

## Capítulo 10. Bosque tropical perennifolio

Este es el tipo de vegetación más exuberante de todos los que existen en la Tierra, pues corresponde al clima en el cual ni la falta de agua ni la de calor constituyen factores limitantes del desarrollo de las plantas a lo largo de todo el año. Es la más rica y compleja de todas las comunidades vegetales. Su distribución geográfica está prácticamente restringida a las zonas intertropicales del Nuevo y del Antiguo Mundo y México marca el extremo boreal de su área en América continental.

Una importante fuente de información acerca de lo que se conoce sobre esta formación a nivel mundial es la obra de Richards (1952), aunque el mencionado autor casi no incluye datos relativos a Norteamérica. En cuanto a México, existen buenas descripciones del bosque tropical perennifolio presentadas por Miranda (1952, I: 46-87) y por Sarukhán (1968a; 1968b: 5-17). Este último autor incluye gran número de datos provenientes de diversos estudios efectuados en fechas recientes, entre ellos muchos trabajos realizados por el personal de la Comisión de Estudios sobre la Ecología de Dioscóreas del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales.

Ante la complejidad del conjunto de asociaciones vegetales que integran el bosque tropical perennifolio, diversos investigadores nacionales y extranjeros han propuesto subdivisiones del mismo, basadas principalmente en el grado de exuberancia y en la proporción de plantas de hoja decidua. En congruencia, sin embargo, con los lineamientos señalados en la (página 163) y, coincidiendo también con el punto de vista de Richards (1952: 319), se aplica en esta síntesis un criterio amplio para delimitar este tipo de vegetación, quedando incluidos tanto el "tropical rain forest" como el "tropical evergreen forest" de Leopold (1950), al igual que la "selva alta perennifolia" y la "selva alta o mediana subperennifolia" de Miranda y Hernández X. (1963: 38) y de otros autores, así como la "forêt tropicale moyenne subsempervirente" de Puig (1974: 128) y el "tropical rain forest", el "lower montane rain forest" y probablemente una parte del "evergreen and semi-evergreen seasonal forest" de Breedlove (1973). Con tal proceder, además de la facies perennifolia más típica, se subordina aquí una serie de comunidades que sin ser bosques totalmente siempre verdes, se les asemejan de manera estrecha en sus características generales.

Con esta concepción, el bosque tropical perennifolio ocupa (o más bien ocupaba hasta hace un siglo) una amplia y casi continua extensión en el este y sureste del país, desde la región de Tamazunchale y Ozuluama (sureste de San Luis Potosí y norte de Veracruz), a lo largo del estado de Veracruz y algunas regiones limítrofes de Hidalgo, Puebla y Oaxaca, hasta el norte y noreste de Chiapas y las porciones de Tabasco cuyo drenaje permitía la existencia de una vegetación boscosa, abarcando, asimismo, la mayor parte del territorio de Campeche y de Quintana Roo. Además, se le encuentra sobre una larga y angosta franja en la vertiente pacífica de la Sierra Madre de Chiapas, que está aislada por el lado oeste del Istmo de Tehuantepec, pero que se continúa hacia Centroamérica. Sarukhán (1968b: 15, 17) hace referencia también a un manchón de este tipo de vegetación en la Sierra Madre del Sur de Oaxaca. Según cálculos de Leopold (1950: 509),

el área total cubierta por este bosque sumaría alrededor de 12.8% de la superficie de la República, pero este número debe ser un poco menor; quizá 11 % sería una aproximación más correcta. De tal área, en la actualidad sólo la décima parte ostenta tal vez una vegetación boscosa que por sus características florísticas se asemeje al clímax, pues el resto está ocupado por zonas agrícolas, pastizales artificiales y diferentes comunidades secundarias. Las zonas en que mejor se preserva aún esta formación corresponden a algunas porciones de la Península de Yucatán, a la "selva lacandona" del noreste de Chiapas y a la "selva del ocote" en la región limítrofe de Chiapas, Oaxaca y Veracruz.

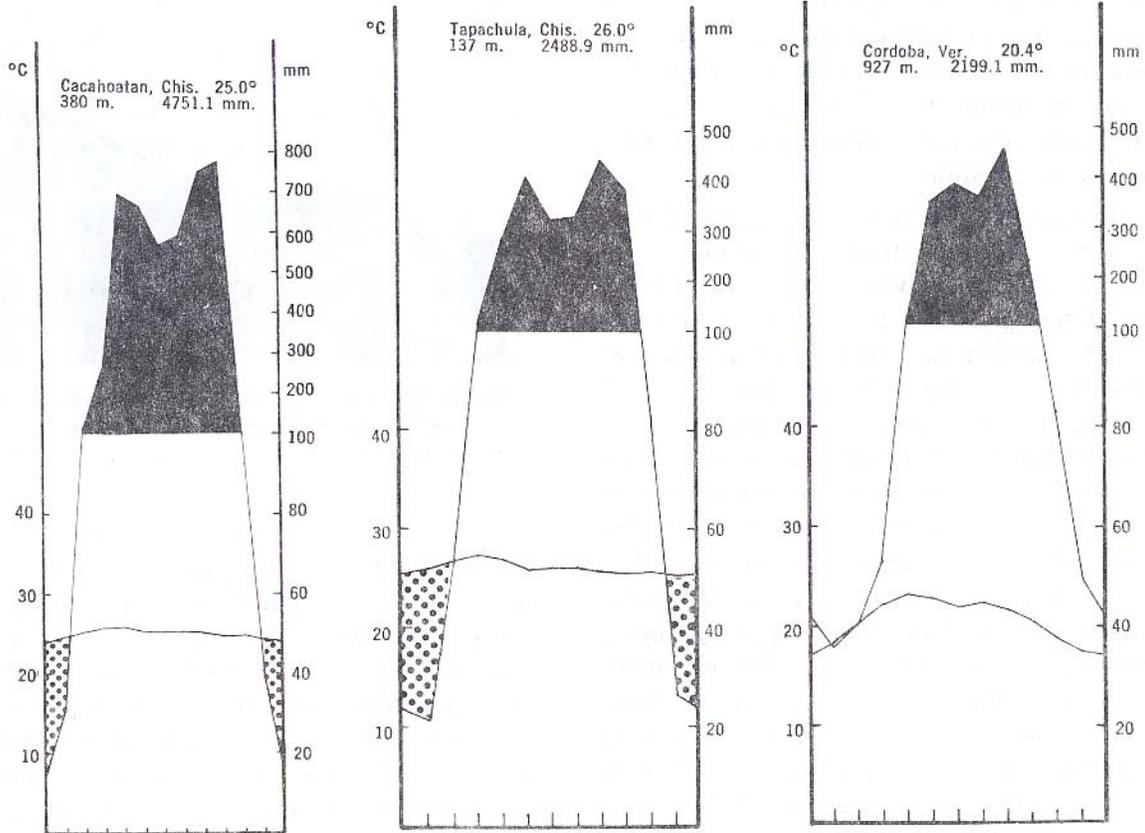
El bosque tropical perennifolio se desarrolla comúnmente en México en altitudes entre 0 y 1 000 m, aunque en algunas partes de Chiapas asciende hasta 1 500 msnm. En San Luis Potosí, hacia el extremo boreal de su área de distribución, el límite altitudinal superior es de aproximadamente 600 m.

Con frecuencia este límite coincide más o menos exactamente con la isoterma de 0° C de temperatura mínima extrema, misma que constituye uno de los factores fundamentales que determinan la distribución geográfica de este bosque. La temperatura media anual no es inferior a 20° C, pero rara vez supera 26° C; la diferencia entre las medias del mes más frío y el más caliente del año no pasa de 11° C y, a menudo, es menor de 6° C; las oscilaciones diurnas de la temperatura son del orden de 8 a 12° C en promedio. La precipitación media anual es frecuentemente de 1 500 a 3 000 mm y en algunas zonas sobrepasa 4 000 mm. Hacia el noreste de la Península de Yucatán, sin embargo, los límites de este tipo de vegetación coinciden con las isoyetas de 1 100 y 1 200 mm. El número de meses secos por lo general es menor de tres por año, pero en las regiones limítrofes puede ser de cuatro o cinco, sobre todo en la mencionada área peninsular (Figs. 180, 181, 182).

De acuerdo con la clasificación de Koeppen (1948), los climas correspondientes son del tipo Am para la mayor parte de su área de distribución, Af para las porciones más húmedas, Cw para las más frescas y Aw para las más secas.

La presencia del bosque tropical perennifolio en partes de la Península de Yucatán donde prevalece el clima de tipo Aw constituye un hecho excepcional que no se entiende claramente. Miranda (1958: 226) piensa que la proporción relativamente alta (16 a 27%) de la precipitación que se recibe durante la mitad más seca del año en esta región, podría ser en parte responsable de esta situación. Es posible asimismo que la relativamente alta humedad atmosférica constituye otro factor compensador, al igual que la regularidad y escasa variabilidad de la precipitación de año a año (véase también capítulo 8, página 159). Cuanalo (1964: 28) sugiere, además, la posibilidad de que el rocío y la roca madre caliza pueden suministrar agua al suelo en épocas de sequía.

Aunque más frecuentemente ligados con calizas que con cualquier otro tipo de roca, en México los bosques tropicales perennifolios no parecen tener notables preferencias por un substrato geológico determinado. A menudo, se les observa sobre terrenos kársticos, de drenaje muy rápido y suelos someros. Toleran cierta frecuencia de anegamiento y también prosperan sobre laderas muy pendientes, pero presentan, en general, mejor desarrollo en terrenos planos o ligeramente ondulados con suelos aluviales profundos y bien drenados.



**Figura 180.** Diagrama ombrotérmico de Cacahoatan, Chiapas.

**Figura 181.** Diagrama ombrotérmico de Tapachula, Chiapas.

**Figura 182.** Diagrama ombrotérmico de Córdoba, Veracruz.

Los suelos, de ordinario, son ricos en materia orgánica en los horizontes superiores, presentan colores oscuros o rojizos y, por lo común, buen contenido de arcilla, pH ácido o más frecuentemente cercano a la neutralidad, sobre todo en substratos de caliza, marga o lutita calcárea. Se ha sugerido (Sarukhán, 1968a: 39) que los suelos de las zonas calientes de México son por lo común poco maduros, muestran muchas correlaciones con la roca madre y, por consiguiente, ejercen un papel de primera importancia en el determinismo y la distribución de las comunidades vegetales. Infortunadamente muy poco se sabe aún acerca de la pedogénesis y de los factores edáficos de significación ecológica en las regiones intertropicales. Desde el punto de vista de su clasificación el grupo laterítico y las rendzinas son las categorías que se citan con mayor frecuencia para la zona y el bosque en cuestión.

En cuanto a las afinidades geográficas de su flora, el bosque tropical perennifolio de México manifiesta vínculos muy estrechos con el sur, pues casi todos sus componentes existen también en Centroamérica y muchos extienden sus áreas de distribución hacia América del Sur. Estos últimos elementos son particularmente abundantes en la vegetación secundaria, pero también existen en las comunidades clímax, como, por ejemplo *Dialium guianense* y *Terminalia amazonia*. Una buena proporción de esta flora se conoce también de las Antillas, aunque son pocos los casos de una distribución

exclusivamente mexicano-antillana. Las ligas con el norte son escasas y muchas veces nulas, pero es interesante señalar la presencia de *Quercus* en los bosques tropicales perennifolios de Chiapas (Miranda, 1952, I: 45), así como de *Salix*, *Populus*, *Platanus* y *Taxodium* en la vegetación riparia. Llama la atención la escasez en México de elementos endémicos en la flora de este tipo de vegetación (Miranda, 1952, I: 21-41; Rzedowski, 1962), lo que podría tal vez significar que el actual bosque tropical perennifolio es un invasor relativamente reciente de las áreas que ocupa en México (véase también Sarukhán, 1968a: 15-26).

El impacto de las actividades del hombre sobre el bosque tropical perennifolio ha sido intenso desde los tiempos prehispánicos en algunas partes del país y se ha ido acentuando, sobre todo en los años recientes, en función de la explosión demográfica, de la apertura de eficientes vías de comunicación, del saneamiento del ambiente y de otros factores.

Dadas las características climáticas favorables para la agricultura que puede llevarse a cabo ininterrumpidamente y sin necesidad de riego durante todo el año, las áreas ocupadas por este tipo de vegetación constituyen un atractivo fuerte para ser sometidas al cultivo. La dificultad estriba en que las propiedades del suelo a menudo no son las adecuadas para una agricultura perenne y la única que puede practicarse con algún éxito es la de cultivo intermitente que afecta la vegetación en forma extremadamente intensa.

Este sistema de agricultura seminómada, tan característico de muchas áreas del este y sureste de México, consiste en la secuencia de desmonte, incendio, siembra de maíz durante una o unas cuantas temporadas sucesivas y abandono por muchos años, al cabo de los cuales se repite el mismo proceso. El resultado de esta práctica es que una población humana relativamente pequeña afecta enormes extensiones de terreno de los cuales desaparece el bosque clímax original y el área se convierte en un mosaico formado por una serie de comunidades vegetales secundarias de tipo herbáceo, arbustivo y arbóreo (Fig. 183), con frecuencia llamadas en México "acahuales".



**Figura 183.** Paisaje de una región montañosa afectada por la agricultura seminómada, cerca de Tamazunchale, San Luis Potosí.

En la Península de Yucatán y en áreas contiguas de Chiapas es donde más arraigada se encuentra esta costumbre de aprovechar la tierra y es muy probable que date de la época de los imperios mayas que dominaban la región en los siglos IV a XV de nuestra

era. A este respecto es interesante mencionar que una de las teorías que trata de explicar la declinación del apogeo de los mayas aduce que el agotamiento de las tierras debido al sistema agrícola que practicaban pudo haber sido la causa de esta decadencia. Sea o no correcta tal suposición, parece ser que en la región mencionada la vegetación ha sufrido alteraciones muy intensas en esos tiempos históricos y algunos botánicos (por ejemplo Lundell, 1937: 10-11) piensan que la vegetación actual del área está aún afectada por estas modificaciones que ocurrieron hace siglos.

Otro tipo de uso de la tierra que en las últimas décadas ha estado cobrando mucho auge en las áreas del bosque tropical perennifolio es la transformación del terreno en un pastizal mantenido artificialmente. Para tal fin se acostumbra desmontar y quemar la vegetación existente y sembrar gramíneas adecuadas. El zacatal se mantiene indefinidamente incendiándolo en la época más seca del año y resembrando después de la quema, como lo ha demostrado la experiencia en la región de las Huastecas y en otros sitios del Estado de Veracruz. Con estos zacatales se logra mantener una ganadería bastante vigorosa a base de ganado vacuno para carne y en la actualidad existe la tendencia de ampliar tal aprovechamiento de la tierra a extensas zonas de Tabasco, Chiapas y partes de la Península de Yucatán (Fig. 36).

La agricultura intensiva en el área del bosque tropical perennifolio se concentra principalmente en suelos profundos de las vegas de los ríos y de otros terrenos aluviales. Ocupa importantes áreas, sobre todo, en el estado de Veracruz y las principales plantas cultivadas son la caña de azúcar, el maíz, los cítricos, el plátano, el mango y algunos otros frutales, cuya demanda ha aumentado grandemente en los últimos años. En las primeras décadas del siglo el plátano fue objeto de cultivo en escala muy amplia y se embarcaban grandes cantidades de su fruto destinadas para el extranjero, pero, debido a enfermedades fungosas, tuvieron que suspenderse sus plantaciones intensivas casi por completo y sólo en la actualidad se están reanudando en forma parcial. El cultivo del café ocupa también muchas extensiones, principalmente de terrenos cerriles, en altitudes generalmente superiores a 600 m.

La explotación forestal del bosque tropical perennifolio, en México, es de relativamente poca cuantía si se toma en cuenta el área que ocupa. Tal situación obedece al hecho de que son en realidad pocas las especies cuya madera preciosa tiene demanda comercial, sobre todo para construcción de muebles y, en la práctica, sólo dos se extraen en volúmenes considerables: la caoba (*Swietenia macrophylla*) y el cedro rojo (*Cedrela mexicana*). De acuerdo con las estadísticas forestales, en 1968 entre "madera en rollo" y "chapa y triplay" se explotaron en México 76 797 m<sup>3</sup> de caoba y 45 669 m<sup>3</sup> de cedro rojo, lo cual comparado con más de 4 millones de m<sup>3</sup> que constituye la producción total del país significa una proporción muy baja.

Las razones de este aprovechamiento tan insignificante de lo que a primera vista parecería una inmensa riqueza forestal estriban principalmente en la heterogeneidad de los bosques tropicales, en los cuales a menudo conviven numerosas especies arbóreas, de las cuales sólo dos, una o con frecuencia ninguna tiene las características comerciales requeridas por el mercado, pues las demás se consideran de calidad inferior, aunque en muchos casos ni siquiera se conocen bien las propiedades y posibles usos de su madera. Los costos de la explotación maderera del bosque tropical perennifolio resultan elevados si se comparan, por ejemplo, con la de los pinares, debido a lo aislado de los árboles útiles, a los bejucos que entrelazan a varios árboles entre sí y dificultan su caída, a las

condiciones desfavorables del clima para el hombre y a otros factores, que en conjunto hacen subir el precio de las maderas tropicales a niveles muy altos, lo cual a su vez reduce su demanda.

Sólo cabe esperar que mediante los adelantos en el manejo del bosque y a través de un mejor conocimiento de las características de la madera de un mayor número de especies podrá incrementarse en el futuro el aprovechamiento de esta enorme cantidad de materia prima que puede producirse en los climas calientes y húmedos de México.

El látex de *Manilkara zapota*, conocido también como "chicle", que constituye la base de la goma para mascar, es otro producto del bosque tropical perennifolio que se explota con cierta intensidad, aun cuando el volumen actual que se extrae es menor que el aprovechado en otras épocas. En 1972 se obtuvieron 1 859 toneladas de este látex (Anónimo, 1973a), y más de 80% de esta cantidad fue exportada a Estados Unidos de América.

Los rizomas de *Dioscorea composita* o "barbasco", otra planta característica del bosque tropical perennifolio de México (Fig. 184), contienen sustancias del grupo de las sapogeninas que aprovecha la industria químico-farmacéutica en la síntesis de hormonas esteroidales. En tal virtud se explotan en la actualidad grandes cantidades de esta especie en los estados de Veracruz, Oaxaca, Tabasco y Chiapas. De acuerdo con los datos proporcionados por las estadísticas forestales, en 1972 se industrializaron 11 550 toneladas de barbasco con un valor superior a 40 millones de pesos (Anónimo, 1973a), con lo cual, después de la madera, el barbasco ocupa por su importancia el segundo lugar entre los aprovechamientos forestales de México.



**Figura 184.** Fragmento de una planta de *Dioscorea composita* ("barbasco"), mostrando tallos, hojas y frutos.

Otro producto que se obtiene principalmente del mencionado tipo de vegetación son las hojas de la "palma camedor" (*Chamaedorea* spp.), que se emplean en arreglos y adornos florales. Las cantidades extraídas de esta planta son sorprendentemente grandes; así, en 1972 se registró un movimiento de más de 1 800 toneladas de hojas de camedor con un valor cercano a 3 millones de pesos (Anónimo, 1973a). El grueso de esta producción se exporta a Estados Unidos de América.

La madera de diferentes árboles del bosque tropical siempre verde se emplea localmente para fines diversos, como construcción de viviendas y muebles, para postes, bardas y durmientes de ferrocarril, así como para combustible, pero, en general, este aprovechamiento es insignificante si se le compara con todos los árboles que se talan y quemar en estas regiones con propósitos de desmonte.

El bosque tropical perennifolio es una comunidad biológica compleja, en la cual predominan árboles siempre verdes de más de 25 m de alto. Por lo común no todos los componentes son estrictamente perennifolios, pues algunos pierden sus hojas durante una corta temporada en la parte seca del año, que a menudo coincide con la época de floración del árbol. A pesar de ello y debido sobre todo a la falta de coincidencia del periodo de caída de las hojas entre las diferentes especies que la realizan, el bosque nunca pierde totalmente su verdor.

El número de especies que componen el estrato superior de este tipo de vegetación es por regla general grande y a menudo no es fácil determinar cual de los árboles es realmente el dominante. A este respecto puede notarse un significativo gradiente en el sentido norte-sur (comp. Toledo, 1969: 25-26), pues hacia el extremo de su área de distribución en el sureste de San Luis Potosí, el bosque tropical perennifolio está representado por una comunidad dominada casi siempre por una o dos especies de árboles y el número de componentes de los estratos superiores es relativamente reducido. Estos números aumentan de manera sensible al irse alejando del Trópico de Cáncer, al grado de que en Chiapas son por lo general varias las especies dominantes, y la cantidad total de especies de árboles que integran el bosque alcanza valores dos veces superiores a los que pueden encontrarse en San Luis Potosí. Un gradiente similar existe también a lo largo de la Península de Yucatán y de hecho el fenómeno no debe ser sino un segmento de una secuela más general que en el mismo sentido se manifiesta entre el ecuador y el trópico, con el máximo en el área del Amazonas, donde en muchas comunidades no hay especies dominantes y el número total de componentes arbóreos alcanza valores elevados.

Los árboles del bosque tropical perennifolio, sobre todo los correspondientes a los estratos superiores, tienen troncos rectos que no se ramifican en su mitad o en sus 2/3 inferiores (Fig. 79), con lo cual ofrecen serios problemas para obtener de ellos muestras adecuadas para herbario, para identificación o para otros fines. Las copas a menudo presentan formas piramidales achatadas o más o menos esféricas. En la base de los troncos es muy frecuente encontrar raíces tabulares (contrafuertes) bien desarrolladas (Fig. 80); en cambio, la presencia de árboles con raíces zancas, no es común en estas comunidades vegetales en México. Los diámetros más frecuentes de los troncos oscilan entre 40 y 80 cm, aunque no son raros los individuos con diámetros mayores de 1.5 m y aun de 2 m.

Las hojas de los árboles son en general de tamaño mediano a moderadamente grande, predominando la categoría de mesofilia de la clasificación de Raunkiaer (1934), a menudo son de textura coriácea; presentan en general coloración más bien oscura y poca o ninguna pubescencia, y muchas son brillantes en la haz. Los bordes son comunmente enteros y el ápice con frecuencia remata en un estrechamiento (acumen) brusco, dirigido hacia abajo, que aparentemente ayuda a la rápida eliminación del agua de la superficie de la hoja.

Las flores de las especies arborescentes son por lo general inconspicuas y de colores verdosos o blanquecinos. Aunque la mayoría de las especies tiene una fenología bien establecida, algunas pueden presentar individuos en floración en cualquier periodo del año.

Una de las características más llamativas del bosque tropical perennifolio es su abundancia en trepadoras leñosas, pertenecientes a diferentes familias de fanerógamas, que, a menudo, alcanzan tamaños tan grandes que su extenso follaje compite con los árboles de los estratos superiores del bosque. Sus tallos (Figs. 144, 145) aun cuando no muy gruesos, son en general resistentes y con frecuencia forman una densa e intrincada maraña que se extiende de un árbol a otro. Esta situación trae como consecuencia que a menudo un determinado árbol no deje caer su tronco al suelo aun después de muerto, pues los bejucos sostenidos en los árboles vecinos lo detienen firmemente. Por el contrario, cuando un individuo particularmente corpulento es derribado, este arrastra en su caída a varios o muchos menores con los cuales estaba entrelazado.

Desde el punto de vista del interés forestal, cabe señalar también el hecho de que muchos bejucos envuelven tan fuertemente el tronco del huésped sobre el que se apoyan, que le causan con el tiempo serias irregularidades en el desarrollo del tejido leñoso, lo cual repercute a su vez en la calidad de la madera.

Dentro del grupo de las epifitas destacan por una parte las herbáceas, entre las cuales predominan representantes de dos familias: Bromeliaceae y Orchidaceae, si se descuentan los líquenes crustáceos que a veces cubren casi por completo los troncos de los árboles. Dentro de las bromeliáceas se presentan algunas de tamaño extraordinario, como, por ejemplo, los representantes del género *Aechmea*, que asemejan magueyes (especies de *Agave*), creciendo en lo alto del bosque. Tales bromeliáceas almacenan agua en las axilas de sus hojas durante periodos largos y esta especie de cisternas ofrece habitat especial para una serie de organismos animales, que constituyen una biocenosis particular.

Algunas de las epifitas leñosas no son menos espectaculares, pues representan verdaderos árboles que crecen sobre árboles, pero el caso más llamativo es el de los llamados "estranguladores" o "matapalos" (casi siempre especies de *Ficus*), que inician su vida como epifitas, pero después enraízan y envuelven con sus tejidos al individuo sobre el que se originaron (Figs. 82, 159). A la postre, muere, con frecuencia, el último y el "matapalo" queda como dueño del lugar, pero una vez desaparecido el tronco del huésped inicial, queda un hueco que señala su anterior existencia.

Todos estos rasgos indican cuan complicada es la estructura interior del bosque tropical perennifolio y fue perfectamente acertada la impresión registrada por los primeros ecólogos que se enfrentaron a este tipo de vegetación, quienes señalaron que se trata en realidad de varios bosques superpuestos. En efecto, por lo común se presentan tres estratos arbóreos más o menos bien definidos, además de otros dos o tres arbustivos y herbáceos.

El estrato superior mide por lo general más de 30 m y con frecuencia se presentan individuos de más de 45 m de alto. Lo común es que no forme un techo cerrado, sino que consista de eminencias más o menos aisladas, aun cuando puede haber excepciones en comunidades en las que dominan una o pocas especies (Figs. 185, 186). Los otros dos estratos arbóreos ocupan los espacios correspondientes entre alturas de 5 y 20 m; sus

copas tienden a ser piramidales a verticalmente alargadas y sus hojas son en general de tintes más oscuros que los correspondientes al dosel superior.



**Figura 185.** Vista aérea del bosque tropical perennifolio, cerca de Chacalá, Chiapas. Fot. J. Chavelas.



**Figura 186.** Bosque tropical perennifolio de *Brosimum alicastrum* ("ojoche"), cerca de Chiltepec, Oaxaca.

En este bosque la enorme masa de ramas y hojas constituida por el conjunto de árboles (Figs. 187, 188) mantiene a nivel del suelo condiciones microclimáticas de una penumbra acentuada y de una constancia muy grande de temperatura y de humedad tanto durante el día como también del año. Son escasas las plantas que logran adaptarse a tales condiciones de penumbra. Aquí las más conspicuas son algunas palmeras (*Chamaedorea* spp.), helechos de hojas relativamente poco divididas y oscuras (*Adiantum*, *Tectaria*), así como algunas gramíneas de hojas anchas (*Lithachne*, *Olyra*), que en su conjunto no ocupan mucho espacio, de tal manera que casi todo el suelo queda al descubierto y en general no es nada difícil para un hombre desplazarse libremente en el bosque. Lo anterior, desde luego, sólo es cierto en sitios en que esta comunidad se encuentra en condiciones nada o poco alteradas, pues, en general, la vegetación secundaria deja pasar mucho más luz al nivel del suelo, mismo que se cubre con un gran número de plantas herbáceas y arbustivas que hacen difícil y penosa la travesía.



**Figura 187.** Interior del bosque tropical perennifolio, cerca de Sontecomapan, Veracruz.



**Figura 188.** Interior del bosque tropical perennifolio, cerca de Sontecomapan, Veracruz.

En lo que respecta a la composición florística, cabe hacer la observación que el bosque tropical perennifolio en general y sobre todo en altitudes bajas no es muy rico en pteridofitas y briofitas. De este último grupo cabe citar (Delgadillo, com. pers.) los siguientes géneros de musgos: *Callicostela*, *Calymperes*, *Homalia*, *Meteoriopsis*, *Orthostichopsis*, *Philonotis*, *Pilotrichum*, *Pireella*, *Syrrhopodon*. En cuanto a hongos macroscópicos, la siguiente lista (Guzmán, com. pers.) incluye algunos géneros propios de los tipos de vegetación de clima caliente de México, aunque es preciso notar que este grupo de plantas tampoco está en realidad bien representado: *Favolus*, *Polyporus*, *Hexagona*, *Daedalea*, *Volvariella*, *Panus*, *Schizophyllum*, *Pleurotus*, *Daldinea*, *Oudemansiella*, *Hemimycena*, *Marasmius*, *Cotylidia*, *Fomes*, *Anellaria*, *Phillipsia*, *Psatyrella*, *Ganoderma*, *Phylacia*, *Xylaria*, *Cookeia*, *Clathrus*, *Cymatoderma*, *Dictyophora*, *Auricularia*, *Lenzites*, *Trogia*, *Stemonitis*, *Pogonomyces*, *Picnoporus*, *Lepiota*, *Gymnopilus*, *Hydnopolyporus*, *Pluteus*, *Amauroderma*.

Entre los mencionados pueden distinguirse tanto hongos lignícolas como húmícolos. La escasez de hongos conocidos como formadores de ectomicorrizas indica que este tipo de asociación no es frecuente entre los miembros del bosque tropical perennifolio (comp. Singer y Morello, 1960), en el cual predominan las endomicorrizas de tipo vesículo-arbuscular.

Las coníferas son muy raras en este tipo de vegetación y realmente la biomasa está dada por las dicotiledóneas, representadas por muy numerosas familias. De estas últimas es interesante notar que las Compositae, grupo más vasto de las fanerógamas, con frecuencia faltan por completo en el bosque tropical perennifolio clímax, o bien están en muy escasa proporción (Rzedowski, 1972b). Una situación similar, aunque menos acentuada, existe en el caso de la familia Gramineae, que tiene relativamente pocas especies esciófilas adaptadas a este tipo de vegetación. Grupos casi siempre bien representados son: Rubiaceae, Orchidaceae y Leguminosae.

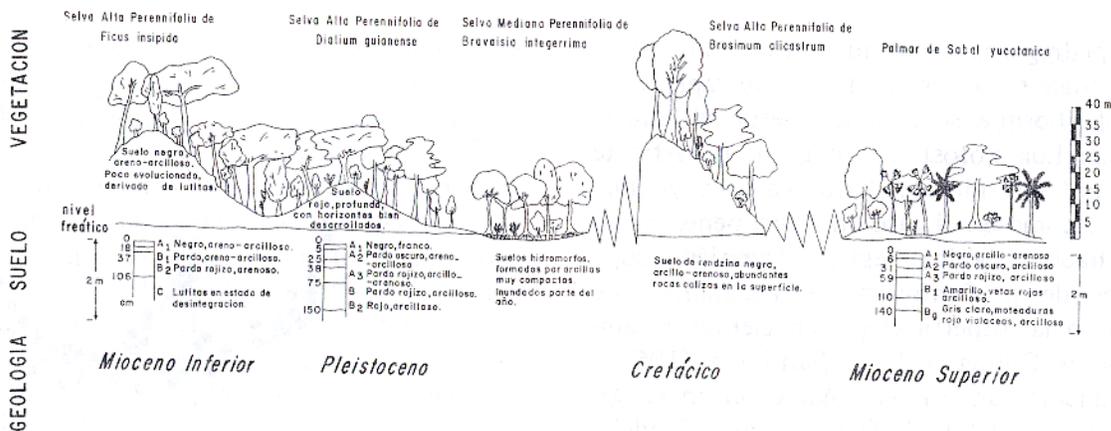
El bosque tropical perennifolio presenta en México un gran número de comunidades diferentes, algunas de las cuales ya han sido bastante bien reconocidas; de muchas otras sólo hay breve mención en la literatura, y otras más quedan aún por descubrir. En los párrafos que siguen se tratará de resumir la información disponible a este respecto.

Quizá una de las comunidades más extendidas en la vertiente del Golfo de México es la que denomina Sarukhán (1968a) "Selva de *Terminalia amazonia*" o "sombreretal", siendo la mencionada especie la más representativa por su constancia, aun cuando a menudo no es dominante o ni siquiera abundante. Este bosque fue primeramente reconocido y descrito del norte de Chiapas por Miranda (1952, I: 61-65) y su área de distribución se extiende desde la región de Córdoba, en Veracruz (Chiang, 1970) hasta la "selva lacandona" en los límites de Guatemala, aun cuando la vegetación inmediata del lado guatemalteco seguramente no es distinta y el mismo tipo de bosque se extiende a algunas regiones de Centroamérica.

Aunque en el norte de Oaxaca la "selva de *Terminalia*" se puede observar cubriendo laderas de pendiente pronunciada, ésta se desarrolla típicamente sobre suelos profundos, de buen drenaje y por consiguiente ha sido destruida en la mayor parte de su extensión, de tal manera que en muchos sitios sólo se reconoce su existencia a través de vestigios de sus componentes. Sin embargo, en el norte, noroeste y noreste de Chiapas existen aún ciertas áreas representativas de este bosque.

De hecho, se deduce de las descripciones y discusiones de Sarukhán (op. cit.) que, más que de una asociación, se trata de una serie de asociaciones semejantes las unas a las otras, tanto florística, como ecológica y fisonómicamente. La composición del bosque varía en las diferentes zonas de su área de distribución y así, por ejemplo, en la región de Córdoba y en la parte baja de la Cuenca del Papaloapan, además de *Terminalia*, también *Vochysia hondurensis*, *Andira galeottiana* y *Sweetia panamensis* son los árboles prevalecientes y a menudo dominan individualmente sobre amplias extensiones. En la región del Istmo de Tehuantepec a *Terminalia* y *Vochysia* se les unen *Dialium guianense* y *Calophyllum brasiliense* como especies dominantes o codominantes y *Dialium* con frecuencia es el árbol de mayor abundancia.

En el norte de Chiapas es donde esta comunidad se halla mejor desarrollada y es donde interviene un mayor número de especies en su composición (Fig. 189). Además de las últimas cuatro, se mencionan las siguientes plantas para el estrato arbóreo superior: *Guatteria anomala*, *Talauma mexicana*, *Chaetoptelea mexicana*, *Aspidosperma megalocarpon*, *Brosimum alicastrum*, *Pouteria campechiana*, *Licania platypus*, *Swietenia macrophylla*, *Manilkara zapota*, *Pithecellobium leucocalyx*, *Poulsenia armata*, *Alchornea latifolia*, *Dendropanax arboreus*, *Sterculia mexicana*, *Ficus* spp., siendo los más constantes *Terminalia*, *Manilkara*, *Guatteria*, *Dialium* y *Swietenia*.



**Figura 189.** Diagrama de la vegetación de la región de Pichucalco, Chiapas, según Pérez y Sarukhán (1970). Reproducido con autorización.

Hacia las planicies del suroeste de Campeche se citan como importantes, además de las anteriores: *Erblichia xylocarpa*, *Nectandra rubifolia*, *Pera barbellata* y *Tabebuia guayacan*.

De la "selva lacandona" del este de Chiapas, Miranda (1961) refiere la existencia de extensos bosques con dominancia frecuente de *Dialium*, de 40 a 60 m de alto, pero también muchas veces con abundancia y preponderancia de *Guatteria anomala*, *Alchornea latifolia*, *Swietenia macrophylla*, *Pouteria sapota*, *Poulsenia armata*, *Pterocarpus reticulatus*, *Vatairea lundellii*, *Ficus* spp., *Drypetes brownii*, *Ampelocera hottlei*, *Pithecellobium arboreum*, *Quararibea funebris*, *Manilkara zapota*, *Guarea*

*excelsa*, *Cynometra retusa*, *Sebastiania laticuspis*, *Celtis monoica*, *Erblichia xylocarpa*, *Licania platypus* y a veces también de *Terminalia amazonia*.

Otra comunidad vegetal muy extendida en México dentro del conjunto del bosque tropical perennifolio es la dominada por *Brosimum alicastrum*, denominada a veces "ojital", "mojual" o "ramonal". A semejanza de la "selva de *Terminalia*" también en este caso se trata aparentemente de varias asociaciones más o menos similares en sus exigencias ecológicas y en su composición florística. Entre paréntesis, es muy importante señalar que el dominante común, *Brosimum alicastrum*, es un árbol de amplia tolerancia ecológica, pues, además del tipo de vegetación que se discute, se le encuentra formando parte del bosque tropical subcaducifolio y en algunas regiones se desarrolla también en sitios protegidos dentro del ambiente del bosque tropical caducifolio y aun dentro del mismo bosque espinoso (Fig. 190).



**Figura 190.** Distribución geográfica conocida de *Brosimum alicastrum* ("ojite") en México.

El bosque tropical perennifolio de *Brosimum* prospera preferentemente sobre laderas calizas, a veces muy inclinadas, aunque no está restringido a este tipo de substrato geológico. Los suelos en general son someros, pedregosos y con mucha roca aflorante; su drenaje suele ser rápido o muy rápido.

Este bosque se extiende desde el sureste de San Luis Potosí, a lo largo de la vertiente del Golfo de México, hasta Tabasco y Chiapas y, como en el caso anterior, penetra más allá hacia América Central. También ocupa partes de la Península de Yucatán, sobre todo en las superficies pertenecientes a Campeche y Quintana Roo. Sarukhán (1968b) cita además un pequeño manchón en la Sierra Madre del Sur de Oaxaca, entre Candelaria Loxicha y Pluma Hidalgo. Al igual que el bosque de *Terminalia amazonia*, sobre grandes extensiones no existen hoy más que vestigios del bosque de *Brosimum* y es sólo en la Península de Yucatán donde se encuentran aún en pie más amplias superficies cubiertas por masas forestales dominadas por esta especie.

Hacia el extremo noroccidental de su distribución geográfica, en San Luis Potosí, Hidalgo y norte de Veracruz, este tipo de bosque tropical perennifolio presenta una composición relativamente simple (Miranda, 1947: 106; Rzedowski, 1963; Puig, 1974: 156). *Brosimum alicastrum* es a menudo la preponderante absoluta y sólo ocasionalmente comparte la dominancia en forma parcial con *Celtis monoica*. Otros árboles muy característicos en esa área son *Bursera simaruba*, *Dendropanax arboreus*, *Sideroxylon tempisque*, *Pithecellobium arboreum*, *Pouteria hypoglauca*, *Carpodiptera ameliae*, *Protium copal*, *Pimenta dioica*, *Ficus* spp.

En el centro de Veracruz *Swietenia macrophylla*, *Manilkara zapota*, *Bernoullia flammea*, *Robinsonella mirandae*, *Sickingia salvadorensis* y *Astronium graveolens* también son componentes comunes de este bosque (Gómez-Pompa, 1966: 17; Chiang, 1970), en cambio del norte de Oaxaca se citan como acompañantes frecuentes de *Brosimum* y de *Celtis monoica* a *Astronium graveolens*, *Sickingia rhodoclada*, *Vatairea lundellii*, *Sterculia mexicana*, *S. apetala*, *Sideroxylon tempisque*, *Malmea depressa*, *Myroxylon balsamum*, *Robinsonella mirandae* y *Platymiscium yucatanum* (Gómez-Pompa et al. 1964a: 54-55; Sarukhán, 1968: 15).

En los terrenos escarpados de las zonas limítrofes de Chiapas y Tabasco *Brosimum* convive con *Dialium guianense*, *Bursera simaruba*, *Vatairea lundellii*, *Manilkara zapota* y *Zanthoxylum* sp. (Pérez y Sarukhán, 1970: 69). En la región de Tenosique, Chiapas, sobre suelos profundos, en los bosques predomina *Brosimum alicastrum* y son abundantes *Terminalia amazonia*, *Cybistax* sp. y *Alseis yucatanensis* (Miranda, 1961: 135), mientras que de los alrededores de Villahermosa, Tabasco, (Chiang, 1967-1968: 90-91) se cita un bosque con *Brosimum*, *Bursera simaruba*, *Scheelea liebmannii* y *Ceiba pentandra* como componentes principales.

De la Península de Yucatán, Miranda (1958: 227) describe un "ramonal", en el cual destacan los siguientes árboles comunes: *Brosimum alicastrum*, *Protium copal*, *Talisia olivaeformis*, *Manilkara zapota*, *Chlorophora tinctoria*, *Exothea diphylla*, *Dendropanax arboreus*, *Sabal morrisiana*, *Sideroxylon meyeri* y *Trichilia minutiflora* e indica que este tipo de bosque ocupa los lugares de suelo más rocoso y pedregoso. Lundell (1934: 279-301) correlaciona la existencia de "ramonales" en Campeche con la presencia de ruinas mayas.

El bosque tropical perennifolio (o subperennifolio) más característico de la Península de Yucatán, es el dominado por *Manilkara zapota*. Esta comunidad ("zapotal ") cubre una buena parte de Campeche y de Quintana Roo, donde son relativamente pocas las áreas dedicadas al cultivo y a la ganadería, aunque existen algunas explotaciones forestales. Miranda (1958: 226-232) describió con detalle este bosque, que se desarrolla sobre terrenos planos o ligeramente inclinados de naturaleza calcárea, en suelos poco profundos y relativamente bien drenados y con una precipitación media anual de 1 100 a 1 500 mm anuales. De acuerdo con el mencionado autor existen innumerables variantes florísticas y ecológicas del zapotal, como por ejemplo:

*Manilkara zapota* - *Brosimum alicastrum*

*Manilkara zapota* - *Talisia olivaeformis*

*Manilkara zapota* - *Swietenia macrophylla*

*Manilkara zapota* - *Bucida buceras* - *Swietenia macrophylla*

*Manilkara zapota* - *Metopium brownei*

*Manilkara zapota* - *Caesalpinia gaumeri*

Además de los mencionados, con frecuencia se encuentran los siguientes árboles: *Alseis yucatanensis*, *Lysiloma bahamensis*, *Bursera simaruba*, *Drypetes lateriflora*, *Thouinia paucidentata*, *Sideroxylon meyeri*, *Pouteria campechiana*, *Dipholis salicifolia*, *Licaria campechiana*, *Vitex gaumeri*, *Acacia dolichostachya*, *Pseudolmedia oxyphyllaria*.

Ocasionalmente sucede que el bosque tropical perennifolio en la mencionada zona no está dominado por *Manilkara*, como es el caso de los "ramonales" y de los bosques de *Bucida buceras* y *Metopium brownei*, que ocupan amplias áreas al sur de Champotón, Campeche, sobre terrenos de drenaje deficiente que se inundan con alguna frecuencia.

Por otra parte los "zapotales" se presentan también en forma de manchones sobre terrenos calizos en diferentes localidades de la porción norte de Chiapas y de Oaxaca y también en el noreste de Veracruz, donde, según Puig (1974: 161-162), prosperan sobre suelos ferruginosos, pero posiblemente se trata de una comunidad cuya existencia se debe en parte a las actividades humanas.

En la Sierra Madre de Chiapas el bosque tropical perennifolio se desarrolla sobre roca madre metamórfica, generalmente en laderas con pendiente pronunciada. En altitudes entre 150 y 800 m domina, según Miranda (1952, I: 79-81), el bosque de *Terminalia oblonga* ("guayabo volador") o a veces de *Virola guatemalensis* ("cacao volador"), a los cuales acompañan los siguientes árboles: *Aspidosperma megalocarpon*, *Myroxylon balsamum*, *Vatairea lundellii*, *Scheelea preussii*, *Dendropanax arboreus*, *Calophyllum brasiliense*, *Ficus crassiuscula*, *Bursera simaruba*, *Tetrorchidium rotundatum*, *Sterculia apetala*, *Roseodendron donnell-smithii*.

En las porciones más altas de la misma Sierra (entre 800 y 1 400 m de altitud) se desarrolla el bosque de *Sterculia mexicana* ("castaño") y *Hasseltia guatemalensis*, en cuya composición entran numerosas especies arbóreas, como: *Sloanea ampla*, *Dussia cuscatlantica*, *Prunus guatemalensis*, *Ficus hemsleyana*, *Dipholis minutifolia*, *Rheedia edulis*, *Pithecellobium arboreum*, *Coussapoa purpusii*, *Tapirira mexicana*, *Micropholis mexicana*, *Chaetoptelea mexicana*, etc. En esta zona el bosque tropical perennifolio ocupa a menudo el mismo nivel altitudinal que el bosque mesófilo de montaña con *Liquidambar* y *Quercus*, estableciéndose a menudo un mosaico en el cual la comunidad de *Sterculia* y *Hasseltia* se refugia a los lugares más protegidos y húmedos (Miranda, 1952, I: 83-84). *Sloanea ampla*, *Dussia cuscatlantica* y *Alchornea latifolia* son otros árboles que a veces llegan a ser dominantes en estas comunidades de altura, en las cuales no son raros los helechos arborescentes y abundan diversas palmas arbustivas.

Grandes extensiones de lo que primitivamente era el bosque tropical perennifolio de la Sierra Madre de Chiapas se ocupan hoy para el cultivo de café y de plátano.

Los bosques de *Bernoullia flammea*, a veces con abundancia de *Blepharidium mexicanum*, han sido descritos por primera vez de terrenos calizos kársticos del norte y del centro de Chiapas (Miranda, 1952, I: 66) y más recientemente se citan también de la región de los Tuxtlas, de Veracruz (Sousa, 1968: 133-142), donde prosperan sobre roca madre de origen volcánico, a menudo sobre litosoles (Figs. 191, 192). Algunos de los árboles acompañantes de este tipo de bosque en Veracruz son: *Talauma mexicana*, *Pithecellobium arboreum*, *Celtis monoica*, *Phoebe mexicana*, *Lonchocarpus cruentus*, *Vochysia hondurensis*, *Brosimum alicastrum*, *Ficus tecolultensis*, *Mortoniendendron guatemalense*, *Ceiba pentandra*, *Zanthoxylum kellermanii*.

El bosque de *Pseudolmedia oxyphyllaria* también fue reconocido inicialmente de Chiapas, pero un muestreo más detallado procede de la región de Misantla, Veracruz (Gómez-Pompa, 1966: 41-45), donde esta comunidad se desarrolla sobre conglomerados y areniscas entre 300 y 700 m de altitud. *Beilschmiedia anay*, *Quararibea funebris*, *Cymbopetalum baillonii*, *Chaetoptelea mexicana*, *Zinowiewia integerrima*, *Nectandra rubifolia*, *Guarea excelsa* son otros árboles frecuentes registrados en Veracruz.

De la "selva lacandona" del este de Chiapas, Miranda (1961: 141) cita además como abundantes en el bosque de *Pseudolmedia* a: *Quercus* spp., *Talauma mexicana*, *Calophyllum brasiliense* y *Dipholis stevensonii*. Esta comunidad se desarrolla a unos 1160 m de altitud y, como los demás bosques perennifolios de altura, representa una especie de transición hacia el bosque mesófilo de montaña.



**Figura 191.** Bosque tropical perennifolio de *Bernoullia flammea* ("platanillo") cerca de Sontecomapan, Veracruz



**figura 192.** Bosque tropical perennifolio de *Bernoullia flammea* ("platanillo") cerca de Sontecomapan, Veracruz.

De la región de Pichucalco, en el mismo estado, se cita un bosque dominado por *Ficus insipida*, que vive sobre terrenos con pendiente fuerte y suelos derivados de lutitas en altitudes entre 300 y 800 m (Pérez y Sarukhán, 1970: 74). Los acompañantes arbóreos más conspicuos son *Spondias mombin*, *Guarea trompillo*, *Guatteria anomala*, *Dendropanax arboreus*, *Poulsenia armata* y *Pithecellobium arboreum*.

Chiang (1970) hace referencia a un bosque de *Ficus* spp., del cual sólo quedan algunos árboles indicadores en la región de Córdoba, Veracruz, entre 500 y 800 m de altitud. Esta comunidad se desarrollaba sobre terrenos planos con suelos rojos, mal drenados y de textura pesada. Algunos de los componentes de esta comunidad parecen haber sido: *Ficus glabrata*, *F. glaucescens*, *F. tecolutlensis*, *Dendropanax arboreus*, *Alchornea latifolia*. Es factible que ciertos bosques de *Ficus* spp. mencionados por Rzedowski y McVaugh (1966: 17) de Jalisco también sean análogos.

Puig (1974: 157) señala la existencia de un bosque de *Licaria capitata* en la región en que convergen los estados de San Luis Potosí, Hidalgo y Veracruz, donde prospera entre 200 y 600 m de altitud, sobre laderas de roca caliza y margosa. La precipitación media anual correspondiente se estima entre 1 700 y 1 900 mm. Las especies codominantes son *Brosimum alicastrum* y *Dendropanax arboreus*.

Los bosques de *Tabebuia guayacan* de la región de Palenque en Chiapas se han descrito por Miranda (1952, I: 73-74). Los árboles más frecuentes del estrato superior son, además: *Dialium guianense*, *Pithecellobium leucocalyx*, *Sweetia panamensis*, *Quercus skinneri*, *Carapa guianensis*.

El bosque de *Bravaisia integerrima* o "canacoital" es característico de terrenos planos, arcillosos y más o menos inundados durante largas temporadas del año. Se describió de la zona de Pichucalco, Chiapas (Miranda, 1952, I: 74-77), pero se extiende a áreas vecinas de Tabasco y se conoce asimismo de Veracruz. Aparentemente en la vertiente pacífica también existen manchones de esta comunidad. La especie dominante ofrece una fisonomía muy peculiar por la presencia de raíces zancas que alcanzan a veces varios metros de alto y cuyo desarrollo indudablemente tiene que ver con las condiciones ecológicas en que vive la planta. El bosque es relativamente bajo (20 a 25 m de altura) y de Chiapas se citan como acompañantes las siguientes especies arbóreas: *Calophyllum brasiliense*, *Andira inermis*, *Licania sparsipilis*, *Ceiba pentandra*, *Diospyros digyna*, *Vatairea lundellii*, *Tabebuia rosea*, *Ficus* spp., *Mortoniendron guatemalense*, *Platymiscium yucatanum*, *Guatteria anomala*, *Pterocarpus officinalis*.

El bosque de *Lonchocarpus* aff. *sericeus* lo describe Sousa (1964: 100) de suelos inundables con pseudogley, de Tuxtepec, Oaxaca. Además del dominante lo componen los siguientes árboles altos: *Scheelea liebmanni*, *Robinsonella mirandae*, *Brosimum alicastrum*, *Spondias mombin*.

Por último, cabe mencionar los bosques de *Quararibea funebris* y los de *Licaria coriacea*, ambos citados por Miranda (1952, I: 69, 70) de barrancas y torrenteras de Chiapas, pero sin mayores indicaciones ecológicas y datos sobre su composición, así como los de *Robinsonella mirandae*, mencionados para la región de Tuxtepec, Oaxaca (Gómez Pompa et al., 1964a: 54) y los de *Vatairea lundellii*, referidos por Gómez-Pompa (1965: 95), aun cuando no se indican localidades precisas.

La vegetación secundaria derivada del bosque tropical perennifolio es la que en la actualidad ocupa extensiones mucho más importantes que el bosque clímax y en tal

virtud es pertinente dedicarle mayor atención en este capítulo que en los correspondientes a cualquier otro tipo de vegetación.

En general, la sucesión de las comunidades vegetales en el ambiente de clima caliente y húmedo da la impresión de ser extraordinariamente compleja y en muchos casos es difícil encontrar en una región determinada las regularidades de secuencia de seres que se presentan más o menos claras en otros tipos de clima. Este fenómeno es particularmente notable a nivel de las fases arbustivas y arbóreas que son las que predominan ampliamente en las regiones del tipo de vegetación discutido, pues los estadios en que prevalece la vegetación herbácea son de duración muy breve y casi se restringen a la ocupación por parte de malezas arvenses y ruderales.

Miranda (1952, I: 57-60) proporciona una descripción de las principales etapas que caracterizan la sucesión conducente a este tipo de vegetación, haciendo énfasis en la fase de árboles de rápido crecimiento y de madera blanda, que se establecen después de la etapa de arbustos, pero que anteceden por muchos años a los propios elementos del clímax.

Lundell (1934: 272-273) encontró las siguientes fases de la sucesión secundaria (acahuales) del bosque tropical perennifolio de la Península de Yucatán:

- a) asociación de malezas que incluye gramíneas y especies de diversos géneros de dicotiledóneas;
- b) asociación "zarzosa", formando vegetación densa y entrelazada con especies de *Hamelia*, *Indigofera*, *Cornutia*, *Cassia*, etc.;
- c) asociación con dominancia de *Cecropia* ("guarumal"), muy característica de parcelas de cultivo abandonadas en toda la Península;
- d) otra asociación característica que sucede a las parcelas abandonadas es un bosque denso de *Trema*;
- e) a continuación de la fase b) a veces se desarrolla una asociación en que prevalece *Guazuma*;
- f) los "acahuales" más antiguos se caracterizan por especies de *Bursera*, *Spondias*, *Alvaradoa* y otros árboles;
- g) el estadio próximo al clímax aparentemente es un bosque dominado por *Swietenia* ("caobal") con algunos árboles de *Manilkara*.

Miranda (1958: 245-256) confirma a grandes rasgos las observaciones de Lundell, aunque no menciona la fase de *Swietenia*. Señala, en cambio, la existencia de otros bosques secundarios en Quintana Roo, como los de *Alvaradoa amorphoides*, que alcanzan hasta 35 m de alto, los de *Lonchocarpus castilloi* y los de *Luehea speciosa*, de 20 a 25 m de alto. Indica, además, que la reversión al bosque clímax se acelera en las zonas afectadas por la agricultura nómada, debido al hecho de que el desmonte a menudo no es completo y quedan muchos tocones vivos que, después de abandonada la parcela, retoñan acortándose de esta manera el tiempo necesario para la regeneración de la comunidad primaria.

También refiere el mismo autor que las asociaciones secundarias derivadas del bosque tropical perennifolio de *Terminalia amazonia* en la Península de Yucatán y originadas por tala o desmonte para cultivos ocasionales pronto asumen la forma de un bosque casi tan alto como el original, constituido por árboles de crecimiento rápido, como *Belotia*

*campbellii*, *Cecropia obtusifolia*, *Heliocarpus donnell-smithii*, *H. mexicanus*, *Ochroma bicolor* y *Schizolobium parahybum*. En cambio, en las zonas que se han cultivado por mucho tiempo y cuyos suelos sufrieron cambios más profundos, el bosque secundario no es tan alto y tiene composición diferente y más variada, en la cual destacan los géneros *Annona*, *Casearia*, *Castilla*, *Cochlospermum*, *Conostegia*, *Cordia*, *Croton*, *Gliricidia*, *Guazuma*, *Leucaena*, *Lippia*, *Luehea*, *Muntingia*, *Pithecellobium*, *Sapindus*, *Spondias*, *Trema*, *Trichilia*, *Zanthoxylum*. Los terrenos planos, sujetos a una agricultura continua o semicontinua, combinada con el pastoreo, pueden a su vez convertirse en pastizales.

En la región de La Arena, Chiapas, según Miranda (1961: 157), en los desmontes recientes, en los que no hubo mayor alteración del suelo se establecen bosques en que dominan *Cecropia obtusifolia*, *C. peltata* y *Schizolobium parahybum*. Los terrenos que han sido sujetos a cultivo por uno o dos años se cubren de una vegetación en que *Heliocarpus donnell-smithii* y *Belotia campbellii* son los más abundantes. Cuando la acción del hombre es más persistente, son frecuentes además *Cordia alliodora*, *Cedrela mexicana*, *Guazuma tomentosa*, *Spondias mombin* y *Lonchocarpus castilloi*.

Del noreste de Veracruz, Puig (1974: 158) describe el bosque de *Coccoloba barbadensis*, que prospera sobre suelos arcillosos y mal drenados de la Planicie Costera, formando mosaicos con el encinar de *Quercus oleoides*. Se trata de una comunidad de unos 20 m de alto, de cobertura discontinua. Otras especies arbóreas no son cuantitativamente importantes, pero el estrato arbustivo se encuentra bien desarrollado y abundan las epifitas sobre todo del género *Tillandsia*. El mencionado autor cree que posiblemente este bosque representa una comunidad secundaria muy vieja.



**Figura 193.** Bosque secundario de *Cecropia obtusifolia* (“guarumbo”), cerca de Sontecomapan, Veracruz.



**Figura 194.** Bosque secundario de *Belotia mexicana* (“cuapetate”), *Cecropia obtusifolia* (“guarumbo”) y *Croton draco* (“sangre de grado”), cerca de Sontecomapan, Veracruz.

Sarukhán (1964: 107-172) realizó en la región de Tuxtepec, Oaxaca, un experimento de sucesión de la vegetación sobre un área desmontada. Sobre la base de dos años de observaciones pudo llegar a una serie de conclusiones interesantes, entre las cuales destacan las siguientes:

1. La composición florística de las etapas más jóvenes de la sucesión está influenciada de manera significativa por la época del año en que se denude el área o se abandone el cultivo.
2. Después del establecimiento de las primeras especies, el desarrollo de la sucesión está influenciado por tocones y otros elementos capaces de regeneración que se hayan dejado en el terreno al practicar el desmonte.
3. En las etapas jóvenes de la sucesión dominan esencialmente representantes de tres familias de fanerógamas: Leguminosae, Compositae y Gramineae.

Por otra parte, Sousa (1964: 91-105) efectuó un estudio florístico general de la vegetación secundaria que se desarrolla en la misma zona de Tuxtepec y encontró que tal vegetación secundaria contiene especies que pueden utilizarse como indicadoras de las asociaciones clímax de las cuales derivan. Entre estas comunidades primarias destacan bosques de *Terminalia*, de *Brosimum* y de *Lonchocarpus*, que se diferencian notablemente entre sí en cuanto a los componentes que forman las fases sucesionales que originan. A nivel de familia se deja sentir igualmente la preponderancia de Leguminosae (15.1%), Gramineae (6.8%) y Compositae (4.4%).

La siguiente lista incluye géneros también frecuentemente encontrados en la vegetación secundaria derivada de los bosques tropicales perennifolios de México, pero que no han sido mencionados en los párrafos anteriores: *Acacia*, *Adelia*, *Albizzia*, *Bauhinia*, *Bixa*, *Calliandra*, *Chrysophyllum*, *Cnidocolus*, *Combretum*, *Crotalaria*, *Desmodium*, *Didymopanax*, *Eugenia*, *Inga*, *Lantana*, *Mimosa*, *Myriocarpa*, *Paullinia*, *Piper*, *Siparuna*, *Tabebuia*, *Tabernaemontana*, *Tetrorchidium*, *Vitex*.

El bosque tropical perennifolio es el tipo de vegetación que más se ha estudiado en México usando métodos cuantitativos. Estas investigaciones se han realizado mayormente por la Comisión de Estudios sobre la Ecología de Dioscóreas (Gómez-Pompa et al., 1964a; Gómez-Pompa et al., 1964b; Sousa, 1964; Sarukhán, 1964; León y Gómez Pompa, 1970; Pérez y Sarukhán, 1970; etc.) y Sarukhán (1968a) presenta una evaluación sintética de una parte de la información numérica de esta manera reunida y en su mayoría inédita.

En la página 188 se reproduce el arreglo tabular del resumen de los datos recabados de un sitio típico de muestreo (Huimanguillo 47A). La abreviación I.d. corresponde al índice de diversidad que es el producto de densidad X frecuencia, mientras que I.D. es el índice de dominancia, obtenido por multiplicación del I.d. por el área basal correspondiente expresada en cm<sup>2</sup>.

En la parte analítica de su estudio, Sarukhán (op. cit.) llega a una serie de resultados, entre los cuales cabe destacar por su interés los siguientes:

a) En la sucesión de comunidades que conduce al restablecimiento de la "selva de *Terminalia*" el número de especies que componen la vegetación, así como el área basal sufren en los primeros 80 años grandes fluctuaciones que en las gráficas (Figs. 195, 196) se observan como pronunciadas altas y bajas. Tal fenómeno probablemente es el resultado de cambios drásticos que acompañan la substitución de una asociación por otra.

b) En el muestreo efectuado sobre una superficie de una hectárea de un bosque bien conservado de *Guatteria* y *Dialium* en Tabasco se contaron 101 especies, cuyos individuos desarrollan troncos de 5 cm d.a.p. o más gruesos. Esta cifra es relativamente

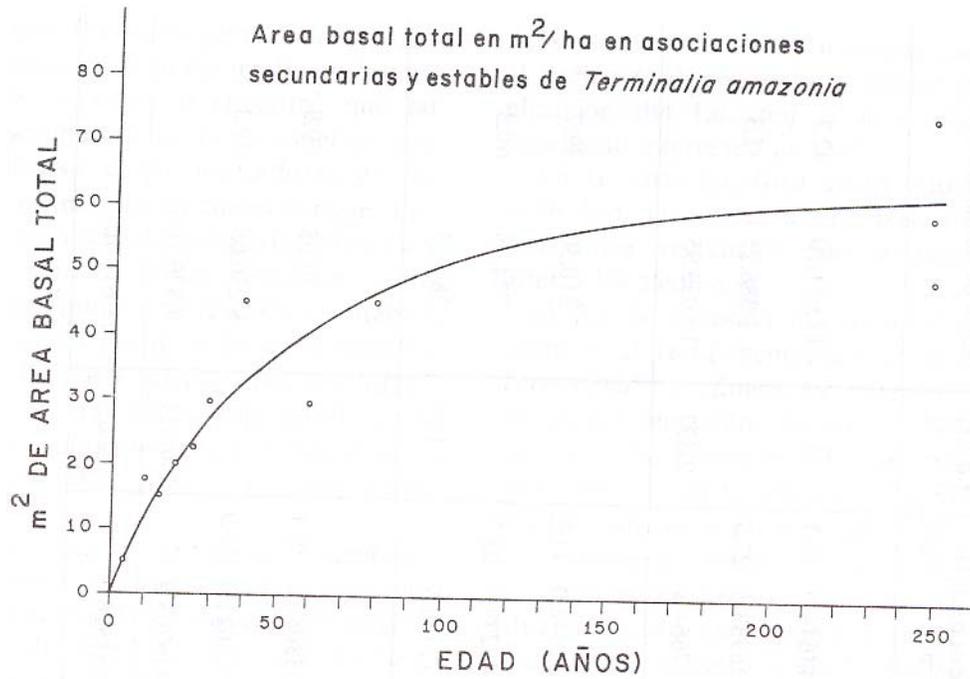
baja si se le compara con la "selva mesofítica" de *Vouacapoua americana* estudiada en la Guayana Holandesa, donde el número correspondiente es de 162 especies, y con otros bosques que se desarrollan en condiciones edáficas favorables en algunas partes de Sudamérica. En cambio, en el mencionado bosque de Tabasco el número de individuos con las mismas características del tronco fue de 530 y el área basal colectiva de 92.7 m<sup>2</sup>, valores bastante elevados en comparación con cifras obtenidas en otras partes de América tropical.

c) El análisis de clases diamétricas de las comunidades y de algunas especies en particular ilustra una serie de datos que ayudan a comprender el mecanismo de la sucesión y por otra parte revelan diferentes tipos de disturbio a los que pueden o pudieron haber estado sujetas las comunidades analizadas.

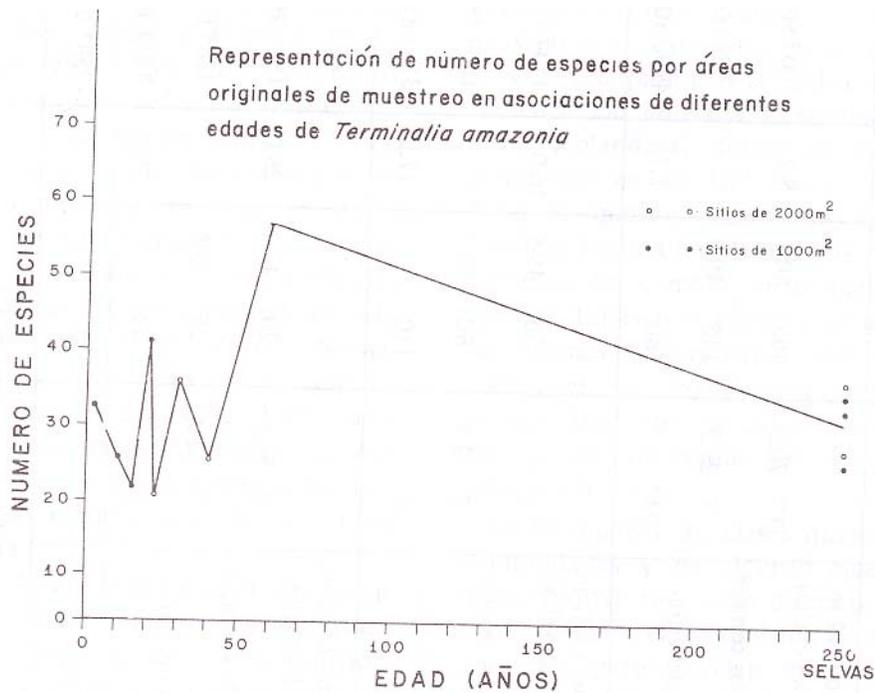
**Cuadro 7.** Resumen de los datos sinecológicos del sitio Huimanguillo 47A. Área de muestreo 2 000 m<sup>2</sup>. Reproducido de Sarukhán (1968a), con la anuencia del autor.

	Especies		Árboles/ha		Altura xm	Cobertura/ha		Área basal/ha		I.d./ha (f x d)	Índice de dominancia/ha	
	No.	%	No.	%		m <sup>2</sup>	%	cm <sup>2</sup>	%			
<b>Estrato 5-12 m</b>												
Especies exclusivas	17	70.8	465	80.1	8.2	4007.50	80.3	41614.0	72.1		17,671.70	92.7
Especies compartidas	7	29.2	115	19.9		983.00	19.7	16953.5	27.9		1,388.25	7.3
Total del estrato	24		580		7.7	4990.50		57664.5		2.527	19,059.25	
<b>Estrato 13-21 m</b>												
Especies exclusivas	6	46.1	50	45.5	16.0	1497.40	47.5	31942.0	41.3		510.50	39.7
Especies compartidas	7	53.9	60	54.5		1654.45	52.5	45214.5	58.7		774.15	60.3
Total del estrato	13		110		17.0	3151.85		77156.5		0.133	1,284.65	
<b>Estrato 22-35 m</b>												
Especies exclusivas	4	57.1	20	44.4	26.0	1534.25	24.0	38084.0	9.1		76.05	0.9
Especies compartidas	3	42.9	25	55.6		4865.05	76.0	378621.0	90.9		8,250.05	99.1
Total del estrato	7		45		28.3	5399.30		416705.0		0.034	8,326.10	
TOTAL	34		735			14541.65		551526.0		2.694	28670.70	

Relación ind./esp. = 4.2



**Figura 195.** Área basal de diferentes asociaciones secundarias derivadas del bosque de *Terminalia amazonia*, según Sarukhán (1968a). Reproducido con la anuencia del autor.



**Figura 196.** Número de especies en diferentes asociaciones secundarias derivadas del bosque de *Terminalia amazonia*, según Sarukhán (1968a). Reproducido con la anuencia del autor.