

LAS SELVAS DE UXPANAPA, VERACRUZ-OAXACA, MÉXICO: EVIDENCIA DE REFUGIOS FLORÍSTICOS CENOZOICOS*

TOM WENDT**

RESUMEN

La zona de Uxpanapa del Istmo de Tehuantepec en el extremo sureste de Veracruz y partes colindantes de Oaxaca, comprende selvas cálido-húmedas diversas con precipitaciones medias anuales en su mayoría superiores a los 4,000 mm, y parece ser un centro de endemismos y de poblaciones disyuntas. Uxpanapa forma la parte occidental de una área de alta precipitación que se extiende en forma de arco hasta el sur de Tabasco y el norte de Chiapas; la elevada precipitación en esta área se debe al efecto orográfico de las sierras cercanas, las cuales captan el aire húmedo proveniente del Golfo de México; dichas sierras son de edad Miocena o mayor. Esta área aquí denominada "el arco", parece ser también un centro de endemismos y poblaciones disyuntas; estas últimas generalmente son disyuntas con respecto a la región de alta precipitación de Izabal y áreas colindantes de Guatemala y Belice. Las relaciones florísticas en general se mantienen con la flora de Centroamérica. No existen evidencias paleobotánicas de selvas cálido-húmedas bien desarrolladas y de amplia distribución en el sureste de México, Guatemala o Belice, durante el periodo comprendido entre el Mioceno y 10,000 años antes del presente; sin embargo, algunos datos sugieren la presencia por lo menos temporalmente de áreas restringidas de vegetación cálido-húmeda a partir del Mioceno. Se sugiere que la zona de Uxpanapa, en particular, y el área del arco, en general, sirvió como un refugio para especies de vegetación cálido-húmeda durante periodos adversos del Pleistoceno y probablemente durante épocas anteriores. Los niveles de diferenciación de muchas taxa del área, desde especies disyuntas hasta géneros endémicos, sugieren que el área funcionó como refugio durante varios periodos distintos. Queda implícito en esta hipótesis que el área sirvió como refugio para especies; sin embargo, es probable que esto se llevó a cabo a través de combinaciones nuevas a nivel de comunidad, es decir, un refugio "florístico" en lugar de "vegetacional", de tal manera que la estructura florístico-vegetacional de las comunidades anteriores no persistió. El fenómeno de refugios ha jugado un papel importante en el proceso de la evolución de las selvas cálido-húmedas de México y del norte de Centroamérica, donde el intercambio florístico con la flora de áreas subhúmedas y la inmigración reciente de especies de Centro y Sudamérica también han sido fundamentales.

ABSTRACT

The Uxpanapa area of the Isthmus of Tehuantepec, in extreme southeastern Veracruz and adjoining Oaxaca, is a region of diverse lowland rain forests with annual average rainfall mostly above 4000 mm. It appears to be a center for endemism and disjunct populations. It forms the

* Basado en una ponencia presentada en el "Simposio sobre la Biogeografía de Mesoamérica", Mérida, Yucatán, 26-30 de octubre de 1984. NOTA: A translation in English of the present article is available from the author.

** Centro de Botánica, Colegio de Postgraduados, 56230 Chapingo, Edo. de México, México.

western terminus of a narrow crescent-shaped area of high precipitation which extends eastward to southern Tabasco and northern Chiapas; the high rainfall throughout the area is due to the orographic effect of nearby mountains acting upon moist air from the Gulf of Mexico. These mountains are Miocene and older. This "crescent area" likewise appears as a whole to be a center of endemism and disjunct populations. Disjunctions are generally with respect to the high-precipitation region of Izabal and neighboring areas of Guatemala and Belice, and relationships of the flora as a whole are Central American. There is no paleobotanical evidence for well developed, widespread rain forest in southeastern Mexico, Guatemala, or Belice from Miocene until ca. 10,000 BP, but some data suggest that elements of this type of vegetation existed in restricted areas, at least during some periods, from Miocene onward. It is hypothesized that the Uxpanapa area, in particular, and the crescent area in general served as a refuge area for wet-tropical species during adverse periods of the Pleistocene climatic cycles, and probably well before. Radically different levels of differentiation of taxa, from merely disjunct populations to endemic genera, strongly suggest a number of different, sequential refuge events. It is suggested that the area served as a refuge for species, but that this probably occurred through the formation of new combinations at the community level (a "floristic" refuge instead of a "vegetational" one), such that the previous floristic-vegetational structure did not survive intact. It is emphasized that refuge phenomena are but one aspect of a complex process of rain forest evolution in Mexico and northern Central America, where floristic interchange with the dryland flora and recent immigrations of species from South and Central America have also been important.

INTRODUCCIÓN

Se sabe desde hace mucho tiempo que hubo repetidos cambios fuertes en el clima y la vegetación de las zonas templadas durante el Mioceno, el Plioceno, y especialmente, el Pleistoceno. Sin embargo, más recientemente se ha mostrado que también hubo cambios igualmente profundos en áreas tropicales durante los mismos períodos. La selva alta perennifolia (bosque tropical perennifolio), que anteriormente era considerada como un tipo de vegetación esencialmente estable durante la mayor parte del Cenozoico, fue repetidamente reducida en su extensión durante períodos más fríos y/o más secos, especialmente durante el Pleistoceno. El concepto de refugio fue propuesto por Haffer (1969) y por autores más recientes para explicar la sobrevivencia de las selvas húmedas durante estos períodos adversos. En el presente artículo se plantea la hipótesis de la existencia de un refugio para especies de selvas húmedas en una región del sureste de México y se discute la naturaleza de los refugios en esa región y en zonas cercanas de Centroamérica.

LAS SELVAS DE UXPANAPA Y ÁREAS RELACIONADAS

La zona de Uxpanapa comprende una área de ca. 2000 km² en la vertiente del Golfo de México, en la parte oriental del Istmo de Tehuantepec, en el extremo sureste de Veracruz y partes colindantes de Oaxaca (Fig. 1) (Wendt, 1983). Esta región de tierras bajas se ubica al pie del extremo norte de la Sierra de Tres Picos y presenta una vegetación de diversos tipos de selvas perennifolias y subperennifolias. La precipitación media anual en las partes centrales y orientales del área es de 4000 a 4400 mm (Wendt, 1983) y seguramente es mayor en el área de las sierras bajas, con un período seco bien definido de marzo a mayo. La precipitación elevada se debió principalmente

al efecto orográfico de la Sierra de Tres Picos combinado con los vientos húmedos provenientes del Golfo de México. La Sierra de Tres Picos representa el extremo noroccidental de la Sierra Madre de Chiapas, la cual es granítica en su mayor parte; ésta ha tenido una larga y compleja historia geológica, pero la parte septentrional parece haber existido aproximadamente en su forma actual desde el fin del Mesozoico (West, 1964; Müllerried, 1982).

El área de alta precipitación de Uxpanapa representa el extremo occidental de una región continua de alta precipitación, más o menos en forma de arco, que se prolonga hasta el sur de Tabasco (p. ej., Teapa y Tapijulapa) y los límites septentrionales de Chiapas (p. ej., Sayula, Chapultenango, Pichucalco, El Triunfo, Salto de Agua) y su extremo oriental llega al sureste de Palenque sin incluir la mayor parte de la Selva Lacandona (Fig. 2) (Cardoso, 1979; García, 1970, 1973). Las precipitaciones más elevadas en las tierras bajas de México quizás se registran en esta región, llamada en este artículo "el área del arco" ("the crescent area"), donde la precipitación media anual sobrepasa los 3,000 mm y en algunas partes pasa de los 5,000 mm. Como es el caso de Uxpanapa las causas de esta alta precipitación en el resto del área del arco son el aire húmedo del Golfo de México y la ubicación en las faldas inferiores septentrionales de las montañas, en este caso las Montañas del Norte de Chiapas, predominantemente calcáreas. Estas sierras se originaron por complejos procesos orogénicos, con el levantamiento de grandes bloques formados por fallas, combinados con actividad volcánica e intrusiva, antes del fin del Mioceno tardío (Müllerried, 1982).

La región de Uxpanapa comprendió en su mayoría selvas vírgenes, casi deshabitadas hasta los principios de la década de 1970; en aquel período empezaron el desarrollo y la colonización de la zona bajo el control del gobierno federal. Personal del proyecto Flora de Veracruz, en aquel entonces con base en la Universidad Nacional Autónoma de México y bajo la dirección del Dr. Arturo Gómez Pompa, colectó intensamente en el período inicial del desarrollo de la zona; el Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, durante muchos años bajo la dirección del mismo Gómez Pompa, ha seguido con proyectos, en su mayoría de enfoque ecológico, en el área hasta el presente. El Centro de Botánica, Colegio de Postgraduados, Chapingo, con el apoyo de la Comisión del Papaloapan (el organismo federal encargado del desarrollo del área), inició un programa de colección intensiva en la zona de 1980. El inventario florístico de la región está aún incompleto y, del material colectado, no se han analizado todas las familias en forma crítica; sin embargo, los resultados preliminares muestran algunas tendencias muy notables de la flora.

Los datos relativos a las especies de interés se presentan en los Cuadros 1-5. Aunque la distribución geográfica de muchas especies en el norte de Centroamérica y el sureste de México aún son imperfectamente conocidas y tal vez sea necesaria la reclasificación posterior de los patrones de distribución de varias especies, destacan varios hechos:

1. Un número elevado de especies se conoce en la actualidad solamente de la zona de Uxpanapa (Cuadro 1). El área aparentemente representa un centro de endemismo.
2. Otras especies aparentemente son endémicas al área del arco y se conocen tanto de la parte oriental (Chiapas-Tabasco) como de la occidental (Uxpanapa) (Cuadro 2).
3. Algunas de las especies endémicas muestran diferencias morfológicas muy marcadas en comparación con sus parientes más cercanos (e.g., *Recchia simplicifolia*, una

especie con hojas simples y caulifloría dentro de un género caracterizado por hojas compuestas y sin caulifloría (Wendt & Lott, 1985); en las anonáceas, un género nuevo y una especie nueva de *Stenanona*, ambos con flagelifloría en grupos que carecen de esta característica en las demás especies; géneros nuevos de Rutaceae y Flacourtiaceae). En cambio, otras especies endémicas, aunque claramente son especies distintas, se acercan morfológicamente a sus congéneres (p. ej., *Colubrina johnstonii* (Wendt, 1983), *Dorsitenia uxpanapana* (Berg & Wendt, 1986), *Tapirira* sp. nov.).

4. Por lo menos en un caso, el de *Biophytum* (Cuadro 2), la existencia de un par de especies endémicas y alopátricas dentro del área del arco, siendo cada una la especie más estrechamente relacionada con la otra, indica una diferenciación florística en el elemento endémico entre las partes orientales y occidentales del área del arco (Wendt, 1987).

5. Otro patrón común es el de especies disjuntas entre Uxpanapa (Cuadro 3) o el área del arco en general (Cuadro 4) y áreas de Centro y Sudamérica.

6. Aparte de los tres géneros nuevos y aparentemente endémicos arriba mencionados, en México se conocen por lo menos otros seis géneros solamente de la zona de Uxpanapa (*Diplopterys*, *Eschweilera*, *Marila*, *Martinella*, *Napeanthus*, *Pseudocatalpa*), y siete más solamente del área del arco en general (*Cassipourea*, *Decazyx*, *Elaeagia*, *Erythrochiton*, *Lophostachys*, *Sorocea*, *Symphonia*) (Wendt, 1987). La familia Lecythidaceae (*Eschweilera mexicana*) se conoce en México solamente de la zona de Uxpanapa (Wendt *et al.*, 1985).

7. Muchas especies, de las cuales el Cuadro 5 presenta algunos ejemplos, alcanzan los límites noroccidentales de su distribución más o menos continua, en la región de Uxpanapa.

8. Las relaciones geográficas de las especies endémicas (Cuadros 1, 2), en los casos donde tales relaciones son claras, son diversas. En algunos casos, la especie más cercanamente emparentada se encuentra bastante lejos (e. g., *Biophytum mucronatum*, Panamá); en otros casos están más cercanas (e. g., *Decazyx macrophyllus*, Guatemala) o las dos especies son simpátricas en la actualidad (e. g., *Sterculia* spp. nov.).

9. Las relaciones geográficas de las poblaciones disjuntas son bastante más claras: la gran mayoría de estas especies (90% en los cuadros 3-4), se encuentran también en el área del sur de Belice, el sur del Petén, Izabal y Alta Verapaz, que corresponde a otra área de alta precipitación (Fig. 2) llamada en este artículo "el área de Izabal"; estas usualmente son las poblaciones más cercanas geográficamente, fuera de México.

10. Cierta número de taxa disjuntos son conocidos únicamente del área de Uxpanapa o de todo el área del arco en el norte, y del área de Izabal en el sur (e. g., el género *Pseudocatalpa*, *Pilea pansamalana*, *Licania sparsipilis*, etc.).

11. La distribución total de otras especies se presenta en forma más o menos continua desde el área del arco hasta el área de Izabal, siendo especies endémicas de esta región (e. g., *Bauhinia pansamalana*, *Guatteria anomala*, *Lennea modestus*, etc., Cuadro 5).

Cabe señalar que las especies indicadas en los Cuadros 1-4 incluyen algunas con una distribución no estrictamente restringida a Uxpanapa o al área del arco, en su caso, sino que incluye además otras regiones colindantes. Por ejemplo, *Elaeagia uxpanapensis* (Cuadro 2) y *Pouteria neglecta* (Cuadro 3), entre otras, se conocen de la región de Chimalapa, que colinda hacia el sur con Uxpanapa; *Symphonia globulifera* (Cuadro 4) se conoce también de áreas pantanosas un poco al norte del área del arco.

Es interesante notar la abundancia en Uxpanapa de muchas de las especies endé-

micas y disyuntas. Mientras que algunas especies parecen ser muy infrecuentes (e. g., *Biophytum cowanii*, *Stenanona* sp. nov.), muchas otras forman poblaciones grandes y extensas y frecuentemente son codominantes en ciertos tipos de selvas. Por ejemplo, entre las especies arbóreas más comunes en grandes extensiones de las selvas de lomerío del sur de Uxpanapa se encuentran *Symphonia globulifera* (disyunta), *Licania hypoleuca* (disyunta), *Eschweilera mexicana* (endémica), *Elaeagia uxpanapensis* (endémica), una especie nueva de árbol grande del género *Sterculia*, y otra especie nueva de *Sterculia* del estrato arbóreo inferior. *Recchia simplicifolia* (endémica) es una de las especies comunes del sotobosque en selvas de zonas cársticas húmedas, y un género nuevo endémico de Flacourtiaceae se encuentra frecuentemente como árbol de tamaño medio en las mismas selvas. *Ocotea uxpanapana* (endémica) es uno de los árboles riparios más abundantes.

El área de Izabal, al igual que el área del arco, es una región de alta precipitación ocasionada en parte por efectos orográficos y presenta las selvas más exuberantes y desarrolladas de Belice y Guatemala (Lundell, 1945; Standley & Steyermark, 1945). No queda completamente claro si esta área es verdaderamente disyunta, en los sentidos florístico y climatológico, del área de arco, puesto que la región intermedia que más probablemente presentaría un clima similar —es decir, las faldas inferiores de las sierras del este de Chiapas, en la parte suroccidental de la Selva Lacandona (e. g., Montes Azules)— se encuentra muy imperfectamente conocida, tanto florística como climatológicamente. Sin embargo, si el área del arco y la de Izabal estuvieran en efecto unidas en el presente a través de esta región, esta situación no cambiaría en ningún sentido importante los hechos y la argumentación básicos que se adelantan en el presente artículo.

EL CONCEPTO DE REFUGIOS PARA SELVAS HÚMEDAS TROPICALES

Un “refugio” ha sido definido como “una área de extensión relativamente restringida en la cual un bioma determinado, como por ejemplo una selva o una sabana, se conservó más o menos constante durante períodos de cambios vegetacionales, de tal manera que se preservó su mosaico de hábitats y que el área sirvió como una región para la sobrevivencia de por lo menos una parte”. . . de las especies (traducido de Haffer, 1982). Un refugio por lo tanto es el resultado de los fenómenos de vicarianza, los cuales en este caso son debido a cambios climáticos. Un punto clave de esta definición se encuentra en la suposición de que se preserva la unidad vegetacional-florística, en forma más o menos íntegra pero en una área muy reducida; en este artículo se denomina a este concepto “refugio vegetacional”. Otro concepto diferente sería el de “refugio florístico”, que sería una área en la cual sobreviven concentraciones de especies de, por ejemplo, la selva húmeda durante períodos adversos, ya sea como componentes de una selva muy similar a la que existió durante el período favorable anterior, o como parte de una unidad vegetacional-florística muy diferente. Mientras que esta definición es muy amplia y puede incluir todo tipo de refugios vegetacionales, en el presente artículo se restringe para incluir solamente las áreas en las cuales se ha preservado un número elevado de las especies de las selvas húmedas, pero no el tipo de vegetación en sí. Los dos conceptos, definidos en estos términos, obviamente son extremos de un continuo de posibilidades, pero, por otro lado, representan conceptos bastante diferen-

tes acerca de la dinámica de las selvas húmedas durante el Pleistoceno. Un refugio vegetacional implica una reexpansión de tipos de selva muy similares a los que existieron antes del período adverso, mientras que un refugio florístico implica una nueva síntesis de la selva con base en elementos diversos después de cada ciclo de contracción. Durante los últimos años ha ocurrido un cambio general de opinión de aquel a este concepto; Prance y Davis (en Lewin, 1984) cada uno separadamente, sugieren como la hipótesis más probable para la historia de las selvas húmedas durante el Pleistoceno, que ocurren síntesis repetidas de las selvas que pueden dar origen en cada ocasión a agrupaciones florísticas muy diferentes de las anteriores.

Se han sugerido y utilizado varios criterios para la identificación de áreas de refugio. Estos se pueden dividir en términos generales entre los que tratan de la distribución actual de especies, y los que tratan de datos del ambiente y la vegetación del pasado (Haffer, 1982; Prance, 1982). Los datos del último tipo, a través de estudios de catálogos palinológicos fósiles, suelos y depósitos superficiales, etc., documentan el hecho de que han ocurrido cambios fuertes de los climas y la vegetación, y es el caso más usual que estos estudios indiquen la ausencia de refugios durante períodos determinados, pero no su presencia. La argumentación basada en la distribución actual de especies se concentra en los centros de endemismo (que indican refugios) y zonas de contacto entre especies emparentadas (que frecuentemente indican áreas entre refugios) (Haffer, 1982). La hipótesis de la correlación de los centros de endemismo con los refugios se basa en la hipótesis de que la fragmentación de una distribución anteriormente continua en varios refugios conduce en muchos casos a la diferenciación poblacional. Cabe señalar en este contexto que es muy probable que muchas especies *no* se diferenciaron bajo estas condiciones y que la expansión y refusión posterior de sus áreas de distribución dejaría pocas evidencias de su fragmentación anterior. Por lo tanto, las especies endémicas no son solamente de interés intrínseco, sino que además sirven como indicadores de los sitios donde otras especies pueden haber sobrevivido durante períodos adversos.

Esta lógica implica que los centros de disyunción también pueden servir como indicadores de refugios (Prance, 1982). Desde luego las distribuciones disyuntas pueden indicar simplemente habitats disyuntos (los que pueden ser o no refugios en el sentido actual, dependiendo del origen de su disyunción), como es el caso también de los centros de endemismo. La presencia de numerosas especies disyuntas en una área puede deberse a un evento de varianza, como el desarrollo de barreras climáticas dentro de una distribución anteriormente continua, o por otro lado puede deberse a la dispersión independiente a larga distancia de las varias especies. Este último caso puede de todos modos proporcionar información útil pues la dispersión repetida a la misma área, o proveniente de la misma área, indica una región actual de ambiente muy favorable para especies de las selvas húmedas; en algunos casos estas mismas regiones pueden haber servido como áreas más favorables en el pasado. Por otro lado, el caso de la vicarianza puede estar relacionado con un refugio actual o del pasado. En el caso de un refugio del pasado, es probable que sea del pasado reciente por lo cual las especies disyuntas no se han diferenciado notablemente; estas tal vez tienen potenciales de dispersión menores que otras especies de la selva cuya distribución actual es más amplia. Por lo tanto, la correlación de centros actuales de endemismo y de disyunción puede apoyar las hipótesis de las ubicaciones de refugios en el pasado.

La correlación adicional de estos fenómenos con factores ambientales actuales que podrían predisponer una área como un refugio (p. ej., precipitación muy elevada, especialmente cuando la causa se encuentra en factores orográficos de gran antigüedad) hace más fuerte el argumento (Haffer, 1969; Graham, 1982). Por otro lado, las áreas de alta diversidad de especies frecuentemente no corresponden a refugios del pasado, puesto que la diversidad es muy afectada por condiciones ambientales actuales y puede también indicar áreas de traslape de la distribución de especies después de su reexpansión desde varios refugios (Brown, 1982; Campbell & Frailey, 1984).

LA EVIDENCIA PALEOBOTANICA DEL MIOCENO AL PRESENTE

Dos catálogos palinológicos del Mioceno Inferior del área del arco del norte de Chiapas (Langenheim *et al.*, 1967; Rzedowski & Palacios, 1977), de quizás 20-25 ma AP (millones de años antes de presente) y antes de la orogénesis de las Montañas del Norte de Chiapas, indican que hubo bosques de bajas altitudes dominados por *Engelhardtia* con una mezcla de elementos de climas templados y cálido-húmedos. Existieron manglares con *Rhizophora* en la costa y selvas pantanosas con *Pachira*; *Hymenaea* parece haber sido un árbol común cerca de la costa. El elemento de clima templado en la flora es claro e incluye *Picea* (seguramente en tierras altas cercanas), *Engelhardtia* (probablemente en las tierras bajas), y muchas otras, lo cual indica condiciones climáticas más frescas que las del presente en esa región. Sin embargo, la presencia de géneros como *Rhizophora*, *Pelliciera* (un mangle restringido a zonas más cálidas que *Rhizophora*), *Iriarte*, *Hymenaea*, *Pachira*, y otros, excluye la posibilidad de un clima frío en las tierras bajas. La mezcla de elementos de zonas cálido-húmedas y templadas es notable pero, cuando se toma en cuenta el amplio espectro altitudinal seguramente representado en estas muestras polínicas, dicha mezcla no parece ser mucho más marcada que la que está presente en los actuales bosques de *Engelhardtia* (*Oreomunnea*) localizados en elevaciones mayores en México (Rzedowski & Palacios, 1977). No hay evidencia en estos catálogos de los géneros diagnósticos de las selvas húmedas actuales de la región, aunque hay registros de géneros que pueden habitar selvas húmedas más otros tipos de vegetación. Es interesante señalar también los registros de géneros arbóreos de angiospermas de probables afinidades sudamericanas (e. g., *Hymenaea*, *Iriarte*, *Guarea*) millones de años antes de que existiera el Istmo de Panamá, cuya existencia en forma continua data de 3-4 ma AP (Keigwin, 1978). Gentry (1982) da ejemplos de otros géneros en el registro fósil que apoyan la hipótesis de un intercambio florístico entre Norteamérica y Sudamérica antes del Eoceno.

Otro registro palinológico fósil más reciente del Mioceno Superior (ca. 10-12 ma AP; Graham, 1975, 1976), de los alrededores de Coatzacoalcos, Veracruz, al norte de Uxpanapa, es similar en muchos aspectos, pero muestra también diferencias importantes. El elemento de zonas templadas está bien desarrollado en esta flora de bajas altitudes. Graham sugiere una amplia distribución de bosques de pino y de encino y del bosque mesófilo templado en el sur de Veracruz en aquel entonces; también existieron manglares cerca de la costa. Aunque se registran muchos elementos de regiones cálido-húmedas en esa flora, existe poca evidencia de una selva tropical húmeda bien desarrollada y no se ha encontrado polen de los géneros que hoy día son los dominan-

tes de las selvas altas de la región, con la posible excepción de *Terminalia*. Sin embargo, entre los numerosos géneros registrados que pueden habitar en las selvas húmedas, se han reportado varias taxa que están casi restringidos a este tipo de vegetación (e. g., *Symphonia* y *Lecythidaceae* (*Gustavia*)) y que otra vez muestran la relación florística con Sudamérica. La presencia de estos taxa característicos de la selva húmeda tropical fue la base para la hipótesis de Graham (1982) de que existieron refugios para especies de selva húmeda en la región, posiblemente en la base de las montañas. Las áreas probables más cercanas en aquellos tiempos, antes del período de vulcanismo en Los Tuxtlas, incluyen al área del arco de Uxpanapa; es de interés señalar que las *Lecythidaceae* y *Symphonia* se conocen en México actualmente solamente de esta región y áreas muy cercanas.

Los datos incompletos del Mioceno, junto con otros estudios menos confiables del mismo período (e. g., Berry, 1923), muestran que antes del fin del Mioceno, ya existían en el sureste de México taxa característicos de las selvas húmedas tropicales. La vegetación generalizada de las tierras bajas de la región incluyó un numeroso componente templado, por lo menos periódicamente, además de elementos tropicales. Los elementos de la selva húmeda, incluyendo algunos de afinidad sudamericana, probablemente existieron durante períodos cortos o largos en áreas muy restringidas y no formaron un tipo de vegetación permanente y cohesivo similar a las selvas altas actuales de la región. Si existió algún tipo de selva húmeda tropical de amplia distribución y desarrollo durante este período, seguramente fue muy diferente a la de hoy, si se toma en cuenta la ausencia de los dominantes actuales en el registro fósil.

Casi no existe información paleobotánica para el Plioceno y las partes tempranas y medianas del Pleistoceno. Graham (1975) ha señalado que las condiciones generales frescas del Mioceno continuaron y aumentaron durante el Plioceno culminando en los ciclos glaciales del Pleistoceno en las zonas templadas; por lo tanto, es poco probable que ocurriera cualquier expansión de las selvas tropicales por períodos largos. Sin embargo, la expansión geográfica de las selvas húmedas puede ocurrir muy rápidamente durante períodos cortos de climas cálido-húmedos, como en el caso de los períodos interglaciales del Pleistoceno; en los últimos 10,000 años, dicho período ha sido suficiente para el desarrollo y la expansión de las selvas húmedas sobre grandes extensiones de tierra. Además, la conexión terrestre con Sudamérica se completó durante la segunda mitad del Plioceno, facilitando la migración rápida de especies de las selvas sudamericanas al norte de Centroamérica. Por lo tanto, es crítica la necesidad de información paleobotánica para estos períodos. Aunque no existe información en los registros palinológicos para la mayoría de los géneros dominantes de las selvas actuales sino desde hasta hace apenas 10,000 años al presente, no puede descartarse su presencia en épocas más antiguas.

Los estudios de secuencias palinológicas también son escasos para el Pleistoceno tardío del norte de Centroamérica. Los registros palinológicos y los estudios de glaciación en el altiplano central de México (Sears & Clisby, 1955; Heine, 1984) indican que hubo oscilaciones de temperatura y de precipitación, con los cambios vegetacionales respectivos durante este período; Toledo (1982) ha resumido los datos para los últimos 40,000 años. Van der Hammen (1982) ha caracterizado los cambios de clima y vegetación en Colombia durante el último avance glacial (ca. 80,000-10,000 AP); la primera mitad de ese intervalo es relativamente húmeda, va seguida por un período

muy seco (21,000-12,500 AP) durante el máximo de la glaciación norteamericana y termina con un período más húmedo al principio del Holoceno. Se conocen muchas secuencias palinológicas del Holoceno en el norte de Centroamérica y el sureste de México, algunas de áreas propuestas aquí como refugios (e. g., Tsukada & Deevey, 1967, para Izabal), pero estos registros no son lo suficientemente prolongados para extenderse más allá de las selvas actuales de la región.

Por lo tanto, el único estudio palinológico regional útil en este sentido para el Pleistoceno tardío es el de Leyden (1984) del centro del Petén, una área cubierta en la actualidad por una selva subperennifolia. Su estudio documenta claramente la existencia de un matorral disperso de *Juniperus* en el centro del Petén durante finales del Pleistoceno, antes de ca. 11,000 AP, que fue reemplazado por un bosque de *Quercus*, *Pinus* y *Chaetoptelea* (*Ulmus*) a principios del Holoceno; este último dió lugar rápidamente a la selva tropical de *Brosimum* y otras especies. Este estudio documenta para el norte de Centroamérica la transición de un clima árido a uno más húmedo a principios del Holoceno, según lo han propuesto Van der Hammen y otros autores para las tierras bajas del trópico en general. Aunque estos datos documentan con claridad el cambio vegetacional en las tierras bajas del norte de Centroamérica y la presión consecuente sobre la vegetación selvática húmeda, no muestran que no existieran especies de selvas húmedas en la región durante este período. El sitio del estudio del Leyden (Fig. 2) está ubicado en el presente en una región de selva subperennifolia relativamente seca, lejos de las áreas de alta precipitación con selvas bien desarrolladas como, por ejemplo, el área de Izabal. Las especies y géneros arbóreos dominantes mencionados por Leyden, como *Manilkara* y *Brosimum alicastrum*, generalmente son las especies "tolerantes" de Toledo (1982), con tolerancias ecológicas amplias, y en general son las especies dominantes en tipos de selvas marginales desde el punto de vista climático o edáfico (Rzedowski, 1978). Por lo tanto, estos datos de las selvas húmedas marginales de áreas alejadas de los refugios propuestos en el presente artículo, son importantes para documentar los cambios generales de clima y vegetación, pero no directamente para la historia de los refugios de las especies de selvas húmedas.

En resumen, los rasgos esenciales de la historia paleobotánica conocida del Neogeno-Pleistoceno del norte de Centroamérica y el sureste de México son:

1. No existe evidencia en la literatura de una selva húmeda bien desarrollada en el Mioceno, aunque algunos elementos de selva húmeda con afinidad sudamericana ya se encontraban en la región, probablemente en áreas restringidas; las especies dominantes de las selvas actuales de la región eran escasas o estaban ausentes.

2. Esencialmente, no existen datos para el Plioceno, período en que se completó la conexión terrestre a Sudamérica, o para la mayor parte del Pleistoceno. Aunque el clima era en general fresco o frío, se caracterizó por oscilaciones. Posiblemente los períodos interglaciales y otros períodos cálido-húmedos dieron tiempo suficiente para el desarrollo y la expansión rápida de las selvas altas en la región a partir de Sudamérica, de la parte sur de Centroamérica, o de refugios locales, en varias ocasiones.

3. Al final del Pleistoceno, la extensión cubierta por las selvas lluviosas fue mucho menor que en la actualidad; de hecho, no hay evidencia clara en los registros de que haya existido en cualquier parte de Centroamérica o el sureste de México.

4. Durante los últimos 10,000 años, la distribución de la vegetación de las selvas húmedas se ha expandido rápidamente hasta cubrir grandes extensiones.

LOS REFUGIOS DEL ÁREA DEL ARCO

El área del arco, que comprende a Uxpanapa, el sur de Tabasco, y el norte de Chiapas, es claramente un centro de endemismo y disyunción de especies de la selva lluviosa, según los datos que aquí se presentan. Este hecho destaca aún más a la luz de la generalización de Rzedowski (1978) de que las selvas húmedas tropicales de México son notablemente pobres en número de especies endémicas. El área del arco se caracteriza por su alta precipitación, quizás la mayor de las tierras bajas de México, y es probable que la precipitación haya sido relativamente alta también aún en períodos secos en el pasado. La edad de las sierras que provocan esta alta precipitación es del Mioceno y de mayor edad. La combinación de estos datos climáticos, geológicos y de la distribución de especies indica que toda o parte del área del arco probablemente ha servido como una área de refugio para especies de las selvas húmedas tropicales en el pasado. Puede ser que la zona de Uxpanapa represente una área especialmente rica dentro de este refugio, o quizás simplemente una área bien colectada. Es importante tomar en cuenta en este sentido que la parte oriental del área del arco se estudió solamente por su relación con la zona de Uxpanapa; un grupo distinto de especies endémicas y disjuntas ocurre también en esta parte oriental. Queda por definir si existen otros pares de especies endémicas, como en el caso de *Biophytum*, indicando una diferenciación este-oeste en cuanto al elemento endémico del área del arco.

Parece claro que existe una relación florística, especialmente en cuanto a las especies disjuntas, entre el área del arco y las selvas exuberantes del "área de Izabal", que comprende el sur de Belice, el sur del Petén, Izabal, y Alta Verapaz, una área que también destaca por su alta precipitación. Varias especies son endémicas a la región del arco y al área de Izabal en conjunto. Por lo tanto, es probable que el área de Izabal también haya servido como un refugio para especies de la selva lluviosa. A veces toda el área del arco más la de Izabal, al estar unidas con la parte occidental de la Selva Lacandona tal vez sirvieron como una sola área de refugio.

Los diferentes grados de divergencia de las poblaciones aisladas probablemente reflejan, no solamente las diferencias intrínsecas de la velocidad y modo evolutivos, sino también diferencias en la duración del aislamiento. Algunas de las especies se han diferenciado tanto en su morfología respecto a sus congéneres (e. g., *Recchia simplicifolia*, la única especie con hojas simples en un género caracterizado por hojas compuestas (Wendt & Lott, 1985)) que se podrían considerar con cierta justificación como géneros distintos; de hecho, existen por lo menos tres géneros nuevos aparentemente endémicos a la región. Otras especies endémicas, aunque claramente distintas, son muy cercanas morfológicamente a sus congéneres. Geográficamente, las especies endémicas pueden encontrarse muy lejos o cerca de las especies más emparentadas. Muchas especies son simplemente disjuntas, generalmente con respecto al área del Izabal y muestran poca o ninguna diferenciación morfológica. Estos datos en conjunto indican un número separado de eventos de aislamiento (refugios) durante diferentes períodos en el área. Esto concuerda con la naturaleza fuertemente cíclica del paleodima, comprobada para el Pleistoceno en México, como anteriormente se ha señalado. Sin embargo, queda claro que los refugios no necesariamente ocurrieron en la misma área en cada ciclo sucesivo de degradación climática.

Andersson (1979), en su estudio de *Ischnosiphon* (Marantaceae), trata del mismo con-

cepto de varios períodos secuenciales de aislamiento geográfico, con base en evidencia fitogeográfica. En su trabajo se plantea la hipótesis de varios refugios, distintos en tiempo y ubicación geográfica, para explicar los patrones de distribución de niveles taxonómicos diferentes dentro de un solo género del Nuevo Mundo. En el presente trabajo, se infiere una historia de varios períodos de aislamiento en más o menos el mismo lugar, basado en las diferencias en divergencia morfológica que se muestran en las especies endémicas y disjuntas de un solo lugar. Los dos métodos señalados —el de trabajar con un grupo taxonómico, y el de trabajar con una flora local— apoyan la hipótesis de contracciones y conjunciones repetidas de las selvas del Nuevo Mundo, en concordancia con los registros palinológicos y paleoclimáticos. Sin embargo, cabe enfatizar en el presente caso la dificultad de determinar la secuencia cronológica de los eventos que dieron origen a los patrones que muestran varios taxa de una sola flora, dadas las grandes diferencias que pueden ocurrir entre varios grupos en cuanto a la velocidad de la diferenciación morfológica; queda simplemente como una hipótesis que los fenómenos que han dado origen a las especies muy diferenciadas ocurrieron antes de los fenómenos causantes de las disyunciones.

La evidencia paleobotánica es muy escasa y todavía no apoya ni niega claramente estas hipótesis, aunque sí muestra claramente que las selvas tropicales húmedas no existieron ni en su forma ni en su extensión actual sin interrupción durante el Cenozoico tardío en la región. Sin embargo, la presencia de bajas concentraciones de polen de especies de selva húmeda durante el Mioceno tardío y la naturaleza claramente cíclica del clima durante el Pleistoceno, concuerdan con la hipótesis de áreas de refugios recurrentes. Cabe la posibilidad de que algunas de las especies anteriormente mencionadas que muestran una diferenciación morfológica espectacular respecto a sus congéneres, se hayan originado durante el Mioceno, mientras que la mayoría de las disjuntas probablemente datan del Pleistoceno tardío.

Basado en la alta precipitación actual en el área del arco, es probable que se registraran condiciones relativamente húmedas durante períodos secos. A pesar de esto, la tendencia hacia períodos más fríos quizá haya sido más crítica en la historia vegetacional del norte de Centroamérica y sureste de México (Graham, 1982). La ubicación de la región cerca del límite septentrional del trópico sugiere que los efectos de las glaciaciones pleistocénicas fueron más marcados que en las áreas ecuatoriales, especialmente en cuanto a cambios de temperatura. A este factor atribuye en parte Gentry (1982) la diversidad relativamente baja de las selvas húmedas tropicales mexicanas. Toledo (1982) sugiere que las temperaturas más bajas fueron el factor crítico durante los últimos 40,000 años; también distingue entre aquellas áreas que podrían servir como refugio durante ciclos de períodos fríos y secos (refugios primarios) de aquellas que podrían servir únicamente durante ciclos secos pero no fríos (refugios secundarios). Por lo tanto, queda por explicar cómo el área del arco podría haber servido como refugio durante períodos frescos.

En primer lugar, se considera que la selva lluviosa de México requiere temperaturas anuales medias de 20°C o más (Toledo, 1982) y el mismo autor sugiere una depresión media de temperatura de 5°C durante los períodos más fríos del Pleistoceno tardío en el sureste de México. Los datos climatológicos de las estaciones meteorológicas ubicadas a menos de 700 m.s.n.m. en el área del arco (Cardoso., 1979; Comisión de Papaloapan, datos inéditos) indican temperaturas medias anuales actuales de 24.2-26.6°C,

de tal manera que estas áreas de tierra baja podrían haber presentado temperaturas medias anuales cerca o arriba de los 20°C a lo largo del Pleistoceno tardío, según la fórmula de Toledo. Aunque esta fórmula toma en cuenta un solo factor, subraya el hecho de que las temperaturas medias actuales de las tierras bajas del área son muy arriba del mínimo necesario para el desarrollo de la selva alta perennifolia.

La ubicación fisiográfico-topográfica del área del arco también es importante. Los datos palinológicos del Mioceno tardío de Coatzacoalcos muestran una abundancia de especies de climas templados cerca del nivel del mar, mientras que el polen escaso de especies de selva cálido-húmeda en la misma muestra, indica que estas especies provienen de una área relativamente cercana, seguramente también no muy arriba del nivel del mar. Esto sugiere que la temperatura no fue el único factor crítico en la distribución de las especies de climas templados en la región. La precipitación podría haber sido un factor. Sin embargo, por su ubicación al pie de un sistema montañoso, el área del arco ofrece cuando menos dos ventajas adicionales: buen drenaje y una diversidad de microclimas. Como consecuencia de los cambios del nivel del mar documentados para la región (Toledo, 1982), las planicies costeras bajas frecuentemente han estado sumergidas, pantanosas, o mal drenadas. Hoy en día, las comunidades vegetales de zonas cálido-húmedas en México dominadas por elementos de clima templado, como las de *Quercus oleoides*, generalmente se encuentran restringidas a áreas de drenaje deficiente (Toledo, 1982). Por lo tanto, con temperaturas descendentes y con fluctuaciones en el nivel del manto freático y del mar, no puede esperarse que las selvas lluviosas persistieran en estas planicies costeras, mientras que la región de mejor drenaje dentro del área del arco sería más ventajosa para su sobrevivencia. Además, el mosaico de microhabitats presentado por las cañadas, lomas, y planicies del arco, consecuencia tanto de temperatura como de humedad disponible, también favorecería la sobrevivencia de estas especies.

Sin embargo, bajo las condiciones relativamente rigurosas de períodos secos y fríos, la vegetación de las selvas lluviosas no debe haber sobrevivido en forma intacta en áreas reducidas (refugios vegetacionales). Es más factible que algunas especies selváticas sobrevivieron gracias a su incorporación a nuevas combinaciones vegetacionales florísticas formadas por mezclas de elementos de climas húmedo-templados y húmedo-cálidos. Aquellas áreas donde las condiciones ambientales favorecieron la incorporación de un alto número de especies características de selvas lluviosas a estos nuevos tipos de vegetación, podrían considerarse como refugios florísticos. Los altos porcentajes de elementos de climas húmedo-tropicales en los actuales bosques mesófilos de montaña de México (Miranda & Sharp, 1950; Rzedowski, 1978; Rzedowski & Palacios, 1977) probablemente se deben en gran parte a una larga historia de proximidad y mezcla de las floras inducidas por los ciclos climáticos.

El área de Chimalapa en Oaxaca, inmediatamente al sur de la zona de Uxpanapa en el Istmo de Tehuantepec, es de interés en el intento de visualizar el tipo de refugio florístico complejo y dinámico que aquí se propone. Esta área, a sotavento de la Sierra de Tres Picos, presenta una precipitación anual media quizás apenas superior a la mitad de la de Uxpanapa. Cerca de Santa María Chimalapa, la topografía compleja de cañones, pendientes y crestas mantiene una mezcla impresionante de elementos de climas templados y tropicales a altitudes bajas. Dentro de una área de cerca de 1 km² y con altitud de 250-350 m., uno puede encontrar una mezcla compleja de selva húme-

da con especies básicas como *Guatteria anomala* y *Dialium guianense*; bosque disperso de encino con cuatro especies de *Quercus* cuando menos; bosque de *Pinus oocarpa*; y elementos de clima templado como *Liquidambar* y *Pinus chiapensis*. (Esta última especie al parecer fue anteriormente aún más abundante en las tierras bajas de la región, pero fue cortada extensamente por los españoles para la construcción de barcos durante el principio del siglo dieciocho pues Chimalapa era la única área en México con pino blanco relativamente accesible por medio de los grandes ríos de las tierras bajas (Béthancourt Massieu, 1960)). Algunos de estos elementos parecen invadirse mutuamente, especialmente los de clima húmedo-tropical y los de clima húmedo-templado, mientras que otros se mantienen muy discretos y en sus límites, por ejemplo, donde colinda la selva húmeda con el bosque de *Pinus oocarpa*. La dificultad de interpretar esta mezcla de tipos de vegetación basándose en muestras de polen es obvia.

Toledo (1982) ha propuesto varios refugios pequeños y discretos en el sureste de México y el norte de Centroamérica durante los últimos 40,000 años. El área de Izabal se encuentra representada en sus refugios de las Montañas Maya y de Izabal, pero este autor no incluye el área del arco como refugio. Brown (1982) ha propuesto un refugio selvático guatemalteco mucho más amplio para el período 20,000-12,000 AP, el último período seco-frío; este refugio se extiende desde el norte de Honduras y el área de Izabal, a través de la parte occidental de la Selva Lacandona, al área del arco, y continúa hacia el norte de Oaxaca y otras partes del sur de Veracruz. El núcleo del refugio de Brown —Izabal hasta el arco— es apoyado por el presente estudio.

No cabe duda de que existieron otros refugios para especies de las selvas húmedas en el norte de Centroamérica y el sureste de México, como lo ha señalado Toledo (1982). Varios patrones florísticos notables pertinentes a este problema no se han incluido en el presente estudio. Por ejemplo, varios taxa son disyuntos entre el área del arco y el área de Los Tuxtlas (Fig. 2) y son endémicos de esta región, por ejemplo, el género *Olmeca*, especies nuevas de *Pouteria*, *Licaria*, *Guamia*, y *Sophora*, y *Amphitecna tuxtliensis*. Quedan por estudiar este y muchos otros patrones.

Además, la nueva conjunción de las selvas húmedas tropicales después de cada ciclo adverso claramente no se basó totalmente en las especies de refugios relativamente húmedos. Sin duda algunas especies emigraron a la región desde el sur en épocas relativamente recientes, o quizás en varias ocasiones. Otras especies que hoy en día son componentes importantes de las selvas húmedas de la región, especialmente de los tipos más secos, muestran tolerancias ecológicas muy amplias y podrían haber sobrevivido como especies comunes en tipos de vegetación mucho más secos, como lo hacen en unos casos en la actualidad (las especies tolerantes según el concepto de Toledo (1982), como *Brosimum alicastrum*, *Calophyllum brasiliense*, *Bursera simaruba*, etc.) Por lo tanto, es probable que unas áreas de vegetación de climas secas también hayan servido, en cierto sentido, como refugios florísticos para especies de las selvas húmedas tropicales. Algunas especies endémicas de las selvas de la región, como *Recchia simplicifolia*, probablemente representan la adaptación de estirpes mexicanas de vegetación xerófitica a las condiciones de las selvas húmedas. Estos últimos dos puntos reflejan la importancia que ha tenido la flora xerófitica mexicana en el desarrollo y sobrevivencia de las floras de las selvas húmedas de la región en la forma enfatizada por Toledo (1982). Así es que los refugios, aunque han jugado un papel clave en la dinámica histórica

de las floras y selvas húmedas tropicales de México, son solamente un componente del complejo proceso de la evolución de las selvas lluviosas.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Efraím Hernández Xolocotzi sus críticas y revisión editorial del manuscrito y su impulso inicial para llevar a cabo los estudios en Uxpanapa; a Fernando Chiang C., Alan Graham, Ghilleen Prance, Víctor Manuel Toledo y un revisor anónimo sus comentarios y críticas al manuscrito; a Clark Cowan, cuyas colectas de Tabasco han sido muy importantes en el desarrollo de la presente hipótesis, por información acerca de las plantas del sur de Tabasco; a muchos especialistas por su ayuda en la identificación de ciertos grupos, y especialmente a Mario Sousa S., David Lorence y George Schatz por la información acerca de las Leguminosae, Rubiaceae y Annonaceae respectivamente; a Agustín Villalobos C., Isidro Navarrete S. y muchos otros por su ayuda y compañerismo en el campo; al Plant Resources Center de la Universidad de Texas y su director, Billie Lee Turner, por las facilidades proporcionadas durante una parte de la preparación del manuscrito; y al Centro de Botánica del Colegio de Postgraduados y a la Comisión del Papaloapan, S.A.R.H., por su continuo apoyo a estos estudios.

LITERATURA CITADA

- ANDERSSON, L. 1979. Multi-layered distribution patterns and the hypothesis of rain forest refuges. *Bot. Not.* 132:185-190.
- BERG, C. C. & T. WENDT. 1986. A new species of *Dorstenia* (Moraceae) from Mexico. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. C.* 89:129-132.
- BERRY, E. W. 1923. Miocene plants from southern Mexico. *Proc. U. S. Natl. Mus.* 62(19):1-27, lám. 1-7.
- BÉTHANCOURT MASSIEU, A. DE. 1960. Arboladuras de Santa María de Chimalapa, Tchuantepec, en las construcciones navales indianas 1730-1750. *Revista de Indias* 20:65-101.
- BROWN, K. S., JR. 1982. Paleocological and regional patterns of evolution in neotropical forest butterflies. Pp. 255-308. *In:* G. T. Prance, editor. *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia Univ. Press, New York.
- CAMPBELL, K. E., JR., & D. FRAILEY. 1984. Holocene flooding and species diversity in southwestern Amazonia. *Quaternary Research* 21:369-375.
- CARDOSO C., M. D. 1979. El clima de Chiapas y Tabasco. *Inst. Geogr., U.N.A.M., México*.
- GARCÍA, E. 1970. Los climas del estado de Veracruz (según el sistema de clasificación de Köppen modificado por la autora). *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.* 41:3-42.
- . 1973. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). 2a. Ed. *Inst. Geogr., U.N.A.M., México*.
- GENTRY, A. H. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69:557-593.
- GRAHAM, A. 1975. Late Cenozoic evolution of tropical lowland vegetation in Veracruz, México. *Evolution* 29:723-735.
- . 1976. Studies in Neotropical Paleobotany. II. The Miocene communities of Veracruz, México. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 63:787-842.
- . 1982. Diversifications beyond the Amazon basin. Pp. 78-90. *In:* G. T. Prance, editor. *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia Univ. Press, New York.
- HAFFER, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165:131-137.

- . 1982. General aspects of the refuge theory. Pp. 6-24. *In*: G. T. Prance, editor. *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia Univ. Press, New York.
- HEINE, K. 1984. Comment on "Pleistocene glaciation of Volcano Ajusco, central Mexico, and comparison with the standard Mexican glacial sequence" by Sidney E. White and Salvatore Valastro, Jr. *Quaternary Research* 22:242-246.
- KEIGWIN, L. D., JR. 1978. Pliocene closing of the Isthmus of Panama, based on biostratigraphic evidence from nearby Pacific Ocean and Caribbean Sea cores. *Geology* 6:630-634.
- LANGENHEIM, J. H., B. L. HACKNER & A. BARTLETT. 1967. Mangrove pollen at the depositional site of Oligo-Miocene amber from Chiapas, México. *Bot. Mus. Lc.affl.* 21:289-324.
- LEWIN, R. 1984. Fragile forests implied by Pleistocene pollen. *Science* 226:36-37.
- LEYDEN, B. W. 1984. Guatemalan forest synthesis after Pleistocene aridity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 81:4856-4859.
- LUNDELL, C. L. 1945. The vegetation and natural resources of British Honduras. Pp. 270-273. *In*: F. Verdoorn, editor. *Plants and Plant Science in Latin America*. *Chronica Botanica*, Waltham, Mass.
- MIRANDA, F., & A. J. SHARP. 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern Mexico. *Ecology* 31:313-333.
- MÜLLERRIED, F. K. G. 1982. *Geología de Chiapas*. Ed. 2. Colección libros de Chiapas. Gobierno del Estado de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez.
- PORTIG, W. H. 1976. The climate of Central America. Pp. 405-478. *In*: W. Schwerdtfeger, editor. *World Survey of Climatology*. Vol. 12. *Climates of Central and South America*. Elsevier, Amsterdam.
- PRANCE, G. T. 1982. A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climate changes in the neotropics. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69:594-624.
- RZEDOWSKI, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México.
- & R. PALACIOS CHÁVEZ. 1977. El bosque de *Engelhardtia (Oreomunna) mexicana* en la región de Chinantla (Oaxaca, México) - una reliquia del Cenozoico. *Bol. Soc. Bot. México* 36:93-123, lám. 1-34.
- SEARS, P. B., & K. H. CLISBY. 1955. Palynology in southern North America. Part IV: Pleistocene climate in Mexico. *Geol. Soc. America Bull.* 66:521-530.
- STANDLEY, P. C., & J. A. STEYERMARK. 1945. The vegetation of Guatemala, a brief review. Pp. 275-278. *In*: F. Verdoorn, editor. *Plants and Plant Science in Latin America*. *Chronica Botanica*, Waltham, Mass.
- TOLEDO, V. M. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. Pp. 93-111. *In*: G. T. Prance, editor. *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia Univ. Press, New York.
- TSUKADA, M., & E. S. DEEVEY JR. 1967. Pollen analysis from four lakes in the southern Maya area of Guatemala and El Salvador. Pp. 303-331. *In*: E. J. Cushing & H. E. Wright, editores. *Quaternary Paleocology*. *Proc. VII Cong. Int. Assoc. Quaternary Res.*, Vol. 7. Yale Univ. Press, New Haven.
- VAN DER HAMMEN, T. 1982. Paleocology of tropical South America. Pp. 60-66. *In*: G. T. Prance, editor. *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia Univ. Press, New York.
- WENDT, T. 1983 [1984]. *Plantae Uxpanapae I. Colubrina johnstonii* sp. nov. (Rhamnaceae). *Bol. Soc. Bot. México* 44:81-90.
- . 1987. *Plantae Uxpanapae III. A New species of Biophytum (Oxalidaceae) and five genera new for the Mexican flora*. *Brittonia* 39:133-138.
- & E. J. LOTT. 1985. A new simple-leaved species of *Recchia* (Simaroubaceae) from southeastern Mexico. *Brittonia* 37:219-225.
- , S. A. MORI & G. T. PRANCE. 1985. *Eschweilera mexicana* (Lecythidaceae): A new family for the flora of Mexico. *Brittonia* 37:347-351.
- WEST, R. C. 1964. Surface configuration and associated geology in Middle America. Pp. 33-83. *In*: R. C. West, editor. *Handbook of Middle American Indians*. Vol. 1. *Natural Environments and Early Cultures*. Univ. Texas Press, Austin.

CUADROS 1-5. Datos de distribución de especies de interés de la zona de Uxpanapa, basados en monografías y floras pertinentes, la revisión de los herbarios CHAPA, MEXU, TEX/LL, y US, y en algunos casos la consulta con especialistas. Abreviaturas: Ant.: Antillas; Bel.: Belice; C. Am.: Centroamérica; C. R.: Costa Rica; Chis.: Chiapas; Guat.: Guatemala; Hond.: Honduras; Iz.: Izabal; Méx.: México; Nic.: Nicaragua; Oax.: Oaxaca; Pan.: Panamá; S. Am.: Sudamérica; Tab.: Tabasco; Uxp.: Uxpanapa; Ver.: Veracruz; VP: Verapaz. Algunas especies listadas para Uxpanapa se encuentran también en partes colindantes de Chiapas.

CUADRO 1

ESPECIES ENDEMICAS DE LA ZONA DE UXPANAPA

Especie	Especie(s) emparentada(s) y su(s) distribución(es)
1. Begonia lynceorum Burt-Utley	<i>B. calderonii</i> Standl. Guat. (muchos deptos.); El Salvador
2. Colubrina johnstonii Wendt	<i>C. heteroneura</i> (Griseb.) Standl. Méx. y C. Am. <i>C. elliptica</i> (Sw.) Brizicky & Stern. <i>C. spinosa</i> Donn. Sm.
3. Diplopterys mexicana B. Gates	(el resto del género es sudamericano)
4. Dorstenia uxpanapana Berg & Wendt	<i>D. umbricola</i> A.C. Smith Perú
5. Eschweilera mexicana Wendt, Mori & Prance	<i>E. hondurensis</i> Standl. Hond.
6. Chiangiodendron	géneros <i>Eleutherandra</i> , <i>Baileyoxylon</i> Malasia-Australia
7. Lophostachys uxpanapensis Acosta-C.	¿ <i>L. diandra</i> Nees? Brasil
8. Ocotea uxpanapana Wendt & van der Werff	<i>O. eucuneata</i> Lundell Chis.; Guat.; Bel.
9. Rinorea uxpanapana Wendt	<i>R. crenata</i> Blake C.R.
10. Sterculia sp. nov. 1	<i>Sterculia</i> sp. nov. 2 área del arco
11. Tapirira sp. nov.	<i>T. marchandii</i> Engl. S. Am.
12. Zamia purpurea Vovides, Rees & Vázquez-Torres	<i>Z. skinneri</i> Warcz. C.R.-Pan.
13. Annonaceae, género nuevo	
14. Crossopetalum densiflorum Lundell	
15. Crossopetalum minimiflorum Lundell	

Cuadro 1 (Cont.)

Especie	Especie(s) emparentada(s) y su(s) distribución(es)
16. Desmopsis sp. nov. 1	
17. Desmopsis sp. nov. 2	
18. Hernandia sp. nov.	
19. Hoffmannia sp. nov.	
20. Ibarraca wendtii Lundell	
21. Inga tenuipedunculata J. León	
22. Lonchocarpus sp. nov.	
23. Maytenus wendtii Lundell	
24. Mollinedia sp. nov.	
25. Neea sp. nov.	
26. Parathesis kochii Lundell	
27. Parathesis navarretii Lundell	
28. Parathesis perpunctata Lundell	
29. Parathesis villalobosii Lundell	
30. Parathesis wendtii Lundell	
31. Peperomia sp. nov.	
32. Rondeletia sp. nov. 1	
33. Rondeletia sp. nov. 2	
34. Rutaceae , género nuevo	
35. Stenanona sp. nov.	
36. Tridimeris sp. nov.	

CUADRO 2

ESPECIES O PARES DE ESPECIES ENDEMICAS DEL ARCO DE ALTA PRECIPITACION CON
DISTRIBUCION EN UXPANAPA Y S. TABASCO Y/O N. CHIAPAS

Especie	Distribución	Especie(s) más emparentada(s) y su(s) distribución(es)
1. <i>Amphitecna regalis</i> (Linden) A. Gentry	Uxp.; s. Tab.; n. Chis.	<i>A. macrophylla</i> (Seem) Baill. cen. Ver. <i>A. megaphylla</i> (Donn.Sm.) A Guat. (Alta VP) Gentry
2. <i>Biophytum</i> spp.: a) <i>cowanii</i> Wendt b) sp. nov.	Uxp. S. Tab.	<i>B. mucronatum</i> Lourteig Pan.
3. <i>Decazyx esparzae</i> F. Chiang	Uxp.; s. Tab.	<i>D. macrophyllus</i> Pitt. & Blake Guat. (Iz.); Hond.
4. <i>Elaeagia uxpanapensis</i> Lorence	Uxp.; n. Chis.	<i>E. auriculata</i> Hemsl. Guat. (Baja VP, Chiquimula); C. Am.-Pan.
5. <i>Garcia parviflora</i> Lundell	Uxp.; s. Tab.; n. Chis.	<i>G. nutans</i> Rohr oe., cen., y s. Méx.; C. Am.-S. Am.-Pan.
6. <i>Recchia simplicifolia</i> Wendt & Lott	Uxp.; s. Tab.; n. Chis.	(resto del género) vertiente del Pacífico, Oax. a Jalisco, Méx.
7. <i>Sterculia</i> sp. nov. 2	Uxp.; s. Tab.	<i>S.</i> sp. nov. 1 Uxpanapa
8. <i>Pilea</i> sp. nov. 1	Uxp.; n. Chis.	
9. <i>Pilea</i> sp. nov. 2	Uxp.; s. Tab.	
10. <i>Pithecellobium furcatum</i> Benth	Uxp.; s. Tab.	
11. <i>Sapranthus humilis</i> Miranda	Uxp.; n. Chis.	

CUADRO 3

ESPECIES CONOCIDAS EN MEXICO SOLAMENTE DEL AREA DE LA ZONA DE UXPANAPA Y CON DISTRIBUCIONES EN OTROS PAISES

Especie	Distribución en Guatemala y Belice	Distribución en otros países
1. Banisteriopsis cornifolia (H.B.K.) Robinson	Guat. (Iz., Retalhuleu); Bel.	C. Am.-S. Am.
2. Bolbitis hemiotis (Maxon) Ching	---	Venezuela; Trinidad (¿Ecuador?, ¿Jamaica?)
3. Casearia arborea (L. Rich.) Urb.	Guat. (Iz., Petén); Bel.	C. Am.- S. Am., Ant.
4. Licania sparsipilis Blake	Guat. (Iz.); Bel.	---
5. Lonchocarpus sp. nov. 2	---	Jamaica
6. Lonchocarpus sp. nov. 3	Guat. (Alta VP; Petén)	---
7. Marcgravia nepenthoides Seem.	Guat. (Alta VP, Iz., Petén, Zacapa); Bel.	C. Am.-Pan.
8. Marila laxiflora	Guat. (Alta VP); Bel.	C. Am.-S. Am.
9. Martinella obovata (H.B.K.) Bur. & Schum.	Guat. (Iz.); Bel.	C. Am.-S. Am.
10. Miconia barbinervis (Benth.) Tr.	Guat. (Alta VP, Huehuetanago)	C. Am.-S. Am.
11. Micropholis guatemalensis Lundell	Guat. (Iz.)	---
12. Napeanthus bracteatus C. Morton	Guat. (Alta VP)	---
13. Pouteria neglecta Cronquist	Guat. (Iz., Petén); Bel.	C. Am.-Pan.; ¿Perú?
14. Pseudocatalpa caudiculata (Standl.) A. Gentry	Guat. (Alta VP, Iz., Retalhuleu); Bel.	---
15. Psychotria calophylla Standl.	Guat. (Iz.)	Pan.
16. Rinorea deflexiflora Bartlett	Guat. (vertiente del Pacífico); Bel.	C. R., Pan.

Cuadro 3 (Cont.)

Especie	Distribución en Guate- mala y Belice	Distribución en otros países
17. <i>Rourea schippii</i> Standl.	Guat. (Alta VP, Petén); Bel.	Hond.
18. <i>Schlegelia parviflora</i> (Oerst.) Monachino	Guat. (Alta VP, Baja VP, Iz., Quiché); Bel.	C. Am.-S. Am.
19. <i>Siparuna tonduziana</i> Perkins	Guat. (Iz.)	C. Am.-Pan.

CUADRO 4

ESPECIES CONOCIDAS EN MEXICO SOLAMENTE DEL ARCO DE ALTA PRECIPITACION
CON DISTRIBUCIONES EN UXPANAPA Y S. TABASCO Y/O N. CHIAPAS
Y CON DISTRIBUCIONES EN OTROS PAISES

Especie	Distribución en México	Distribución en Guatemala y Belice	Distribución en otros países
1. <i>Brosimum lactescens</i> (S. Moore) Blake	Uxp. y Coatzacoalcos (Ver.); s. Tab.; n. Chis.	Guat. (Alta VP); Bel.	C. Am.-S. Am.
2. <i>Cassipourea guianensis</i> Aubl.	Uxp.; s. Tab.	Guat. (Alta VP, Iz., Petén, Suchitepéque); Bel.	C. Am.-S. Am.; Ant.
3. <i>Erythrochiton lindenii</i> (Baill.) Hemsl.	Uxp.; s. Tab.; n. Chis.	---	Nic.; C.R.; Pan.
4. <i>Licania hypoleuca</i> Benth.	Uxp. y Coatzacoalcos (Ver.); s. y e. Tab.; n. Chis.	Guat. (Alta VP, Iz., Petén); Bel.	C. Am.-S. Am.
5. <i>Oleandra articulata</i> (Sw.) Presl.	Uxp.; n. Chis.	Guat. (Alta VP., Iz.); Bel.	C. Am.-S. Am.; Ant.
6. <i>Pilea pansamalana</i> Donn. Sm.	Uxp.; s. Tab.; n. Chis.	Guat. (Alta VP, Huehuetenan- go, Quiché)	---
7. <i>Sorocea affinis</i> Hemsl.	Uxp.; s. Tab..	Guat. (Iz.)	C. Am.-Pan.

Cuadro 4 (Cont.)

Especie	Distribución en México	Distribución en Guatemala y Belice	Distribución en otros países
8. <i>Sparattanthelium amazonum</i> Mart. (incluyendo <i>S. septentrionale</i> Sandw.?)	Uxp.; n. Chis.; ¿Tab.?	Guat. (Iz.)	¿Hond.?, ¿S. . .
9. <i>Symphonia globulifera</i> L.	Uxp. y Coatzacoalcos (Ver.); s. Tab.	Guat. (Alta VP, Iz., Petén); Bel.	C. Am.-S. Am.; Ant.; Africa y Madagascar.
10. <i>Trichomanes membranaceum</i> L.	Uxp.; s. Tab.	Guat. (Iz.); Bel.	C. Am.-S. Am.; Ant.

CUADRO 5

ALGUNAS ESPECIES CON OTROS TIPOS DE DISTRIBUCION Y CON
EL LIMITE NOROCCIDENTAL DE SU DISTRIBUCION
EN EL AREA DE LA ZONA DE UXPANAPA

Especie	Distribución en México	Distribución en otros países
1. <i>Acacia usumacintensis</i> Lundell	Uxp.; s. y e. Tab.; Campeche; Chis.	Guat.; Bel.; Nic.
2. <i>Aspidosperma cruentum</i> Woods.	Uxp.; s. Tab.; Chis.; Quintana Roo.	Guat.; Bel.; C. Am.-Pan.
3. <i>Bauhinia pansamalana</i> Donn. Sm.	Uxp.; Chis.	Guat. (Alta VP, Iz.)
4. <i>Clidemia septuplinervia</i> Cogn.	Uxp.; Chis.	Guat., Bel.; C. Am.-S. Am.; Ant.
5. <i>Guatteria anomala</i> Fries	Uxp.; Tab.; Chis.	Guat. (Alta VP)
6. <i>Heisteria media</i> Blake	Uxp.; Chis.	Guat.; Bel.; C. Am.-C.R.
7. <i>Lennea modestus</i> (Standl. & Steyerm.) Standl. & Steyerm.	Uxp.; s. Tab.; Chis.	Guat. (Alta VP, Iz.)
8. <i>Linociera oblanceolatus</i> Rob.	Uxp.; Tab.; Chis.	Guat. (Iz., Petén); Bel.
9. <i>Lomariopsis fendleri</i> D. C. Eaton	Uxp.; Tab.; Chis.	Guat.; Bel.; C. Am.-S. Am.
10. <i>Machaerium seemanii</i> Benth.	Uxp., Tab.; Chis.; Quintana Roo.	Guat.; Bel.; C. Am.-S. Am.
11. <i>Malpighia wendtii</i> Anderson	Uxp.; Chis.	Guat. (Petén, Alta VP)
12. <i>Ormosia macrocalyx</i> Ducke	Uxp.; Tab.; Chis.	Guat.; Bel.; C. Am.-S. Am.
13. <i>Portlandia guatemalensis</i> Standl.	Uxp.; Chis.	Guat. (Alta VP, Huehuetenango)

Cuadro 5 (Cont.)

Especie	Distribución en México	Distribución en otros países
14. Pseudolmedia spuria (Sw.) Griseb.	Uxp.; Chis.	Guat.; Bel.; C. Am.- Pan.; Ant.
15. Trichomanes diversifrons (Bory) Mett.	Uxp.; s. Tab.; Chis.	Guat.; Bel.; C. Am.-S. Am.

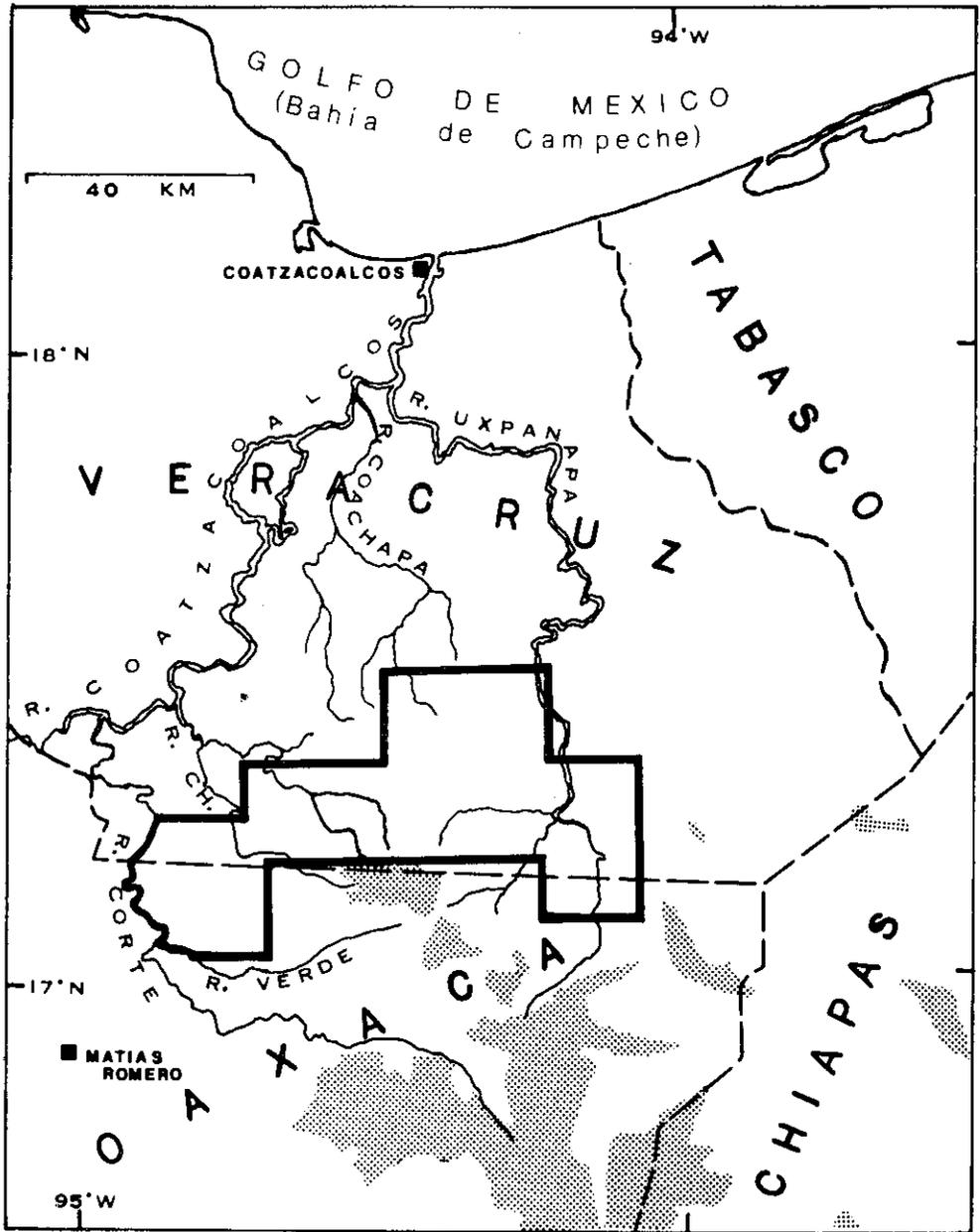


Figura 1. La ubicación de la zona de Uxpanapa. Línea gruesa: límites de la zona de Uxpanapa; áreas sombreadas: sierras de más de 1,000 m.s.n.m.; R. Ch.: Río Chalchijapa. (Tomado de Wendt, 1983).

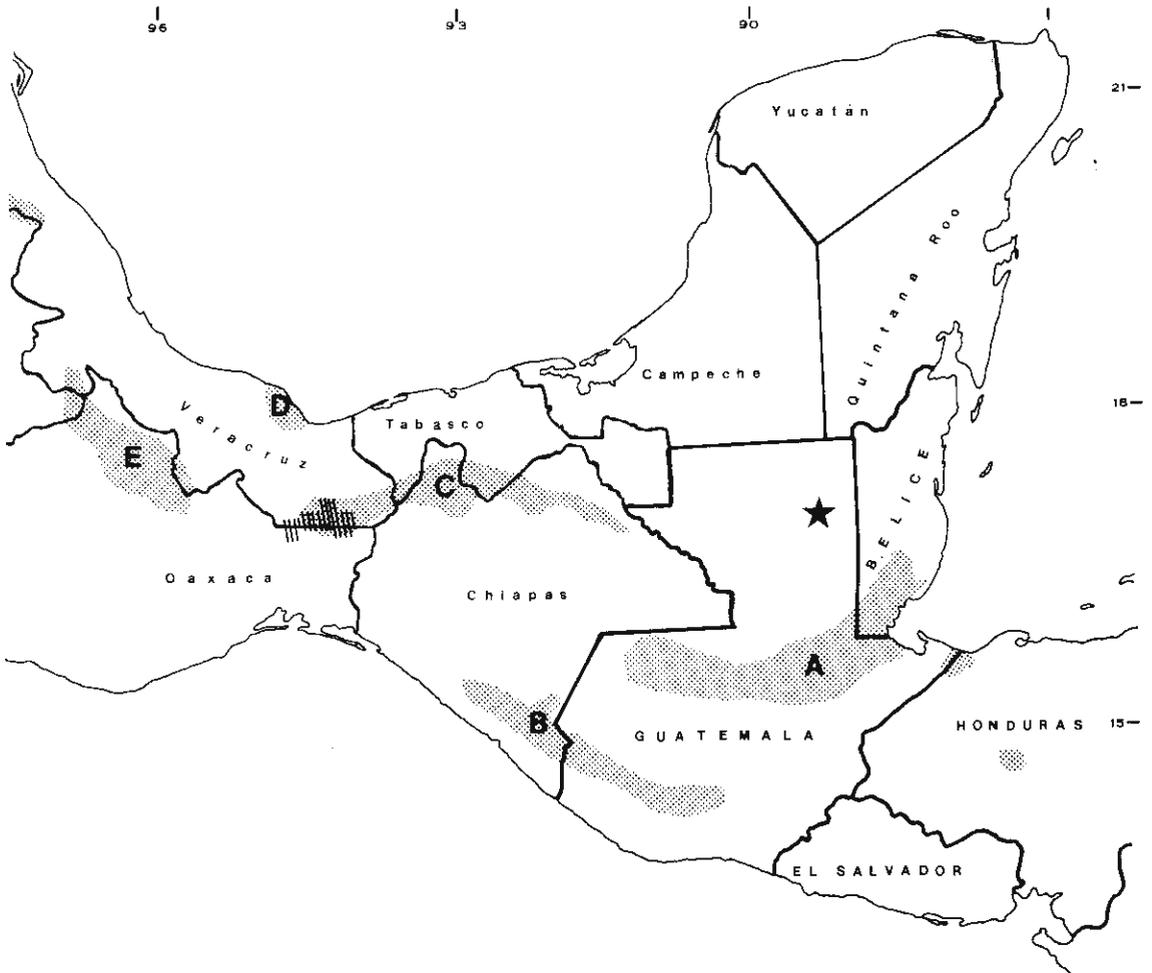


Figura 2. La distribución de las áreas de alta precipitación en el norte de Centroamérica y el sureste de México. Las partes punteadas representan las áreas con más de 3,000 mm precipitación medio anual: A, el área de Izabal; B, el Soconusco; C, el área del arco; D, Los Tuxtlas; E, el norte de Oaxaca. El área de líneas verticales representa la zona de Uxpanapa; la estrella marca el sitio del estudio de Leyden (1984) de un perfil palinológico del límite Pleistoceno-Holoceno. Los datos de precipitación para México son de Cardoso C. (1979), García (1970, 1973), y datos no publicados de la Comisión del Papaloapan; para otras áreas, de Portig (1976).