

# SINECOLOGIA DE LAS SELVAS DE *Terminalia amazonia* EN LA VERTIENTE DEL GOLFO DE MEXICO - ANALISIS DE LA METODOLOGIA DE ESTUDIO

José Sarukhán K.<sup>1</sup>

Efraím Hernández X.<sup>2</sup>

*Rama de Botánica, Colegio de Postgraduados, Chapingo, México.*

## *Sinopsis*

La metodología utilizada en los estudios sinecológicos efectuados por la Comisión para el Estudio Ecológico de las Dioscóreas, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, SAG, está basada en la definición de Tipos de Vegetación y de las asociaciones tanto primarias como secundarias existentes. En conjunto, Tipos y Asociaciones, permiten diferenciar unidades ecológicas para cada una de las cuales se determina la composición florística, la abundancia, la frecuencia, el área basal (diámetro a la altura del pecho) y cobertura de todos los elementos arbóreos de 3.3 cm o más de diámetro a la altura del pecho, en cuadros de muestreo que varían de 500 a 2,000 m<sup>2</sup>. En este estudio se analizan en forma crítica los resultados obtenidos por este método en las Selvas Altas Perennifolias de *Terminalia amazonia* de la Planicie Costera del Golfo de México y se indican las limitantes del método y las modificaciones que conviene adaptar para elevar estos estudios de la fase netamente descriptiva a la fase susceptible de análisis estadístico.

## *Summary*

The methodology adapted for the synecological studies conducted by the Commission for the Ecological Study of Dioscoreas, National Institute of Forestry Research in Mexico, is based on the identification of Vegetative Types and the existing primary and secondary plant associations. These two concepts, Vegetative Types and Associations, permit the differentiation of ecological units of study. For each of these units, the following data were obtained: floristic composition, abundance, frequency, basal area (diameter breast high) and coverage of all the woody elements 3.3 cm diameter breast high or more. The quadrants sampled varied from 500 to 2,000 m<sup>2</sup>. This study is concerned with a critical analysis of the results obtained by this method in the High Evergreen Sylvas (High Rain Forest) of *Terminalia amazonia* in the Coastal Plains of the Gulf of Mexico. Limitations of the method are indicated and modifications suggested to change these studies from a purely descriptive phase to one in which statistical analysis may permit a better understanding of the phenomena.

## *Introducción*

El "barbasco" (*Dioscorea composita* Hemsl.) planta voluble componente de nuestras selvas en las regiones cálido-húmedas de la planicie costera del Golfo de México, usada desde tiempos prehistóricos hasta la actualidad por nuestra gente de campo para "embarbasco" peces en las corrientes fluviales, se ha unido al aporte etnobotánico de México al resto del mundo. Durante los últimos veinte años, sus rizomas, de alto contenido sapogénico, constituyen la fuente principal de materia

<sup>1</sup> School of Plant Biology. U.C.N.W. Bangor, Caerns, North Wales, Gran Bretaña.

<sup>2</sup> C.I.M.M.Y.T. Londres No. 40, México 6, D. F. México.

prima a la importante industria nacional e internacional de productos sintéticos esteroideos, gracias a los descubrimientos de la ciencia bioquímica. Por medio de diversos procesos de síntesis, esta materia prima se transforma en medicamentos de gran utilidad en la curación y alivio de los trastornos producidos por la artero-esclerosis, las deficiencias hormonales sexuales y las deficiencias ginecológicas. En fechas más recientes, esta materia prima se ha sintetizado en productos anticonceptivos que permiten al hombre regular su crecimiento demográfico.

Siendo un producto espontáneo de nuestras selvas, correspondía al Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, SAG, enfrentarse a los problemas relacionados con su explotación racional. Gracias a la visión y colaboración de las partes interesadas, se logró un convenio entre el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, en representación de la entonces Subsecretaría de Recursos Forestales y Caza, y las empresas farmacéuticas, por medio del cual éstas aportarían fondos que permitieran llevar a cabo el estudio ecológico y dasonómico del barbasco en nuestro país. Esto dio la oportunidad al cuadro de investigadores sobre ecología tropical<sup>1</sup> de ampliar el ámbito de sus investigaciones, de poner en práctica nuevas ideas y métodos y de entrenar un equipo humano en esta disciplina.

Después de las primeras exploraciones de campo, se establecieron como puntos de principio: que se estudiarían todas las agrupaciones vegetales, dentro de la zona de distribución de barbasco, tanto en las que prospera, como en las que no prospera; que el estudio de las agrupaciones vegetales sería lo más exhaustivo posible debido al desconocimiento general en nuestro país de la fitoecología tropical; que el estudio incluiría las fases secundarias de la vegetación puesto que en ellas se encontraba la producción más elevada de barbasco por unidad de superficie; y que también se incluiría la dinámica étnica de nuestra población rural en la zona cálido-húmeda por ser la responsable de la gran perturbación de nuestra vegetación tropical. La metodología para los estudios cuali-cuantitativos de las masas vegetales fue la propuesta por el Dr. Faustino Miranda en base a sus intensos y extensos estudios ecológicos en Chiapas, la Península de Yucatán, la cuenca intermedia del río Papaloapan y la cuenca del río Balsas, conjugados con las experiencias de fitoecólogos en Brasil (31), (4) y en América Tropical (2).

Las investigaciones llevadas a cabo durante siete años, por un grupo de más de veinte biólogos e ingenieros agrónomos\* han sentado las bases para el conocimiento de los recursos naturales renovables de las zonas cálido-húmedas de México, conocimiento que permitirá elaborar una planeación de uso racional y conservación de dichos recursos.

Actualmente, es conveniente analizar cuidadosamente y aplicando los lineamientos de la investigación científica, los métodos seguidos para llevar a cabo la investigación, en base a una evaluación de los resultados obtenidos. Este trabajo

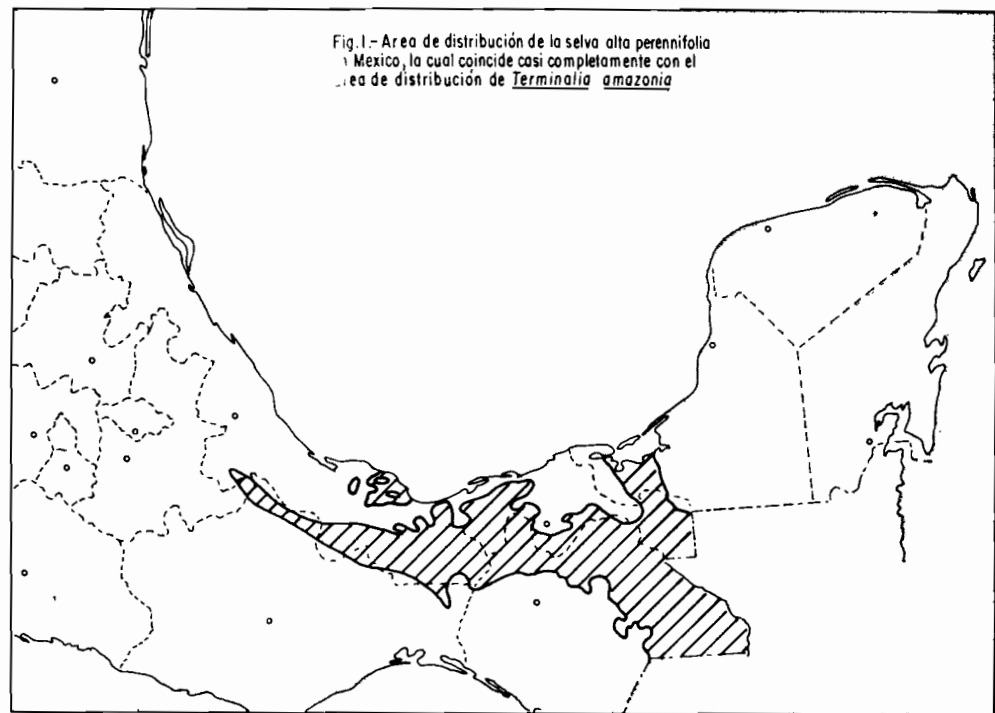
1 Han actuado como Consejeros de la Comisión para el Estudio Ecológico de Dioscóreas, INIF, los Ings. Agrón. Roberto Villaseñor Angeles y Efraím Hernández X. y los Drs. Faustino Miranda G. (fallecido) y Arturo Gómez Pompa y como Directores Técnicos el Dr. Arturo Gómez P. y el Biól. y M.C. José Sarukhán Kermez.

\* Resalta la labor de los Ings. Agrón. Luis A. González Leija y Jesús Vázquez Soto y los biólogos Mario Sousa Sánchez, Javier Chavelas Pólito y Luis A. Pérez Jiménez.

tiene como objetivo hacer un análisis crítico de la metodología aplicada en los estudios sincológicos de la vegetación en la región cálido-húmeda de la Planicie Costera del Golfo de México y sugerir modificaciones pertinentes. Para el caso se ha escogido el tipo de vegetación más importante del trópico mexicano, las selvas altas perennifolias y específicamente las selvas de *Terminalia amazonia* que acusan la mayor distribución en la zona de estudio.

*Características del Area de Distribución de las Selvas Altas Perennifolias de Terminalia Amazonia*

*Terminalia amazonia*, como especie, se distribuye en México exclusivamente en la vertiente del Golfo de México, desde los 17° N latitud hasta la parte meridional de la Península de Yucatán y el noreste del Estado de Chiapas. De México, hacia el sur, entra a la parte central de Guatemala y se distribuye por la vertiente atlántica de Centroamérica hasta la cuenca amazónica en Brasil, de donde es originaria. En México, tiene como límite altitudinal las zonas lluviosas entre 500 a 600 msnm mientras que hacia el litoral sus límites de distribución están determinados por condiciones edáficas (Figura 1). Esta distribución específica en México sobre la Planicie Costera del Golfo de México está íntimamente ligada a lo que hemos llamado "Selvas de *Terminalia amazonia*" dando a entender que es una de las selvas altas perennifolias, distinguiéndose por la dominancia precisamente de *T. amazonia*.



La gran Unidad Fisiográfica constituida por la Planicie Costera del Golfo de México ha sido dividida entre otros por Tamayo (30) en tres unidades fisiográficas discretas, la Planicie Costera Nororiental, la Planicie Costera de Sotavento y la Planicie Costera del Sureste, basándose en la presencia de unidades orográficas como el Eje Volcánico Transversal y el Macizo de los Tuxtlas. La Planicie Costera Nororiental se extiende desde el río Bravo hasta la Sierra de Naolinco que constituye la prolongación del Eje Volcánico Transversal hacia el Golfo de México. Tiene como límite occidental a la Sierra Madre Oriental y hacia el este a la costa del Golfo. Esta planicie presenta como accidente orográfico principal la Sierra de Tantima que escasamente alcanza los 1,200 msnm. La Planicie Costera de Sotavento se extiende desde el sur de la Sierra de Naolinco hasta el inicio del Macizo de los Tuxtlas que presenta una elevación máxima de 1,650 m. La Planicie Costera del Sureste se extiende hacia el este del Macizo de los Tuxtlas hasta el inicio de la Península de Yucatán, más o menos a lo largo del río Candelaria en Campeche. Esta planicie está limitada al sur por la Sierra Atravesada del Istmo de Tehuantepec y por las montañas del norte de Chiapas.

En general las zonas de la Planicie Costera más cercana al litoral son de más reciente formación geológica que aquellas cercanas a las sierras y las zonas del norte son más viejas que las del sur (24). Los materiales sedimentarios (calizas, lutitas y areniscas) dominan lo que es propiamente la Planicie Costera mientras que los materiales de origen ígneo se encuentran limitados a numerosos y pequeños afloramientos extrusivos e intrusivos en forma de taponos o diques en la Planicie Costera Nororiental, y a depósitos de cenizas volcánicas en la Planicie Costera de Sotavento dentro de la cuenca media del Papaloapan y en los alrededores del Macizo de los Tuxtlas. La Planicie Costera del Sureste posee depósitos lutíticos del Eoceno, depósitos del Oligoceno y Mioceno en forma de lutitas marinas, gravas, arenas y arcillas, conglomerados del Plioceno y abundantes aluviones, arenas y depósitos fluviales del Pleistoceno. En el extremo sureste se encuentran depósitos aluviales del Reciente y algunas lutitas y arcillas Oligocénicas, Miocénicas y Pliocénicas. Fuera de lo que es propiamente la Planicie Costera, en las montañas del norte de Chiapas, se encuentran una serie de estratos marinos en forma de enormes bloques fallados del Mesozoico Superior y del Terciario Inferior.

En la zona cálido-húmeda de México las temperaturas anuales promedio varían de 22° a un poco menos de 28°C. siendo la oscilación de la temperatura en las diferentes localidades bastante estrecha. Las máximas temperaturas se registran en mayo al sur de la Sierra de Naolinco y en junio al norte de dicha sierra. La figura 2 presenta los datos de temperaturas mensuales y medias anuales para algunas estaciones meteorológicas enclavadas en sitios típicos de desarrollo de las selvas de *Terminalia amazonia* e ilustra la marcha de la temperatura anual para las mismas estaciones.

El área bajo estudio presenta una variación considerable en cuanto al monto de la precipitación media anual. Lluvias mínimas cercanas a los 800 mm anuales se presentan en los límites norte del área y en la sombra pluvial de la Sierra de Naolinco. Las máximas precipitaciones se registran a una altitud entre los

500 y 1,000 msnm por el efecto adiabático de los vientos húmedos provenientes del Golfo de México. La Sierra de Zongolica y las montañas del norte de Chiapas registran las máximas precipitaciones medias anuales (4,000 a 5,500 mm). El Cuadro 1 incluye también los registros de precipitación donde se puede observar que de 1 a 5 meses deben considerarse como "secos" (con menos de 60 mm promedio, según Köppen, 1948) en las estaciones señaladas. Varios fenómenos contribuyen a producir una gran variabilidad del clima en la mayoría de las localidades.

Toda la Planicie Costera del Golfo está sujeta a la acción de los vientos alisios que inciden con una dirección dominante del este-sureste, produciendo el efecto de grandes deposiciones de agua y abatimiento de la temperatura (Figura 2). Perturbaciones ciclónicas provenientes de las Antillas alcanzan intensidades destructivas y depositan volúmenes elevados determinando el segundo máximo en la marcha de la precipitación anual (Figura 2). La influencia de la fisiografía de la vertiente del Golfo de México sobre los factores climáticos, especialmente la precipitación pluvial, determina los límites de distribución de la selva de *Terminalia amazonia*. Así la sombra pluviométrica provocada por la Sierra de Naolico produce una extensa área semidesértica en el centro del Estado de Veracruz, definiendo el límite noreste de la selva de *T. amazonia* en México y su límite boreal en el continente. En contraste, el efecto adiabático de los vientos húmedos del Golfo permite la extensión de la selva hasta una altura de 500 a 600 msnm en parte de la Sierra de Juárez y en las montañas del norte de Chiapas. Finalmente, deben mencionarse los efectos de los "nortes" y de la sequía intraestival (21) sobre el clima resultante de la zona bajo estudio ampliando o reduciendo la distribución de los agrupamientos vegetales.

Con base en la clasificación de Köppen y en las modificaciones propuestas por García (11) se ha elaborado el mapa, figura 3, en el cual se indican las zonas que hemos denominado cálido-húmedas distinguiéndolas de las zonas intertropicales. El mapa señala los climas cálidos (A, típicos) y los semicálidos (A, modificados) según García (12).

Los suelos en los que se desarrollan las selvas de *T. amazonia* pueden provenir de aluviones muy antiguos derivados de materiales volcánicos, calizas antiguas, depósitos antiguos de cenizas volcánicas, o basaltos relativamente recientes. El primer caso, que es el más extendido, se presenta en casi todas las partes bajas que se han formado por relleno aluvial. Los suelos derivados de margas calizas antiguas se encuentran en la zona lacandona al norte de Chiapas. Los suelos formados de basaltos y cenizas volcánicas recientes se encuentran en el macizo montañoso de los Tuxtlas. Por lo general todos estos suelos presentan buen drenaje. Los suelos más superficiales son los derivados de rocas basálticas.

Los suelos donde prospera la selva de *T. amazonia* han sido motivo de investigaciones pedogénicas por Cajuste (5) en el Campo Experimental "El Palmar", Ver., por Cuanalo (8) y por Barreto (1) en la zona de Tuxtepec, Oax. Estos suelos son rojos, pardos y amarillentos ferruginosos, profundos, de textura fina a media, de buen drenaje y tienen alta capacidad para almacenar agua fisiológicamente aprovechable por las plantas durante todo el año. Normalmente, no tienen proble-

mas de exceso de humedad que afecte el funcionamiento radicular. El cuadro 1 registra los resultados físico-químicos de un suelo rojo laterítico (semimadurum) en la zona de Tuxtepec, Oax. (8), mientras que el cuadro 2 registra los valores de capacidad de campo, punto de marchitamiento permanente e intervalo de humedad aprovechable en dos muestreos de suelos rojos lateríticos en la zona de Tuxtepec, Oax., según Barreto (1).

CUADRO 1

*Análisis físico-químico de un suelo rojo laterítico (Semimaturum) en la zona de Tuxtepec, Oax. (tomado de Cuanalo, 1965)*

Horizonte	A <sub>1</sub>	A <sub>2</sub>	B <sub>2</sub> (t)	B <sub>2</sub> (e)
Profundidad	0—24	24—48	48—78	78—180
Color H.	7.5 YR 3/2	5 YR 4/6	5 YR 4/6	2.5 YR 3/6
Color S.	10 YR 5/3	5 YR 5/6	5 YR 5/6	2.5 YR 4/6
(%) Arcilla	20.4	23.4	38.3	37.9
(%) Limo	22.9	24.3	15.4	15.8
(%) Arena	41.3	41.9	31.2	34.1
(%) Grava	15.4	10.4	15.1	12.4
pH.	5.5	5.3	5.1	5.3
(%) C	2.2	0.9	0.4	0.1
(%) N	0.19	0.07	0.04	0.03
C/N	11.5	13.1	11.0	3.3
C.I.C.	11.9	8.7	8.7	8.6

*Análisis Químico por Fusión de la fracción 2*

(%) SiO <sub>2</sub>	40.7	38.5	39.1	40.7
(%) Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	30.6	30.6	39.6	29.3
(%) Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	10.2	10.9	10.9	11.1
(%) TiO <sub>2</sub>	1.6	1.5	1.4	2.1
(%) CaO	0.4	0.7	0.9	0.5
(%) MgO	0.5	0.2	0.4	0.2
(%) K <sub>2</sub> O	0.3	0.3	0.4	0.7
(%) Na <sub>2</sub> O	0.2	0.2	0.2	0.2
(%) H <sub>2</sub> O (+)	15.9	17.7	15.4	14.3
SiO <sub>2</sub> /Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	2.25	2.14	2.24	2.37
SiO <sub>2</sub> /R <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	1.86	1.74	1.82	1.95

*Composición Mineralógica de la fracción 2*

Min. Ing.	x	x	x	x
Montmorillonita				
Clorita	x	xx	xxx	xxx
Mica	x	x	x	
Methal	xxx	xx	x	x
Kaolinita				
Feldespato				
Goethita	x	x	x	x
Cuarzo				

x Presente  
xx Abundante  
xxx Muy abundante

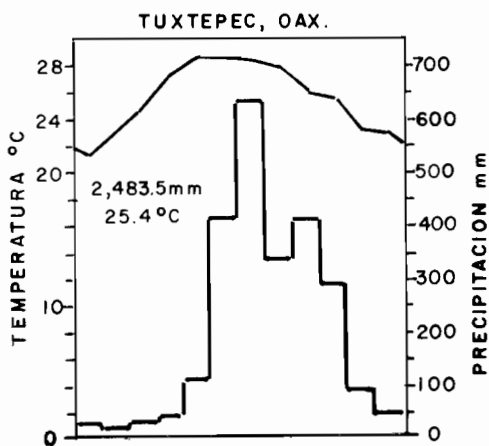
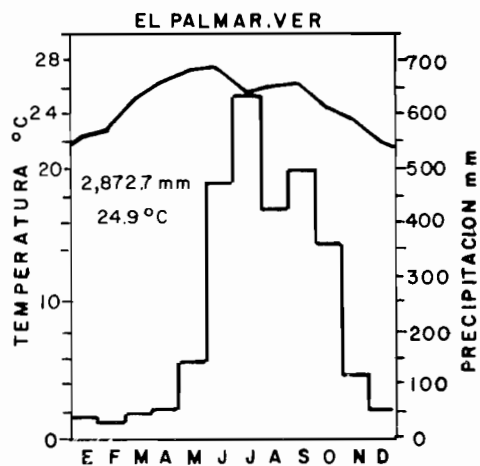
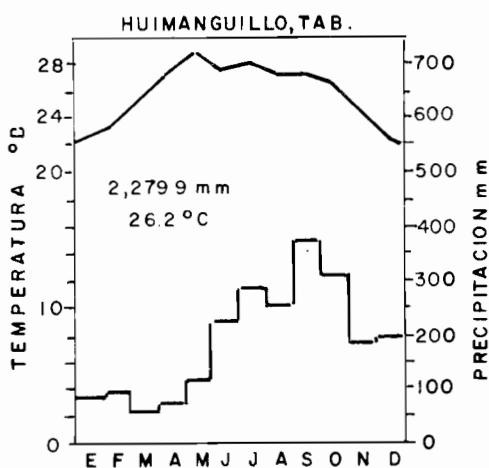
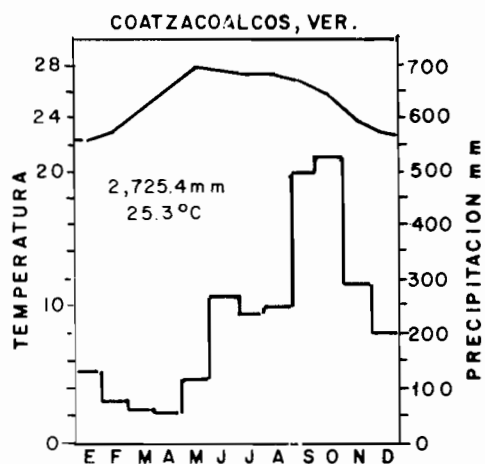
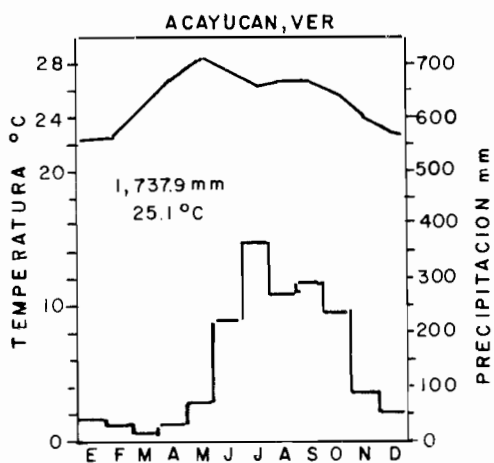


Fig. 2 Marcha de la precipitación anual en diferentes estaciones dentro del área de distribución de las selvas de *T. amazonia* en México. Se incluyen la precipitación anual promedio y la temperatura media anual de cada estación (Anónimo 1950-1960).

En el caso de nuestras zonas tropicales, resulta evidente, Cuanalo (8) y Ramos Sánchez (24) coinciden con la de los autores de que, debido a la juventud de los suelos la mayoría de sus actuales características están dadas por la roca madre y la topografía. Por lo tanto, estos suelos que no han alcanzado su máximo desarrollo y no se han diferenciado totalmente de la roca madre, limitan que la vegetación que en ellos se desarrolla sea una expresión casi directa del clima. Se puede decir que una mayoría de las variaciones fisionómicas o florísticas notables de la vegetación responden en primer término a variaciones edáficas o topográficas y que el clima sólo marca diferencias muy generales en las masas vegetales. Por otro lado, la mayor atención prestada a los estudios edafológicos sobre los pedogénicos han resultado en énfasis desmesurado en la influencia de los nutrimentos del suelo en el establecimiento de las poblaciones naturales de las plantas. Se cree que con referencia a los suelos tropicales de México, los estudios ecológicos generales deberán prestar una atención primaria a la capacidad de retención de humedad fisiológicamente aprovechable de los suelos.

## C U A D R O 2

*Valores de capacidad de campo, punto de marchitamiento permanente e intervalo de humedad aprovechable en dos muestrcos de suelos rojos lateríticos que soportan selvas de Terminalia amazonia, en la zona de Tuxtepec, Oax. Valores en % de humedad en relación a peso seco de suelo. (Barreto, 1966) (1)*

	P R O F U N D I D A D					(cm)
	0-25	25-50	50-100	100-150	150-200	Constante
MUESTRA I	26.8	39.9	32.6	39.9	32.8	C.C.
	22.9	11.3	24.8	20.9	18.2	P.M.P.
	3.9	28.6	11.7	19.0	14.6	I.H.A.
MUESTRA II	20.4	29.0	27.0	28.8	30.9	C.C.
	9.8	19.2	16.5	16.0	16.7	P.M.P.
	10.6	9.8	10.5	12.8	14.2	I.H.A.

*Metodología Aplicada en los Estudios Sinecológicos de las Agrupaciones Vegetales de las Zonas Cálido-Húmedas de México.*

La unión de los organismos, relacionados íntimamente a su medio físico o abiótico, con una influencia constante entre ellos mismos y produciendo un intercambio de materiales entre las partes vivientes y las no vivientes (22), constituye un ecosistema. La vegetación constituye el elemento de mayor importancia en los ecosistemas terrestres; esta importancia se basa en la dependencia en mayor o menor grado, pero siempre constante, de los animales sobre las plantas. Las zonas cálido-húmedas presentan los ecosistemas terrestres de biota más complicada de la Tierra, debido a la gran diversidad de *taxa* y a la cantidad de nichos ecológicos disponibles.

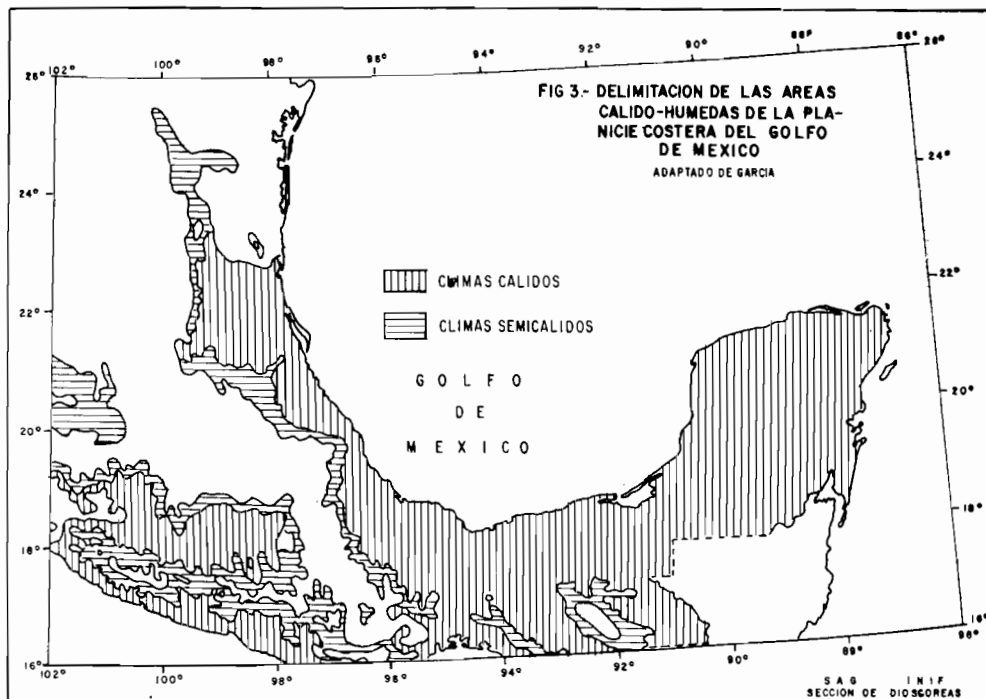


Reconociendo al ecosistema como unidad funcional básica, por el estado de nuestros conocimientos actuales, es necesario desmembrar dicha unidad hasta cierto grado para facilitar su estudio. De esta manera, las poblaciones animales y vegetales son estudiadas por separado y específicamente, pero estos estudios deben estar encuadrados siempre en el marco del ecosistema al que pertenecen.

El aspecto de mayor discrepancia entre los estudios de la vegetación, se encuentra en un nivel básico de la secuencia de una metodología: *la elección de unidades razonables de estudio*. Debido a la complejidad florística, la aparente falta de ordenamiento de los elementos florísticos y sus requerimientos ecológicos frecuentemente coincidentes, algunos autores consideran que no se pueden definir unidades de estudio similares en categoría a las asociaciones (29), mientras que otros piensan que la asociación vegetal es un hecho concreto (17), (3).

El método que se propuso para la investigación ecológica de las regiones cálido-húmedas de México (18) está basado en su parte sincológica principalmente en el método seguido por Veloso y Klein (31) y por Cain *et al* (4) en Brasil, en especial para el tipo de datos registrados y el análisis de los mismos. Sin embargo, en lo que respecta al aspecto del fundamento fisionómico de la vegetación, se apoya en el reconocimiento de "Tipos de Vegetación" (18), (19) y (20), como unidades fisionómicas dentro de las cuales se reconocen asociaciones con base en composición florística, extensión geográfica y similitud ecológica (14). El concepto de tipos de vegetación es bastante paralelo al de "formación" usado por Beard (2) y contiene los mismos principios fisionómicos sugeridos por Richards (25) y Richards, Tansley y Watt (26). Miranda y Hernández X. (20) definen al tipo de vegetación "fundamentalmente por su fisonomía, derivada a su vez de la forma de vida (biotipo) de sus especies dominantes". El concepto de asociación adoptado por Gómez Pompa *et al* (14) aunque igualmente susceptible de crítica como todos los conceptos propuestos hasta la fecha, complementa al de tipos de vegetación y permite establecer unidades que nos permitan estudiar el todo por medio de sus partes. Aquí, la asociación está caracterizada por una composición florística semejante, especialmente en su estrato dominante, ocupando una extensión geográfica con condiciones ecológicas similares.

Una vez definidas las unidades de estudio (tipo de vegetación y asociación) la secuencia metodológica consiste en los siguientes pasos: *a*) localización de las áreas de estudio; *b*) determinación de los tipos de vegetación y de las principales asociaciones; *c*) localización de las asociaciones secundarias; *d*) localización de los cuadros de muestreo; *e*) toma de datos y colecta de especímenes; y *f*) análisis de los datos obtenidos. Aunque esta metodología ha sido descrita en detalle con anterioridad (14) algunos de los pasos merecen ampliación para el propósito del análisis del método. En la determinación de los tipos de vegetación y de las principales asociaciones, juegan papel importante: 1) las experiencias florísticas previas en las zonas, si es que existen; 2) los recorridos extensivos preliminares recolectando ejemplares de las especies arbóreas más abundantes; 3) las observaciones de las variaciones edáficas y florísticas más notorias; 4) la identificación de especies relictas de asociaciones primarias que permitan definir la perturbación antropogénica y las asociaciones secundarias; y 5) la información de la po-



blación rural con antecedentes históricos de la vegetación. Con relación a los cuadros de muestreo, su superficie se determina por medio de curvas de área mínima, basado en la composición florística de las especies arbóreas (10 cm de circunferencia a la altura del pecho, o más). La superficie de los cuadros varía de 500 m<sup>2</sup> para las asociaciones secundarias jóvenes a 2,000 m<sup>2</sup> para las asociaciones secundarias viejas o las asociaciones primarias. Estos cuadros normalmente tienen forma rectangular y se subdividen en 10 ó 20 secciones.

Con relación a la toma de datos, además de las anotaciones generales del sitio de estudio, se registran los siguientes: en las plantas de asociaciones secundarias viejas y primarias con tallo de circunferencia mayor de 3.3 cm a la altura del pecho, diámetro promedio de la copa y altura de la planta. En las plantas de las asociaciones secundarias jóvenes se registra: el diámetro promedio de la copa y altura de las plantas aisladas, el diámetro promedio y altura de los manchones o agrupaciones cerradas de una especie. Cada planta es numerada progresivamente y se le asigna el nombre vulgar que proporciona un ayudante de campo, conocedor de la flora regional y se hacen ejemplares de herbario de todas las plantas. Posteriormente se identifican los materiales de herbario hasta donde sea posible quedando las incógnitas indicadas por su número de registro. Cabe señalar, que aunque gran parte de los ejemplares colectados carecen de flor o fruto, se ha logrado un alto porcentaje de identificaciones debido a la pericia del personal técnico. Todas las plantas o agregaciones de ellas a las que se les tomaron los datos sociológicos anteriores, son localizadas y registradas en un croquis a escala. Fi-

nalmente se registran las características fisionómicas más sobresalientes de la vegetación y la descripción del suelo correspondiente.

### Resultados

El Cuadro 3 indica la forma en que quedan conjugados los datos cuantitativos del muestreo. Numerosos estudios llevados a cabo por este método en las zonas cálido-húmedas de México han sido presentados en los informes de la Comisión para el Estudio Ecológico de las Dioscóreas, INIF, SAG, (1960-66), en publicaciones (14), (13), y en tesis profesionales (6), (16), (23), (28).

El Cuadro 4 indica la relación de los sitios de muestreo de las diferentes áreas y la edad en años de los mismos, con referencia a las selvas de *Terminalia amazonia* aquí estudiadas.

*Descripción fisionómica general.* La selva alta perennifolia representa el tipo de vegetación más desarrollado, exuberante y rico en especies de todos los tipos de

### C U A D R O 3

Unidad de área 10,000 m<sup>2</sup>

Cuadro estudiado por la Comisión en la región de Coatzacoalcos, Ver.

Orden de dominancia según el área basal	Planta	No. de plantas	Frecuencia %	Altura máxima (m)	Altura promedio (m)	Área basal (cm <sup>2</sup> )	Cober-tura (m <sup>2</sup> )
1o.	<i>Dialium guianense</i> (Paque)	45	30	30	25.5	124863.0	7902.50
2o.	<i>Terminalia amazonia</i> (Suchi amarillo)	15	15	35	28.4	111911.0	3392.80
3o.	<i>Tapirira mexicana</i> (Caobilla)	15	15	25	25.0	32713.0	2136.20
4o.	<i>Pouteria</i> (Palo calabaza)	10	10	25	15.5	10617.0	1040.60
5o.	<i>Gucraea chichon</i> (Palo de bejuco)	40	25	20	8.3	8702.5	1428.30
6o.	<i>Sapindaceae</i> ? (Mierda de niño)	10	10	25	25.0	6360.0	1258.10
7o.	<i>Dendropanax arboreus</i> (Carne de pescado)	25	25	15	9.4	6170.5	916.25
8o.	<i>Cupania</i> sp. (Palo colorado)	15	15	15	13.3	5140.0	646.95
9o.	<i>Clusia</i> sp. ? (Ciempiés)	5	5	25	25.0	3589.0	565.45
10o.	<i>Cupania dentata</i> (Tres lomos) Otras especies (18)	20	15	15	10.5	2789.5	467.20
Totales		200				312855.5	19784.35

vegetación en México. Los árboles del estrato superior poseen una altura mayor de 30 m, alcanzando con frecuencia hasta 65 ó 75 m (*Guatteria anomala*, *Licania platypus*, *Swietenia macrophylla*, *Terminalia amazonia*, *Ulmus mexicana*). En promedio, los diámetros de los troncos son del orden de 30 a 60 cm, pero con frecuencia se presentan individuos con diámetros hasta de 2 ó 3 m a la altura del pecho (*G. anomala*, *S. macrophylla*, *T. amazonia*). Son frecuentes los contrafuertes, bien desarrollados y anchos. Casi la totalidad de los individuos arbóreos presentan fustes largos y limpios con copas del estrato superior con tendencia a ser redondeadas o ampliamente piramidales. En esta selva se presentan generalmente tres estratos arbóreos relativamente bien definidos: el inferior entre 5 y 12 m; el medio de 13 y 19 ó 24 m; el superior de 20 ó 25 a 40 m. Los árboles emergentes más comunes son *G. anomala*, *S. macrophylla* y *T. amazonia*.

La mayoría de los árboles presentan cortezas lisas y de colores claros. Son poco frecuentes los árboles espinosos. Las hojas de las especies del estrato superior son en su mayoría mesófilas, aunque algunas tienen folíolos micrófilos. Por lo general las flores de los árboles del estrato superior son inconspicuas, pequeñas y agrupadas en inflorescencias cortas de color verdoso siendo algunas excepciones: *Bernoullia flammea*, *Talauma mexicana* y *Vochysia hondurensis*. Abundan en el estrato inferior las plantas herbáceas umbrófilas, de las cuales varias especies de palmas con hojas pinnatífidas son muy abundantes. Bejucos, lianas y epífitas son formas de vida típicas de esta selva.

Los componentes más importantes son:

1. En la zona más occidental de distribución (Córdoba-El Palmar, Ver., a Tuxtepec-Ojiltlán, Oax.): *Terminalia amazonia*, *Vochysia hondurensis*, *Andira galeottiana*, *Sweetia panamensis*;

2. Cuenca baja del río Papaloapan, pasando a un lado del Macizo de los Tuxtlas hasta la zona de Acayucan y Coatzacoalcos: *T. amazonia*, *V. hondurensis*, *Dialium guianense* y *Calophyllum brasiliense*;

3. Hacia las montañas del norte de Chiapas y la parte sur de Tabasco: *T. amazonia*, *D. guianense*, *C. brasiliense* y *V. hondurensis*, apareciendo *Guatteria anomala*, *Talauma mexicana*, *Aspidosperma megalocarpon*, *Brosimum alicastrum*, *Lucuma campechiana*, *Licania platypus*, *Swietenia macrophylla*, *Manilkara zapota* y *Pithecellobium leucocalyx*;

4. En los cerros calizos de fuerte pendiente (entre Pichucalco, Chis. y Teapa Tab.): *B. alicastrum*, *D. guianense*, *Bursera simaruba*, *Vatairea lundellii*, *Manilkara zapotilla* y *Zanthoxylum* sp.;

5. Región de los Tuxtlas, *Bernoullia flammea*, *Talauma mexicana*, *Pithecellobium arboreum*, *Mirandaceltis monoica*, *Phoebe mexicana* y *Sloanea* sp.

*Número de especies con individuos de 3.3 cm d.a.p. y más.*

En el Cuadro 4 se incluyen los valores de número de especies representados por individuos arbóreos en el área original de muestreo. Estos valores varían fuertemente, en forma independiente del tamaño del área muestreada, ascendiendo

## CUADRO 4

*Relación de sitios estudiados y su ubicación regional, edad de los mismos, área muestreada y número de especies arbóreas registradas.*

Región y número de sitio	Edad años	Cuadro M <sup>2</sup>	Número de especies (3.3 cm d.a.p. o más) anotadas
Tuxtepec-Tamazcal, Oax.			
3	15	1000	22
17	4	1000	33
Acayucan, Ver.			
27 A	20—25	2000	20
35 A	30	2000	36
37 A	40	2000	25
36 A	15—20	1000	57
Coatzacoalcos, Ver.			
41 A	10	1000	25
40 A	20	1000	41
38 A	250"	2000	27
39 A	250"	2000	36
43 A	250"	2000	33
Huimanguillo, Tab.			
47 A	250"	2000	27

"—Edad supuesta de etapas sucesionales avanzadas.

y descendiendo con tendencia a estabilizarse hacia las fases sucesionales más avanzadas. Esto sugiere una secuencia de diferentes etapas sucesionales en las que se llega a una máxima expresión florística y fisionómica, después de la cual se presenta una disminución indicadora del establecimiento de un nuevo contingente florístico, siendo la amplitud de las oscilaciones cada vez mayor en las fases más avanzadas.

Comparando los datos mexicanos con los obtenidos en selvas semejantes en otras partes de América, podemos concluir que los números de especies arbóreas registrados por la Comisión de Dioscóreas, representan únicamente de un 25 a un 40% del total posible de especies arbóreas de las comunidades estudiadas.

*Densidad de individuos 3.3 cm d.a.p. o más*

El Cuadro 5 indica el número de individuos arbóreos (3.3 cm d.a.p. o más) por hectárea en diferentes asociaciones secundarias y estables de *T. amazonia*. El haber incluido a los individuos de 3.3 a 9.9 cm d.a.p., que por lo regular no se registran en este tipo de estudios, produjo un incremento en el número total de los individuos del orden de 20 a 40% del total de individuos registrados. La tendencia general a una disminución de individuos a medida que las asociaciones se vuelven más estables responde a una gran disminución de árboles de categorías diamétricas inferiores a los 20 cm, típicos de las fases secundarias jóvenes, tendencia ya notada por Sarukhán (27). La drástica disminución en las fases suce-

sionales de 25 a 40 años posiblemente se deba a que muchas de las especies secundarias pioneras llegan a su máximo desarrollo y desaparecen coincidiendo este período con un desarrollo aún incipiente de las especies de las etapas sucesionales más estables. Por lo que se refiere a los datos obtenidos en México, éstos coinciden bastante bien con los registros en asociaciones primarias de Guayana Británica (9) y en Uganda (10).

#### *Áreas basales*

Al igual que en los datos de densidad (es decir, individuos por área) se vuelve a presentar una disminución en el valor de área basal alrededor de los 60 años (Cuadro 5). Haciendo una comparación aproximada con datos obtenidos en otros países, se aprecia que los registrados en México concuerdan bastante bien con los casos de selvas en condiciones edáficas favorables.

### C U A D R O 5

*Relación de sitios estudiados, edad de los mismos, número de individuos de 3.3 cm d.a.p. o más por ha, área basal total por ha, de dichos individuos y porcentaje de cobertura de la vegetación del área muestreada.*

Número sitio	Edad	Número individuos 3.3 cm d.a.p. o más por ha	Área basal total por ha	% de cobertura del área muestreada
17	4	1950	587.40	99
41 A	10	3840	1804.21	167
3	15	2570	1454.47	182
40 A	20	2440	2560.49	253
27 A	20—25	380	1888.79	166
35 A	30	405	2925.36	181
37 A	40	615	4691.22	293
	60	1970	2764.94	299
	250"	395	3365.98	254
	250"	575	4842.12	113
	250"	1040	5133.61	506
	250"	780	7489.28	270

"— Edad supuesta de etapas sucesionales avanzadas.

#### *Cobertura*

Las medidas de cobertura obtenidas en el campo están sujetas a errores, a veces considerables, por la dificultad de observar las extensiones reales de la copa de cada árbol. El Cuadro 5 registra las coberturas totales representadas por individuos con d.a.p. igual o mayor de 3.3 cm. Los datos siguen una tendencia asintótica y como es de esperarse, el aumento más franco se presenta en las fases sucesionales jóvenes donde hay un reemplazo constante de árboles con copas cada

AGROCIENCIA

vez mayores. Se presenta una diferencia muy grande entre los valores de los estados sucesionales avanzados (250 años) probablemente debido a perturbación selectiva que no se refleja en la composición florística, pero sí en área basal y cobertura total. A partir del quinto año, los individuos de 3.3 cm d.a.p. o más, presentan una cobertura total igual a la del área muestreada. Este valor se eleva llegando a máximos del orden de 500% (cinco veces el área muestreada) como consecuencia de la definición de estratos en la comunidad vegetal.

### *Conclusiones*

La delimitación de los tipos de vegetación como unidad fisionómica, complementada por una unidad ecológica (la asociación), ha planteado la base firme para poder iniciar muestreos más representativos del potencial de producción de barbasco, de las diversas situaciones sinecológicas existentes en las zonas cálido-húmedas de México, de la determinación de existencias de otras especies, o para la planeación del uso de los recursos disponibles.

La vegetación actual de la Planicie Costera del Golfo está afectada en su estructura y composición: 1) por razones de tipo histórico entre los que destacan el efecto de las últimas glaciaciones y la ubicación del área de estudio en el extremo boreal de distribución de los elementos meridionales; 2) por la dominancia que ejerce la roca madre sobre las características del suelo; 3) por la variación topográfica y climática. Estos en conjunto, determinan una sencillez relativa en la definición de unidades fisionómicas y florísticas en relación a regiones semejantes mucho más antiguas y desarrolladas.

La metodología a usarse en estudios de las zonas tropicales debe ser objeto de cuidadosa investigación de las características de las poblaciones y de los objetivos perseguidos. Los estudios preliminares como los aquí analizados son de gran utilidad para proporcionar información de tipo general. En una fase siguiente, los métodos que emplea el análisis estadístico deben sustituir a los más descriptivos en función de un conocimiento más cabal del fenómeno biológico bajo estudio.

En los estudios de la estructura y la composición, debe prestarse mayor atención a la distribución espacial de las especies, tanto en sentido horizontal como vertical, así como de los mecanismos básicos que determinan los fenómenos de competencia y de dominancia. Merecen atención preponderante el efecto de las densidades de población, los ritmos de mortandad y de germinación, y la dinámica de la formación de materia seca por las diferentes especies.

Se sugieren como más importantes para determinar la capacidad competitiva de las especies, las características de número, de distribución y de masa de las especies. El uso de índices que estimen y conjuguen las características anteriores puede ser útil en el principio de los estudios de competencia.

El estudio de la dinámica sucesional de la vegetación es un arma especialmente útil para el entendimiento de las condiciones de vegetación primaria. Hay urgencia de desarrollar métodos cuantitativos más exactos para el análisis de la distribución de las poblaciones y de la representación de individuos en las dife-

rentes clases diamétricas a través del proceso sucesional. Asimismo deben obtenerse datos que permitan una comparación florística mucho más completa entre las diferentes fases sucesionales.

#### Bibliografía

1. BARRETO VARGAS, F. Estudio de nueve perfiles de suelo en la región de Tuxtepec, Oax. (inédito). Tesis profesional. Chapingo, Méx. Escuela Nacional de Agricultura. 1966.
2. BEARD, J. S. "Climax vegetation in Tropical America", *Ecol.* (25): 127-158, 1944.
3. BHARUCHA, F. R. Methods for the study of tropical vegetation, in study of tropical vegetation. Proceedings of the Kandy Symposium, Ceylan, 1956. Paris. UNESCO. pp. 89-90. 1958
4. CAIN, S. A., J. M. PIRES Y N. T. DA SILVA. "Application of some phytosociological techniques to brazilian rain forest". *Am. Jour. Bot.* (43): 911-941. 1956.
5. CAJUSTE, L. Estudio pedogenético del Campo Experimental de Hule "El Palmar", Veracruz (inédito). Tesis M. C. Chapingo, Méx. Colegio de Post-Graduados, Escuela Nacional de Agricultura. pp. 102. 1964.
6. CHAVELAS PÓLITO, J. Estudio florístico-sincológico del Campo Experimental Forestal "El Tormento", Escárcega, Campeche (inédito). Tesis profesional. México, D. F. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 1969.
7. COMISIÓN PARA EL ESTUDIO ECOLÓGICO DE DIOSCÓREA. Informes anuales de la Comisión de estudios sobre la ecología de Dioscóreas. México, D. F. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, S.A.G. 1960-1966.
8. CUANALO DE LA CERDA, H. Los grandes grupos de suelos de la región de Tuxtepec, Oax. (inédito). Tesis M.C. Chapingo, Méx. Colegio de Post-Graduados, Escuela Nacional de Agricultura, 1965.
9. DAVIS T. A. W. Y P. W. RICHARDS. "The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana; an ecological study of a limited area of Tropical Rain Forest". *Jour. Ecol.* Part I. (21): 350-384. 1933.
10. EGGELING, W. S. "Observations on the ecology of the Budong rainforest, Uganda". *Jour. Ecol.* (34): 20-87. 1947.
11. GARCÍA, E. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). México, D. F. pp. 71. 1964.
12. GARCÍA, E. (inédito). Climas de la zona cálido-húmeda de México. Mecanografiado.
13. GÓMEZ POMPA, A. Estudios botánicos en la región de Misantla, Veracruz. México, D. F. Publ. Inst. Mex. Rec. Nat. Renov. pp. 173. 1966.
14. GÓMEZ POMPA, A., J. VÁZQUEZ SOTO Y J. SARUKHÁN K. Estudios ecológicos en las zonas cálido-húmedas de México. En: Contribución al estudio fitoecológico de las zonas cálido-húmedas de México. México, D. F. Inst. Nacl. Inv. For. Publ. Esp. (3): 1-36. 1964.
15. KÖPPEN, W. Climatología. Trad. P. R. Hendrichs. México, D. F. Fondo de Cultura Económica. 1948.
16. LEÓN CÁZARES, J. M. Plano de vegetación del sureste del Estado de Veracruz (inédito). Tesis profesional. México, D. F. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. pp. 40. 1963.
17. MANGENOT, G. Les recherches sur la végétation dans les régions tropicaux humides de l'Afrique occidentale, en: Study of Tropical Vegetation, Proceedings of the Kandy Symposium, Ceylan 1956. Paris, UNESCO. pp. 115-124. 1958.
18. MIRANDA, F. La vegetación de Chiapas. Chiapas, Méx. Ed. del Gobierno de Chiapas, México. Tomo I. 1952.
19. MIRANDA, F., A. GÓMEZ POMPA Y E. HERNÁNDEZ X. Un método para la investigación ecológica de regiones tropicales (inédito). II Congreso Mexicano de Botánica. México, D. F. 1960.
20. MIRANDA, F. Y HERNÁNDEZ, X. E. "Los tipos de vegetación de México y su clasificación". *Bol. Soc. Bot. Méx.* (28): 29-179. 1963.
21. MOSIÑO ALEMÁN, P. Y GARCÍA, E. Evaluación de la sequía intraestival de la República Mexicana. Sobretiro Rama de Botánica. Chapingo, Méx. Colegio de Post-Graduados, Escuela Nacional de Agricultura. (6): 35-60, 1968.



22. ODUM, E. P. *Fundamentals of Ecology* (2 nd. ed.) W. B. Sanders, Philadelphia, Penn. 546 pp. 1959.
23. PÉREZ JIMÉNEZ, L. A. La vegetación de la región de Pichucalco, Chiapas (inédito). Tesis profesional. México, D. F. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. 1967.
24. RAMOS SÁNCHEZ, A. Medio físico de la región con clima A de Köppen en el oriente de México y su relación con los cultivos tropicales (inédito). Tesis M.C. Chapingo, Méx. Colegio de Post-Graduados. Escuela Nacional de Agricultura.
25. RICHARDS, P. W. "Ecological observations on the rain forest of Mount Dulit, Sarawak". *Jour. Ecol.* (24): 1-37. 1936.
26. RICHARDS, P. W., TANSLEY, A. G. Y WATT, A. S. "The recording of structure, life-form and flora of tropical forest communities as a basis for their classification". *Jour. Ecol.* (28): 228-239. 1940.
27. SARUKHÁN KERMEZ, J. Estudio sucesional de un área talada en Tuxtepec, Oax., en: Contribución al estudio fitoecológico de las zonas cálido-húmedas de México. México, D. F. Inst. Nacl. Inv. For. Publ. Esp. (3): 65-175, 1964.
28. SOUSA SÁNCHEZ, M. La vegetación secundaria en la zona de Tuxtepec, Oax., en: Contribuciones al estudio fitoecológico de las zonas cálido húmedas de México. México, D. F. Inst. Nacl. Inv. For. Publ. Esp. (3): 90-104, 1964.
29. STEENIS, C. G., C. J. VAN. Basic principles of rain forest sociology, in: Study of Tropical Vegetation. Proceedings Kandy Symposium, Ceylán 1956. París, UNESCO, pp. 159-163, 1958.
30. TAMAYO, J. L. Geografía general de México. México, D. F. Inst. Mex. Inv. Econ. 1962.
31. VELOSO, H. P. Y R. M. YLEIN. As comunidades essociacoes vegetais de mata pluvial do sul do Brasil. I. As comunidades do Município de Brusque, Est. Santa Catarina. *Sellowia* (8): 81-235, 1957.