, de pino-encino, y en los picos más altos, con el bosque de neblina (Miranda, 1952; Breedlove, 1981). En la mayor parte de la región agricultores de origen maya, principalmente tzotziles (Collier, 1976; Breedlove, 1981; Parra, 1989), mantienen un sistema

de producción silvoagropecuaria basado en agricultura de milpa (bajo sistemas trashumantes de roza-quema y roza-tumba-quema, pero con mayor frecuencia aquellos con cortos intervalos de descanso), ganadería extensiva de ovinos, y explotación forestal para leña y carbón (Wagner, 1962; Parra, 1989).

Se identificaron las siguientes comunidades sucesionales (todas en el ejido Chilil, excepto el bosque maduro, que se encontró en el Rancho Merced-Bazom a 5 km del sitio anterior): (a) pastizal, con pastoreo por ovinos; (b) matorral, con pastoreo de ovinos y dominancia de *Baccharis vaccinioides*; (c) bosque incipiente de 20-25 años de abandono y con 80-90% de cobertura en el dosel; (d) bosque medianamente maduro, de 35-40 años de abandono y 70-80% de cobertura, que es la más escasa de las comunidades arboladas estudiadas debido probablemente al efecto de autoclareo del rodal (Mohler et al., 1978) y la estructuración vertical del dosel (Terborgh, 1985); y (e) bosque maduro, con más de 100 años sin disturbio por actividades agrícolas, con perturbación natural local, talas esporádicas, y con 95-100% de cobertura.

MATERIALES Y METODOS

Se usaron métodos no destructivos (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974) para determinar la densidad, dominancia y frecuencia de cada especie en los diferentes estratos de cada comunidad: (1) estrato arbustivo (>0.5 y <3 m altura), 25-30 cuadrados de 10 x 2 m; (2) estrato arbóreo bajo (>3 m de altura y <15 cm dap), 90-200 estaciones con el método de cuadrantes centrados en un punto; y (3) estrato arbóreo alto (>15 cm dap), 90-200 estaciones con el método anterior. El análisis de la información obtenida y los siguientes criterios permitieron definir el papel sucesional de las especies (véase Cuadro 1):

1. Pioneras (P): Especies que rara vez existen en el interior del bosque. Sus propágulos forman parte importante del banco de semillas (Ramírez-Marcial, 1989), y sus plántulas e individuos juveniles requieren de la completa exposición a la luz para desarrollarse adecuadamente.

2. Tempranas (T): Especies que toleran poco la sombra y pueden resistir sequía y heladas. Sus plántulas e individuos juveniles sobreviven y crecen bien en pastizales, matorrales y claros del bosque.

3. Intermedias (I): Especies frecuentes bajo dosel forestal relativamente abierto (70-80%). Sus semillas no presentan latencia y estacionalmente se pueden observar numerosas plántulas bajo los adultos.

4. Maduras (M): Especies exclusivas de bosques con dosel muy cerrado (>90%). Sus plántulas pueden crecer bien en los micrositios más húmedos y son sensibles a heladas y alta insolación.

La distribución de las especies se consultó en *Trees and shrubs of Mexico* (Standley, 1920-1926), *Flora of Guatemala* (Standley y Steyermark, 1946-1966; Standley y Williams, 1961-1975; Gentry y Standley, 1974; Nash y Williams, 1976), *Flora de Veracruz* (Bárcena, 1981; Nee, 1981, 1986) y *Flora Fanerogámica del Valle de México* (Rzedowski y Rzedowski, 1979, 1985).

Las afinidades fitogeográficas fueron definidas con base en Gentry (1982) y Rzedowski (1965, 1978) como: (1) géneros holárticos (H), de amplia distribución en el

Hemisferio Norte; (2) géneros de afinidad con el este de Asia (E), que en su mayoría existen o existían en el este de Norteamérica (Rzedowski, 1978), (3) géneros meridionales (A), afines con la flora andina; y (4) géneros de distribución pantropical (T), y cuyas familias tienen afinidad neotropical amazónica (Gentry, 1982).

RESULTADOS

El Cuadro 1 muestra el papel sucesional, la distribución geográfica y la afinidad de los elementos leñosos estudiados. En el Cuadro 2 y en las figuras 1 y 2 se agrupan las especies de acuerdo con la afinidad florística genérica, el estrato de vegetación que ocupan y su papel sucesional. Las especies de géneros con relación holártica incluyen siempre los árboles dominantes del dosel forestal (*Quercus* spp. y *Pinus* spp.) y algunos elementos del estrato arbóreo bajo (p. ej. *Alnus acuminata*, *Garrya laurifolia*, *Crataegus pubescens* y *Arbutus xalapensis*) en todas sus etapas serales, incluso en los rodales más maduros (Cuadro 1). Otros géneros de origen holártico son elementos conspicuos en matorrales y acahuales (p. ej. *Rubus*). La importancia relativa y el número de especies de géneros de afinidad holártica tiende a reducirse conforme avanza la sucesión, pero de manera más notable en los estratos del interior del bosque (Figs. 1 y 2). La mayoría de estas especies tienen amplia distribución en las regiones montañosas de México y Centroamérica (Cuadro 1).

Cuadro 1. Papel sucesional (I), distribución (II) y afinidad fitogeográfica (III) de la flora leñosa de los bosques de pino-encino y comunidades sucesionales asociadas en el municipio de Huixtán, Chiapas. P = Pionera, T = Temprana, I = Intermedia, M = Madura. Además de en Los Altos de Chiapas las especies se pueden encontrar en: O = sureste de los Estados Unidos de Norteamérica, 1 = Sierra Madre Oriental, 2 = Sierra Madre Occidental, 3 = Eje Neovolcánico, 4 = Sierra Madre del Sur y sistemas montañosos de Oaxaca, 5 = sistemas montañosos de Guatemala, 6 = sistemas montañosos de Centroamérica, 7 = sólo se conoce de Chiapas, 8 = de amplia distribución, DN = distribución desconocida. Afinidad: H = Holártica¹, E = con el este de Asia y este de Norteamérica¹, A = Neotropical Andina, T = Pantropical.

| FAMILIA | Especie | I | II | III |
|-----------------------------|---|---|-----|-----|
| A. ARBOLES DEL DOSEL | | | | |
| FAGACEAE | | | | |
| | <i>Quercus crassifolia</i> Humb. & Bonpl. | T | 1-5 | H |
| | <i>Q. crispipilis</i> Trel. | T | 5 | H |
| | <i>Q. laurina</i> Humb. & Bonpl. | I | 1-6 | H |
| | <i>Q. rugosa</i> Née | T | 0- | 4H |
| PINACEAE | | | | |
| | <i>Pinus ayacahuite</i> Ehrenb. | I | 1-5 | H |
| | <i>P. montezumae</i> Lamb. | T | 1-5 | H |
| | <i>P. oocarpa</i> Schiede | T | 1-5 | H |
| | <i>P. pseudostrobus</i> Lindl. | T | 1-6 | H |
| | <i>P. oaxacana</i> Mirov | T | 3-5 | H |

Cuadro 1. Continuación

| FAMILIA Especie | I | II | III |
|---|---|-----|------------------|
| B. ARBOLES BAJOS | | | |
| ACTINIDIACEAE | | | |
| <i>Saurauia latipetala</i> Hemsl. | I | 5 | E,A ² |
| <i>S. oreophila</i> Hemsl. | I | 5 | E,A ² |
| ARALIACEAE | | | |
| <i>Oreopanax xalapensis</i> (H.B.K.) Decne. & Planch. | M | 3-6 | A |
| BETULACEAE | | | |
| <i>Alnus acuminata</i> ssp. <i>arguta</i> (Schlecht.) Furlow | T | 1-6 | H |
| <i>Ostrya virginiana</i> var. <i>guatemalensis</i> Winkl. | I | 0-6 | E |
| CAPRIFOLIACEAE | | | |
| <i>Viburnum jucundum</i> Morton ssp. <i>jucundum</i> | I | 8 | H |
| CHLORANTHACEAE | | | |
| <i>Hedyosmum mexicanum</i> Cordemoy | M | 3-6 | H,A ² |
| CLETHRACEAE | | | |
| <i>Clethra mexicana</i> DC. | M | 2-4 | E |
| CORNACEAE | | | |
| <i>Cornus disciflora</i> DC. | I | 1-6 | H |
| <i>Cornus excelsa</i> H.B.K. | T | 1-5 | H |
| ERICACEAE | | | |
| <i>Arbutus xalapensis</i> H.B.K. | T | 0-6 | A,H ³ |
| GARRYACEAE | | | |
| <i>Garrya laurifolia</i> Hartw. | I | 1-6 | H |
| LAURACEAE | | | |
| <i>Persea</i> sp. | M | DN | T |
| LOGANIACEAE | | | |
| <i>Buddleia cordata</i> H.B.K. | T | 1-5 | T |
| MAGNOLIACEAE | | | |
| <i>Magnolia sharpii</i> Miranda | M | 7 | E |
| MYRICACEAE | | | |
| <i>Myrica cerifera</i> L. | T | 8 | E |
| MYRSINACEAE | | | |
| <i>Parathesis leptopa</i> Lundell | M | 5 | A |
| <i>Rapanea juergensenii</i> Mez | M | 3-6 | A |
| RHAMNACEAE | | | |
| <i>Rhamnus sharpii</i> M. C. Johnston | I | DN | E |
| ROSACEAE | | | |
| <i>Crataegus pubescens</i> (H.B.K.) Steud. | T | 4-6 | H |
| <i>Prunus serotina</i> Ehrh. ssp. <i>capuli</i> (Cav.) McVaugh | T | 8 | H |
| RUBIACEAE | | | |
| <i>Psychotria</i> aff. <i>minarum</i> Standl. & Steyerm. | M | 5,6 | A |

Cuadro 1. Continuación

| FAMILIA Especie | I | II | III |
|--|---|-----|------------------|
| SYMPLOCACEAE | | | |
| <i>Symplocos limoncillo</i> Humb. & Bonpl. | I | 1-5 | E |
| THEACEAE | | | |
| <i>Ternstroemia pringlei</i> (Rose) Standl. | M | DN | E,A ² |
| <i>Cleyera theaeoides</i> (Sw.) Choisy | M | 5,6 | E,A ² |
| WINTERACEAE | | | |
| <i>Drimys granadensis</i> var. <i>mexicana</i> (DC.) A.C. Smith | M | 3-6 | A |
| C. ARBUSTOS | | | |
| CAPRIFOLIACEAE | | | |
| <i>Viburnum</i> aff. <i>elatum</i> Benth. | T | DN | H |
| COMPOSITAE | | | |
| <i>Eupatorium ligustrinum</i> DC. | T | 1-6 | A |
| <i>E. mairetianum</i> DC. | T | 2-5 | A |
| <i>Baccharis vaccinioides</i> H.B.K. | P | 4-5 | A |
| <i>Senecio barba-johannis</i> DC. | I | 1-5 | A |
| <i>Archibaccharis asperifolia</i> (Benth.) Blake | M | 3-6 | A |
| ERICACEAE | | | |
| <i>Gaultheria chiapensis</i> Camp | T | 3-6 | A |
| <i>Xylosma chiapensis</i> Lundell | M | DN | T |
| LABIATAE | | | |
| <i>Salvia karwinskii</i> Benth. | I | DN | ? |
| LAURACEAE | | | |
| <i>Litsea glaucescens</i> H.B.K. | T | 1-6 | T |
| <i>Phoebe</i> sp. | M | DN | T |
| LEGUMINOSAE | | | |
| <i>Acacia angustissima</i> (Mill.) Kuntze | T | 0-6 | T |
| MELASTOMATACEAE | | | |
| <i>Miconia</i> aff. <i>hemenostigma</i> Naud. | M | 4,5 | A |
| ONAGRACEAE | | | |
| <i>Fuchsia encliandra</i> Steud. | I | DN | A |
| <i>F. microphylla</i> H.B.K. | I | 3-6 | A |
| <i>F. paniculata</i> Lindl. | M | 3-6 | A |
| <i>F. splendens</i> Zucc. | M | 4-6 | A |
| <i>F. thymifolia</i> H.B.K. | I | 2-5 | A |
| POLYGALACEAE | | | |
| <i>Monnina xalapensis</i> H.B.K. | T | 4-6 | T,A? |
| RHAMNACEAE | | | |
| <i>Ceanothus coeruleus</i> Lag. | M | 1-6 | E |
| <i>Rhamnus mcvaughii</i> L.A. & M.C. Johnston | I | DN | E |
| ROSACEAE | | | |
| <i>Holodiscus argenteus</i> (L.f.) Maxim. | T | 3-6 | E |
| <i>Rubus adenotrichus</i> Schlecht. | T | 3-6 | H |
| <i>R. coriifolius</i> Liebm. | T | 4-6 | H |

Cuadro 1. Continuación

| FAMILIA | Especie | I | II | III |
|------------|--|---|-----|-----|
| | <i>R. pringlei</i> Rydb. | T | 3-5 | H |
| | <i>R. sapidus</i> Schlecht. | T | 3-5 | H |
| RUTACEAE | | | | |
| | <i>Zanthoxylum foliolosum</i> Donn.-Sm. | I | 3-5 | ? |
| SOLANACEAE | | | | |
| | <i>Cestrum anagyris</i> Dunal | I | 3-5 | A |
| | <i>Lycianthes purpusii</i> (Brandeg.) Bitter | M | 5,6 | A |
| | <i>Lycianthes</i> sp. | M | DN | A |
| | <i>Solanum nigricans</i> Mart. & Gal. | I | 4,5 | A |

¹ Las familias de afinidad laurasiática (sensu Gentry, 1982) se dividieron de acuerdo con Rzedowski (1965, 1978).

² Género señalado por Rzedowski (1965, 1978) como de afinidad andina, pero la familia fue incluida por Gentry (1982) como de origen laurásico.

³ Género señalado por Rzedowski (1965, 1978) como de afinidad holártica, pero la familia fue incluida por Gentry (1982) como de origen andino.

Cuadro 2. Agrupación de las especies leñosas de los bosques de pino-encino de Huixtán, Chiapas, de acuerdo con su papel sucesional y afinidad fitogeográfica.

| Papel sucesional | Afinidad fitogeográfica | | | | |
|------------------|-------------------------|--------------|----------|-----------|-------|
| | Laurasia | | Gondwana | | Total |
| | Holártico | Este de Asia | Andino | Amazónico | Total |
| Pionera | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| Temprana | 16 | 2 | 4 | 4 | 26 |
| Intermedia | 5 | 6 | 6 | 0 | 17 |
| Madura | 1 | 5 | 11 | 3 | 20 |
| Total | 22 | 13 | 22 | 7 | 64 |

Las especies de géneros afines con las floras del este de Asia (*Clethra mexicana*, *Cleyera theaeoides*, *Magnolia sharpii*, *Symplocos limoncillo*, etc.) y de los Andes (*Rapanea juergensenii*, *Fuchsia* spp., *Oreopanax xalapensis*, etc.) son dominantes en el sotobosque. Los elementos afines con las floras del este asiático tienen amplia distribución en las regiones templado-húmedas de México y Centroamérica y su importancia relativa disminuye localmente en los rodales más maduros. Por su parte, el número e importancia de las especies de géneros con afinidad andina (el grupo más diverso) aumentan con la edad del bosque, principalmente en el estrato arbustivo. Muchas de estas especies no existen en el centro y norte de México, pero pueden ser de amplia distribución en Centroamérica.

Adicionalmente, entre los elementos con afinidad meridional hay algunos géneros, principalmente de arbustos, que son frecuentes en condiciones de menor humedad de las montañas de México y Centro y Sudamérica (p. ej. *Baccharis*, *Cestrum* y *Eupatorium*; Rzedowski, 1978). Estos géneros incluyen especies dominantes en el estrato arbustivo de los matorrales y los bosques incipientes.

Finalmente, los géneros de distribución pantropical (p. ej. *Acacia*, *Litsea*, *Persea*, *Xylosma*), que pertenecen a familias de afinidad neotropical amazónica (Gentry, 1982), aportan una porción relativamente menor a la flora leñosa de los bosques estudiados y no muestran un patrón definido (Figs. 1 y 2).

DISCUSION

Origen de los grupos fitogeográficos

Actualmente existe una marcada discontinuidad en la distribución de muchos de los elementos de la flora de los bosques propios de climas templados del sur de México y Centroamérica y aquellos de Norte y Sudamérica. Los elementos relacionados con la flora del este de Asia y el sureste de Norteamérica no prosperan en las regiones semiáridas del centro y norte de México. Por su parte, los de afinidad andina no aparecen en las selvas de tierras bajas de Panamá y norte de Colombia. Esta discontinuidad, así como la composición y diversidad de los bosques húmedos de clima templado de México, se han explicado con base en cambios geológicos y climáticos que han ocurrido desde el Terciario y el Cuaternario (Simpson Vuilleumier, 1971; Graham, 1973, 1975, 1976, 1987, 1988; Brown y Gibson, 1983).

En el Cretácico y a principios del Terciario algunos elementos holárticos (p. ej. *Abies*, *Cupressus*, *Alnus*, *Pinus*, *Quercus* y *Crataegus*) tuvieron una distribución más amplia y continua que en la actualidad; posteriormente, en el Oligoceno y a principios del Mioceno, el clima tendió al enfriamiento y aridez, se dividieron las antiguas floras transcontinentales arctoterciarias y aumentó el área de sabanas y pastizales (Axelrod, 1952). La migración de especies propias de climas templados en este período pudo ocurrir a través de corredores de bosques de encinos y pinos en las áreas más húmedas (Webb, 1977; Marshall et al., 1982; Crepet y Nixon, 1989a,b).

Se ha propuesto que el intercambio florístico entre el sureste de Estados Unidos y Latinoamérica ha ocurrido en todas las etapas geológicas desde el Cretácico, aunque la evidencia paleobotánica indica que ciertos elementos (*Liquidambar* y *Myrica*) estaban presentes en el sur de México en el Mioceno, pero no antes (Graham, 1973, 1975, 1976, 1987, 1988). Esta época coincide con el levantamiento de los sistemas montañosos del oriente y sur de México, y del centro y sur de Guatemala (Mulleried, 1957, de Cserna, 1974; Helbig, 1976; Jiménez, 1984). Los estudios de Martin y Harrell (1957) sobre la biogeografía de los vertebrados de estas regiones también sugieren al Terciario como el período de inicio del intercambio. La evidencia de fluctuaciones climáticas en el Pleistoceno, el Plioceno y el Holoceno, que modificaron la distribución altitudinal y latitudinal de las floras, sugiere que los contactos entre elementos de clima templado pudieron ocurrir esporádicamente durante estos períodos (Potzger y Tharp, 1954; Whitehead y Barghoorn, 1952; Raven y Axelrod, 1975; Brown y Gibson, 1983). González y Fuentes (1980) han

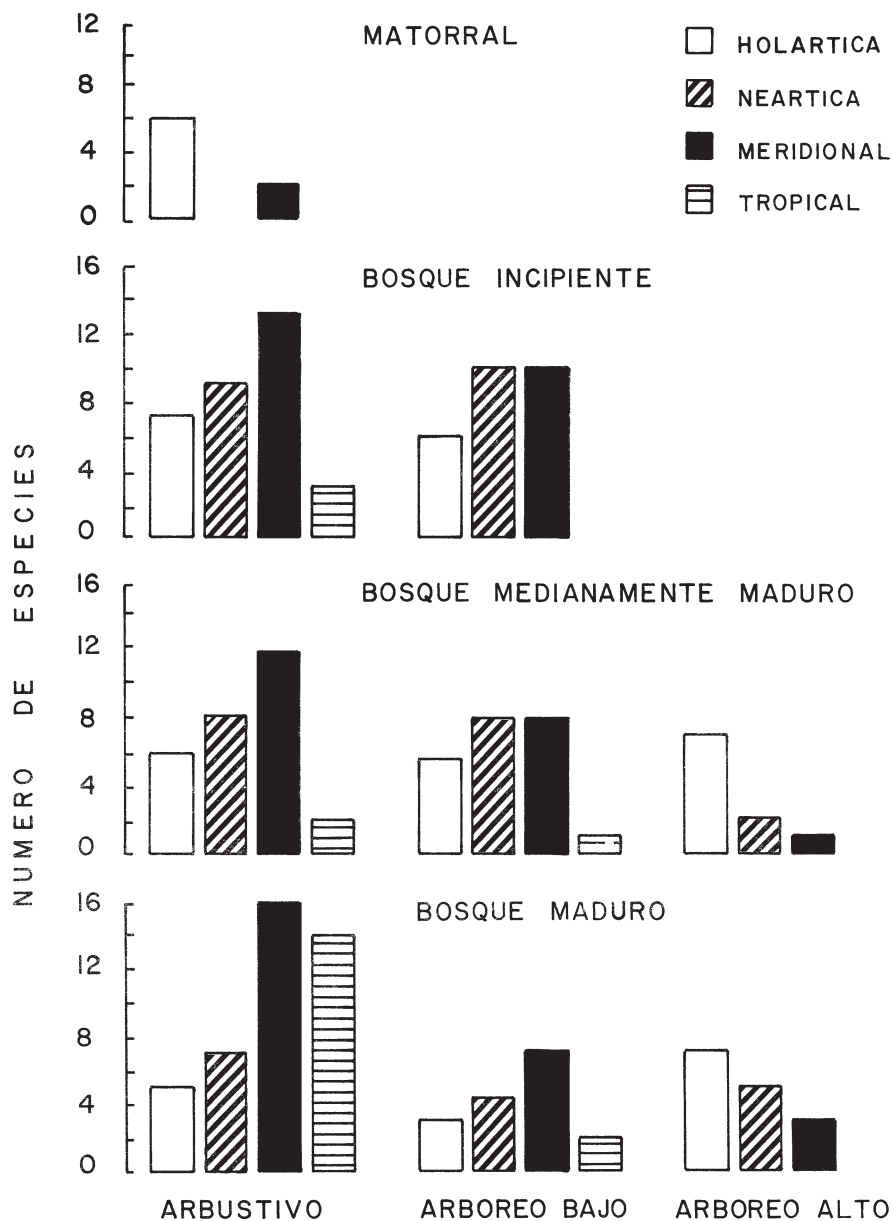


Fig. 1. Número de especies en cada grupo de afinidad fitogeográfica por estrato y etapa seral. Véase Materiales y Métodos para la definición de los estratos y etapas.

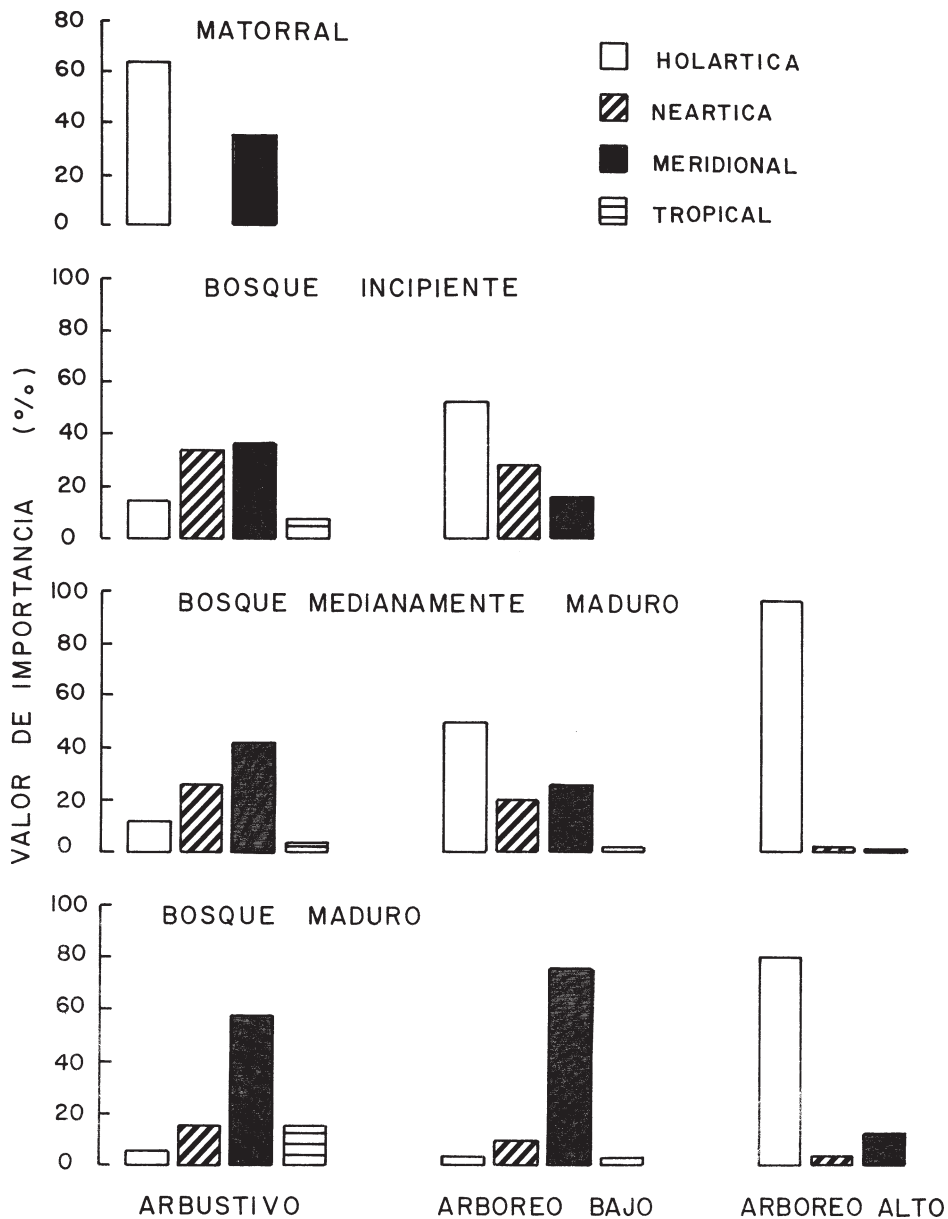


Fig. 2. Valor de importancia relativa de cada grupo de afinidad fitogeográfica por estrato y etapa seral. La suma de las columnas puede no ser igual al 100% debido a que no se incluyeron en este estudio los datos obtenidos en campo relativos a helechos y herbáceas erectas de >50 cm de altura.

documentado fluctuaciones climáticas y cambios en la vegetación dominante en el Holoceno de la Cuenca del Valle de México, encontrando que aún en períodos tan recientes el enfriamiento y la elevación de la humedad favoreció a *Abies* y *Picea* (ahora extinta en la región), mientras que el calentamiento y las condiciones relativamente más secas favorecieron a *Quercus* y *Pinus*.

Aunque la conexión terrestre de Norte y Centroamérica con Sudamérica es relativamente reciente (3-4 millones de años AP; según Keigwin, 1978), cambios climáticos y geológicos del Pleistoceno y Plioceno permitieron el intercambio de especies entre floras australes y septentrionales propias de clima templado (Simpson Vuilleumier, 1971; Bradbury et al., 1981; Rich y Rich, 1983; Kam-biu y Colinvaux, 1985). La reducción en la temperatura que ocurrió esporádicamente en el norte de Sudamérica durante estos períodos pudo haber facilitado la migración de los elementos andinos hacia el norte.

Estructuración de los bosques de Los Altos de Chiapas

Las fluctuaciones climáticas del Terciario y Cuaternario modificaron las condiciones ambientales en las regiones tropicales. La vegetación de los pisos altitudinales ha estado desplazando, y a menudo ha modificado, su extensión como respuesta a la variación de temperatura y humedad. Durante estos cambios sobre el gradiente altitudinal, la estructura y la composición florística local de los bosques de clima templado dependió de la adaptación individual de las especies, de los mecanismos de migración y de las interacciones ecológicas que operaron en las comunidades (véanse Lewin, 1984, Ricklefs, 1987 y Wendt, 1989).

En este trabajo se revela un papel sucesional particular para cada grupo de afinidad fitogeográfica que implica diferentes mecanismos y orden de incorporación en la secuencia seral. Los componentes holárticos (p. ej. *Quercus* y *Pinus*) se pueden establecer en etapas serales tempranas e incluso migrar a través de áreas no arboladas relativamente secas, pero no se regeneran bajo sombra densa formada por ellos mismos (Oosting y Kramer 1946; Carvell y Tryon, 1961; McCune y Cottam, 1985; Quintana-Ascencio, 1989; González-Espinosa et al., 1991). Por el contrario, las especies de afinidad andina como *Oreopanax xalapensis*, *Rapanea juergensenii*, *Drimys granadensis*, *Fuchsia* spp., etc., requieren del previo establecimiento de un dosel relativamente cerrado (en este caso de elementos holárticos) que amortigua los cambios de temperatura y humedad.

Las especies de géneros de afinidad andina constituyen el grupo más diverso en los bosques húmedos de pino-encino de Los Altos de Chiapas. Mientras la composición florística y las relaciones de dominancia del dosel superior de estas comunidades prevalecen sobre amplias extensiones, con frecuencia la composición de su sotobosque muestra dominancia local por diferentes especies. Tal heterogeneidad puede deberse a que los organismos dispersores (principalmente aves) de las semillas de muchas de estas especies (la mayoría con frutos carnosos de colores rojos o negros) limitan sus áreas de acción a la amplitud del hábitat arbolado y a una mayor influencia del azar durante la colonización (Sugden, 1983). En Los Altos de Chiapas existen rodales de bosques que comparten la mayoría de las especies en sus estratos más altos, y que difieren en los géneros dominantes del sotobosque. Por ejemplo, en el Cerro Huitepec la asociación de árboles bajos incluye a *Clethra*, *Drimys*, *Microtropis*, *Oreopanax*, *Persea*, *Symplocos* y *Styrax*, en el Rancho Merced-Bazom dominan ese estrato *Oreopanax*, *Rapanea*, *Rhamnus* y *Ternstroemia*, y en Monte Bonito-Pitankín son más abundantes *Clethra*, *Magnolia* y *Persea*. En estos tres sitios

el dosel superior presenta dominancia por *Quercus laurina*, *Q. crassifolia*, *Q. rugosa*, y algunos pocos individuos de *Pinus* spp. La heterogeneidad local de las asociaciones del bosque de neblina ha sido apreciada de manera general (Rzedowski, 1978), y recientemente documentada en las costas caribeñas de Colombia y Venezuela (Sugden, 1983), en el sur de Tamaulipas (Puig et al., 1987) y en la región de Chimalapas, Oaxaca (Ishiki, 1988).

Los resultados de este trabajo sugieren que los cambios ambientales resultantes de la perturbación humana en Los Altos de Chiapas pueden afectar diferentemente a los distintos grupos de afinidad fitogeográfica. Es probable que la ampliación de los pastizales y matorrales permita la persistencia de los elementos holárticos y los meridionales propios de ambientes más secos y expuestos (p.ej. *Baccharis* y *Eupatorium*), mientras se reduce la abundancia de los géneros afines con las floras del este de Asia y Norteamérica y los Andes, cuyas especies no toleran la insolación directa y las heladas. Las asociaciones secundarias que se pueden regenerar a partir de esta flora empobrecida de los bosques más húmedos pueden parecerse a bosques de pino y de pino-encino relativamente más xerófilos, como probablemente ya ocurre en amplios sectores de Los Altos y la Sierra Madre de Chiapas, y en otras regiones de México.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos agradecer a M. Martínez Icó por habernos llevado a algunos de los bosques propios de climas templados mejor conservados en Los Altos de Chiapas, y por su colaboración en muchos aspectos de nuestros estudios. N. Ramírez Marcial ofreció útiles observaciones sobre el texto y participó en varias fases del trabajo. J. D. García Pérez (herbario del Colegio de Postgraduados, CHAPA) y L. Torres y F. Ramos (MEXU) nos han dado apoyo fundamental al determinar nuestras colectas. M. L. Soto Pinto, J. D. Alvarez Solís y L. E. García Barrios hicieron valiosos comentarios sobre un texto preliminar. El Dr. T. L. Wendt nos exhortó a realizar este trabajo. El Dr. E. Hernández Xolocotzi, la Biól. R. M. Murillo y tres revisores anónimos aportaron crítica constructiva para elaborar la versión final. Agradecemos a los dueños de los bosques de Chilil y al Sr. M. Martínez Alvarez, propietario del Rancho Merced-Bazom, por permitir el acceso a sus terrenos. Nuestro trabajo en la Estación Biológica Huitepec-PRONATURA ha sido amablemente permitido por la Biól. R. M. Vidal y el Dr. P. Farías (PRONATURA-Chiapas). Deseamos dedicar este trabajo a la memoria de nuestro maestro, el Dr. Efraím Hernández Xolocotzi (1913-1991), en reconocimiento a sus valiosas contribuciones a la botánica y al estudio de la flora y vegetación de México.

LITERATURA CITADA

- Axelrod, D. I. 1952. A theory of angiosperm evolution. *Evolution* 6: 29-60.
Bárcena, A. 1981. Flora de Veracruz 15. Clethraceae. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Veracruz. 17 pp.
Bradbury, J. P., B. Leyden, M. Salgado-Labouriau, W. M. Lewis, Jr., C. Schubert, M. W. Binford, D. G. Frey, D. R. Whitehead, y F. H. Weibezahn. 1981. Late Quaternary environmental history of Lake Valencia, Venezuela. *Science* 214: 1299-1305.

- Breedlove, D. E. 1973. The phytogeography and vegetation of Chiapas (México). In: Graham, A. (ed.). Vegetation and vegetational history of Northern Latin America. Elsevier. Amsterdam. pp. 149-165.
- Breedlove, D. E. 1981. Introduction to the Flora of Chiapas. In: Breedlove, D. E. Flora of Chiapas. Part I. The California Academy of Sciences. San Francisco, California. 35 pp.
- Brown, J. H. y A. C. Gibson. 1983. Biogeography. Mosby. St. Louis, Missouri. 643 pp.
- Carvell, K. L. y E. H. Tryon. 1961. The effect of environmental factors on the abundance of oak regeneration beneath mature oak stands. For. Sci. 7: 98-105.
- Collier, G. A. 1976. Planos de interacción del mundo tzotzil: bases ecológicas de la tradición de Los Altos de Chiapas. Instituto Nacional Indigenista. México, D.F. 297 pp.
- Connell, J. H. y R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. Am. Nat. 111: 1119-1144.
- Crepet, W. L. y K. C. Nixon. 1989a. Earliest megafossil evidence of Fagaceae: phylogenetic and biogeographic implications. Am. J. Bot. 76: 842-855.
- Crepet, W. L. y K. C. Nixon. 1989b. Extinct transitional Fagaceae from the Oligocene and their phylogenetic implications. Am. J. Bot. 76: 1493-1505.
- de Cserna, Z. 1974. La evolución geológica del panorama fisiográfico actual de México. In: Bonfil, G. (ed.). El escenario geográfico: introducción ecológica. Instituto Nacional de Antropología e Historia. México, D.F. pp. 21-56.
- Dressler, R. L. 1954. Some floristic relationships between Mexico and the United States. Rhodora 56: 81-95.
- Flores, G., J. Jiménez, F. Moncayo, y F. Takaki. 1971. Memoria del mapa de tipos de vegetación de la República Mexicana. Secretaría de Recursos Hidráulicos. México, D.F. 59 pp.
- García, E. 1987. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koepfen. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 246 pp.
- Gentry, A. H. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny?. Ann. Mo. Bot. Gard. 69: 557-593.
- Gentry, J. L., Jr. y P. C. Standley. 1974. Flora of Guatemala. Fieldiana: Botany 24, Parte X. 151 pp.
- Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. Bull. Torrey Bot. Club 53: 7-26.
- González-Espinosa, M., P. F. Quintana-Ascencio, N. Ramírez-Marcial y P. Gaytán-Guzmán. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests in the highlands of Chiapas, Mexico. J. Veg. Sci. 2: 351-360.
- González, L. y M. Fuentes. 1980. El Holoceno de la porción central de la Cuenca del Valle de México. In: Sánchez, F. (ed.). Tercer Coloquio sobre Paleobotánica y Palinología. Instituto Nacional de Antropología e Historia. México, D. F. pp. 113-132.
- Graham, A. 1973. History of the arborescent temperate element in the northern Latin American biota. In: Graham, A. (ed.). Vegetation and vegetational history of northern Latin America. Elsevier, Amsterdam. pp. 301-314.
- Graham, A. 1975. Late Cenozoic evolution of tropical lowland vegetation in Veracruz, México. Evolution 29: 723-735.
- Graham, A. 1976. Studies in neotropical paleobotany. II. The Miocene communities of Veracruz, México. Ann. Mo. Bot. Gard. 63: 787-842.
- Graham, A. 1987. Tropical American Tertiary floras and paleoenvironments: Mexico, Costa Rica, and Panama. Am. J. Bot. 74: 1519-1531.
- Graham, A. 1988. Some aspects of Tertiary vegetational history in the Gulf/Caribbean region. Trans. 11th Carib. Geol. Conf. 3: 1-18.
- Helbig, C. M. A. 1976. Chiapas, geografía de un estado mexicano, Tomo I. Gobierno del Estado de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. 365 pp.
- Hernández-X., E., H. Crum, W. B. Fox y A. J. Sharp. 1951. A unique vegetational area in Tamaulipas. Bull. Torrey Bot. Club 78: 458-463.
- Ishiki, M. 1988. Las selvas bajas perennifolias del Cerro Salomón, región de Chimalapa, Oaxaca: flora, comunidades y relaciones fitogeográficas. Tesis de Maestría en Ciencias, Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 201 pp.

- Jiménez, O. H. 1984. Bosquejo geológico del área de San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. Cuaderno de Trabajo 25, Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia. México, D.F. 53 pp.
- Kam-biu, L. y P. A. Colinvaux. 1985. Forest changes in the Amazon Basin during the last glacial maximum. *Nature* 318: 556-557.
- Keigwin, L.D., Jr. 1978. Pliocene closing of the Isthmus of Panama, based on biostratigraphic evidence from nearby Pacific Ocean and Caribbean Sea cores. *Geology* 6: 630-634.
- Lewin, R. 1984. Fragile forests implied by Pleistocene pollen. *Science* 226: 36-37.
- Marshall, L. G., S. D. Webb, J. J. Sepkoski, Jr. y D. M. Raup. 1982. Mammalian evolution and the great American interchange. *Science* 215: 1351-1357.
- Martin, P. S. y B. E. Harrell. 1957. The Pleistocene history of temperate biotas in Mexico and eastern United States. *Ecology* 38: 468-480.
- McCune, B. y C. Cottam. 1985. The successional status of southern Wisconsin oak woods. *Ecology* 66: 1270-1278.
- Miranda, F. 1952. La vegetación de Chiapas. Primera parte. Ediciones del Gobierno del Estado. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. 334 pp.
- Miranda, F. y E. Hernández Xolocotzi. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 28: 29-179.
- Miranda, F. y A. J. Sharp. 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern México. *Ecology* 31: 313-333.
- Mohler, C. L., P. L. Marks y D. G. Sprugel. 1978. Stand structure and allometry of trees during self-thinning of pure stands. *J. Ecol.* 66: 599-614.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. Wiley. New York. 547 pp.
- Mulleried, F. K. G. 1957. *Geología de Chiapas*. Ediciones del Gobierno del Estado. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. 180 pp.
- Nash, D. L. y L. O. Williams. 1976. Flora of Guatemala. *Fieldiana: Botany* 24, Part XII. 603 pp.
- Nee, M. 1981. Flora de Veracruz 20. Betulaceae. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Veracruz. 20 pp.
- Nee, M. 1986. Flora de Veracruz 49. Solanaceae, Parte I. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Veracruz. 191 pp.
- Oosting, H. J. y P. J. Kramer. 1946. Water and light in relation to pine reproduction. *Ecology* 27: 47-53.
- Parra, M. R. (ed.). 1989. El subdesarrollo agrícola en Los Altos de Chiapas. Colección Cuadernos Universitarios No. 18. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 405 pp.
- Pickett, S. T. A., S. L. Collins, y J. J. Armesto. 1987. Models, mechanisms, and pathways of succession. *Bot. Rev.* 53: 335-371.
- Potzger, J. E. y B. C. Tharp. 1954. Pollen study of two bogs in Texas. *Ecology* 35: 462-466.
- Puig, H., R. Bracho y V. J. Sosa. 1987. El bosque mesófilo de montaña: composición florística y estructura. In: Puig, H. y R. Bracho (eds.). *El bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas*. Instituto de Ecología. México, D.F. pp. 55-79.
- Quintana-Ascencio, P. F. 1989. La condición sucesional de dos encinos dominantes (*Quercus laurina* Humb. & Bonpl. y *Q. crispipilis* Trel.) de los bosques de Los Altos de Chiapas. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 142 pp.
- Ramírez-Marcial, N. 1989. Banco y lluvia de semillas en la sucesión de bosques de pino-encino de Los Altos de Chiapas. Tesis Profesional. Escuela Nacional de Estudios Profesionales-Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 139 pp.
- Raven, P. H. y D. I. Axelrod. 1975. History of the flora and fauna of Latin America. *Am. Sci.* 63: 420-429.
- Rich, P. V. y T. H. Rich. 1983. The Central American dispersal route: biotic history and paleogeography. In: Janzen, D.H. (ed.). *Costa Rican Natural History*. University of Chicago Press. Chicago. pp. 12-34.
- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-171.

- Rzedowski, J. 1965. Relaciones geográficas y posibles orígenes de la flora de México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 29: 121-177.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México, D. F. 432 pp.
- Rzedowski, J. y G. C. de Rzedowski. 1979. *Flora fanerogámica del Valle de México*. Vol. 1. Compañía Editorial Continental S.A., México, D.F. 403 pp.
- Rzedowski, J. y G. C. de Rzedowski. 1985. *Flora fanerogámica del Valle de México*. Vol. 2. Instituto de Ecología, México, D.F. 674 pp.
- Simpson Vuilleumier, B. 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. *Science* 173: 771-780.
- Standley, P. C. 1920-1926. *Trees and shrubs of Mexico*. *Contr. U.S. Nat. Herb.* 23: 1-1721.
- Standley, P. C. y J. A. Steyermark. 1946-1966. *Flora of Guatemala*. *Fieldiana: Botany* 24, Partes I (478 pp.), III (432 pp.), IV (493 pp.) y VI (440 pp.)
- Standley, P. C. y L. O. Williams. 1961-1975. *Flora of Guatemala*. *Fieldiana: Botany* 24, Partes VII (185 y 281 pp.), VIII (210 y 474 pp), X (274 pp.) y XI (151 pp.).
- Steyermark, J. A. 1950. *Flora of Guatemala*. *Ecology* 31: 368-372.
- Sugden, A. M. 1983. Determinants of species composition in some isolated neotropical cloud forests. In: Sutton, S. L., T. C. Whitmore y A. C. Chadwick (eds.). *Tropical rain forests: ecology and management*. Blackwell. Oxford. pp. 43-55.
- Terborgh, J. 1985. The vertical component of plant species diversity in temperate and tropical forests. *Am. Nat.* 126: 760-776.
- Wagner, P. L. 1962. Natural and artificial zonation in a vegetation cover: Chiapas, Mexico. *Geogr. Rev.* 52: 253-274.
- Webb, D. S. 1977. A history of savanna vertebrates in the New World. Part I. North America. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8: 355-380.
- Wendt, T. 1989. Las selvas de Uxpanapa, Veracruz-Oaxaca, México: evidencia de refugios florísticos cenozoicos. *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. Méx.* 58 (Serie Botánica): 29-54.
- Whitehead, D. R. y E. S. Barghoorn. 1952. Pollen-analytical investigations of Pleistocene deposits from western North Carolina and South Carolina. *Ecol. Monogr.* 37: 347-369.
- Whittaker, R. H. 1953. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecol. Monogr.* 23: 41-78.
- Whittaker, R. H. 1970. *Communities and ecosystems*. Macmillan. New York. 160 pp.