

102
2Ej.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

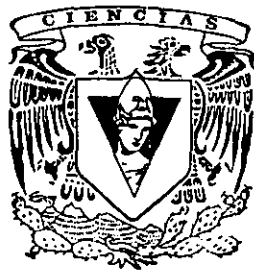
FACULTAD DE CIENCIAS

SUCESION Y COMPOSICION FLORISTICA EN ACAHUALES
DERIVADOS DE LA SELVA HUMEDA DE MONTAÑA DE
SANTA CRUZ TEPETOTUTLA, OAXACA, MEXICO.



T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A :
MARCO ANTONIO ROMERO ROMERO

271425



DIRECTORA DE TESIS: M. EN C. SILVIA CASTILLO ARGÜERO

1999

TESIS CON
FOLIA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MEXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
P r e s e n t e

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: SUCESION Y COMPOSICION

FLORISTICA EN ACAHUALES DERIVADOS DE LA SELVA HUMEDA DE MONTAÑA
DE SANTA CRUZ TEPETOTUTLA, OAXACA, MEXICO.
realizado por MARCO ANTONIO ROMERO ROMERO

con número de cuenta 8955316-9 , pasante de la carrera de BIOLOGIA

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis Propietario M. en C. SILVIA CASTILLO ARGUERO

Propietario DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO

Propietario BIOL. JORGE LARSON GUERRA

Suplente BIOL. LUCIO LOZADA PEREZ

Suplente DRA. SILVIA ELENA PURATA VELARDE

Silvia Castillo Arguero
[Signature]
[Signature]
FACULTAD DE CIENCIAS
MEXICO, D.F.

Consejo Departamental de Biología

Edna María Suárez Díaz

DRA. EDNA MARIA SUAREZ DIAZ
DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

Una tierra para sembrar sueños

“...Al trazo de la milpa concluido, los maderos sobre la tierra desenraizada, en el calor estacionado bajo la atmósfera brumosa, era prender el fuego que abrirá campos para que germinara el maíz, y era, en la ennegrecida tierra, entre los troncos en brasas regados aquí y allá, entre la ceniza de la llanura, la ceniza caliente de la ladera, ir cavando, en un depositar la semilla que haría posible permanecer en estas tierras...”

José Antonio Abascal, 1986.

A mi familia
A mis maestros
A mis amigos

A Derzu, Daniela y Aby

AGRADECIMIENTOS

En la gratificante labor de recordar a las personas que me permitieron compartir los mejores momentos de la más reciente etapa de mi formación, sin olvidar los momentos difíciles que no dejan de ser aleccionadores, quiero expresar en este espacio mi agradecimiento a la comunidad chinanteca de Santa Cruz Tepetotutla y en especial a sus niños por transmitirme su alegría, amistad y hospitalidad. A Hans van der Wal por invitarme, patrocinar el proyecto y por su grata compañía y apoyo en el trabajo de campo. A Silvia Castillo por su paciencia, comprensión y asesoría durante el largo período de tiempo que me llevó la realización de este trabajo. A Jorge Meave y Jorge Larson por sus múltiples enseñanzas e incansables asesorías, pero sobre todo por su amistad. A Rodolfo Noriega, Claudia Gallardo, Lucio Lozada y Guillermo Ibarra por compartir sus conocimientos además de su apoyo en la determinación del material botánico, labor donde también participaron Ricardo de Santiago, Rosa María Fonseca, A.R. Smith, John T. Mickel, Francisco Lorea, Lourdes Rico, I.A. Martínez y Oswaldo Téllez. A mis compañeros del Laboratorio de Ecología Adriana, Patricia, Gabriela, Irene, Ivonne, Eduardo, Noé y Zenón quienes también contribuyeron con ideas y preguntas. A Silvia E. Purata por enriquecer este trabajo con su asesoría.

A mis amigos Claudia, Ulises, Francisco, Laura, Valentina, Gerardo, Fannie, Miriam, Oscar, Víctor, Alejandro, Guadalupe y Carmen por compartir los mejores momentos de la carrera y favorecerme con su amistad.

A Yukiko por su paciencia, comprensión y apoyo en la edición del manuscrito.

A mis maestros Margarito Daniel, Arnulfo y Norma por abrir el mundo...

RESUMEN

Análisis de la vegetación secundaria derivada de selva húmeda de montaña de la comunidad de Santa Cruz Tepetotutla en la sierra norte de Oaxaca, establecida en la cuenca del río Papaloapan (en el intervalo altitudinal de 580 a 1,200 m s.n.m.). En la localidad se presenta la transición entre los tipos de vegetación de selva alta de tierras bajas y selva mediana de montaña en un mosaico de comunidades vegetales de formación antropogénica, principalmente acahuales y cafetales entre manchones de vegetación conservada con variados microhábitats sobre laderas, cañadas y cimas.

En el estudio se encontraron 493 especies de árboles, arbustos, hierbas, plantas trepadoras, palmas, helechos y epífitas, mismas que representan a 199 géneros de 93 familias a partir de la colecta y determinación de 2668 ejemplares, obtenidos de 60 transectos paralelos de 0.01 ha (25X4 m), distribuidos en 18 acahuales de diferente edad e historia de manejo (de 5 a más de 50 años).

Se caracterizaron las etapas sucesionales de la vegetación secundaria de los sitios estudiados, analizando datos florísticos y variables de historia de manejo y ambientales. El patrón más claro encontrado en este análisis es el relacionado con la riqueza florística de los acahuales estudiados, todos ellos derivados de la agricultura de roza, tumba y quema, la cual no parece disminuir ni aumentar significativamente a través de la cronosecuencia representada por estos acahuales. Por el contrario, llama la atención que la riqueza de taxa supraespecíficos, así como de las especies herbáceas, sí muestran una reducción significativa dependiente de la edad del acahual y de la duración del periodo de descanso, lo que puede estar afectando la diversidad taxonómica del proceso sucesional.

Los datos relacionados con la historia de manejo incluyen relativamente poca variabilidad en comparación con la información perteneciente a los factores ambientales incluidos en el estudio. De todas formas, el desarrollo del proceso sucesional desde el punto de vista florístico refleja el efecto diferencial de todas

variables consideradas. Las comunidades secundarias analizadas no presentan una tendencia única en la secuencia florística sucesional, sino que su regeneración está asociada a una alta heterogeneidad en su composición, si bien en las etapas muy avanzadas el proceso de transformación florística tiende a converger.

La mayoría de los resultados se ajustan a la teoría general de sucesión ecológica; sin embargo, se encontraron diferencias importantes que pueden ser explicadas a partir de algunas de las variables de historia de uso y factores ambientales encontrados en esta región y posiblemente de otras regiones montañosas húmedas similares.

Palabras clave: Vegetación secundaria, sucesión, acahuales, vegetación tropical, bosque Mesófilo de montaña, selva mediana de montaña, ordenación, clasificación, RTQ.

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	
RESUMEN	
1. INTRODUCCIÓN	1
2. DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO	7
2.1 Localización geográfica	7
2.2 Caracterización ambiental	7
2.3 Caracterización biótica	12
2.4 Población	14
3. METODOLOGÍA	16
3.1 Selección de sitios	16
3.2 Muestreo	16
3.3 Colecta	18
3.4 Determinación taxonómica	18
3.5 Creación de la base de datos	19
3.6 Caracterización histórica y ambiental de los acahuales	20
3.7 Descripción florística de los acahuales	24
3.8 Ordenación histórica, ambiental y florística de los acahuales	25
3.9 Clasificación florística de los acahuales	26
3.10 Integración de resultados de los análisis de ordenación y clasificación	27
4. RESULTADOS	28
4.1 Colecta y precisión de la determinación taxonómica	28
4.2 Unidad de análisis	28
4.3 Correlación entre historia de manejo y variables ambientales	28
4.4 Riqueza florística	30

4.5 Riqueza por formas de crecimiento	36
4.6 Ordenación histórica, ambiental y florística de los acahuales	39
4.7 Clasificación florística de los acahuales	50
4.8 Integración de resultados de los análisis de ordenación y clasificación	57
5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	61
6. LITERATURA CITADA	71
APÉNDICES	
I. Lista de especies de vegetación secundaria colectadas en la selva húmeda de montaña de Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca	77
II. Riqueza taxonómica y número de especies por forma de crecimiento de cada transecto por acahual	91
III. Resultados de la clasificación de todas las especies por acahual con los grupos formados por el método politético y divisivo del programa TWINSpan.	93

1. INTRODUCCIÓN

La primera vez que se utilizó formalmente el término de sucesión en el contexto de estudios de la vegetación fue en 1806 por De Luc (citado por Clements en 1916). Más de cien años después, Clements describió la sucesión como "una secuencia de comunidades de plantas marcada por los cambios de formas de vida inferiores a superiores". Esta definición, basada en la teoría del clímax de las comunidades vegetales, despertó una fuerte polémica sobre el término sucesión. Gleason publicó entre 1917 y 1937 sus conceptos individualistas sobre las asociaciones de plantas. Desde entonces, muchos autores han elaborado modelos, propuesto hipótesis y realizado trabajos sobre los diferentes procesos de la sucesión, algunos de ellos se mencionan a continuación.

Entre los trabajos clásicos más citados se encuentra el estudio de las comunidades vegetales de Braun-Blanquet (1932) y la crítica sobre el uso y abuso del término sucesión hecha por Tansley (1935). El mismo Clements (1936) formalizó su teoría del clímax basada en su trabajo inicial. La sucesión forestal siguió siendo el foco de las investigaciones sobre este tema durante muchos años (Spurr, 1952; Spurr y Barnes, 1980; Finegan, 1984). A partir de una recapitulación histórica, Smith (1970) discutió la posible influencia de las actividades del hombre primitivo sobre la vegetación de las Islas Británicas. McIntosh (1980; 1981) estableció claramente la relación que guardan la sucesión y los procesos de recuperación de los ecosistemas con la teoría ecológica. Más recientemente, Miles (1987) retomó los conceptos e hipótesis planteados hasta entonces y construyó un esquema de la evolución del concepto de sucesión. Otros trabajos que destacan por la importancia de sus aportaciones son el de Egler (1954), quien introdujo la idea de la composición florística inicial, y el de Drury y Nisbet (1973), publicación que es considerada como un parteaguas en el desarrollo de las ideas sobre la sucesión. Años después, Connell y Slatyer (1977) sintetizaron los mecanismos de sucesión en las comunidades naturales (los cuales serán descritos brevemente más adelante), así como su papel en el establecimiento y organización de las mismas. Numerosos trabajos publicados

recientemente se inspiran o apoyan en las diferentes teorías y modelos de sucesión allí planteados.

Cada comunidad se desarrolla de acuerdo a sus propios mecanismos de sucesión, condiciones ambientales y la interacción de las especies entre sí y con su entorno. Ésto hace necesario conocer las diferentes modalidades de la sucesión bajo las características propias de cada ambiente. Sin embargo, es posible reconocer patrones que de forma general se repiten en todos o la mayoría de los ecosistemas. Las descripciones de la sucesión coinciden en dos principales tipos distinguibles en las comunidades y que se resumen a continuación:

- a) *Sucesión primaria* (SP). Se describe como una secuencia de comunidades de nueva aparición en sustratos de reciente formación, caracterizados por la ausencia inicial de suelo. El desarrollo de estas comunidades depende totalmente del proceso de colonización de plantas capaces de establecerse y desarrollarse en precarias condiciones de crecimiento (Miles 1987; Begon *et al.* 1986).
- b) *Sucesión secundaria* (SS). Consiste en el restablecimiento de una comunidad, o parte de ella, que ha sido afectada por algún disturbio, se presenta en sitios cuyos suelos presentan algún grado de desarrollo y conservan algunas estructuras vegetativas (Sarukhán, 1964). Este proceso puede llegar a generar una comunidad similar a la original si el tiempo de restablecimiento es suficiente y si se presentan condiciones que favorezcan su desarrollo. La SS puede subdividirse a su vez de acuerdo al tipo de disturbio que la inicia. La SS tiene lugar cuando la comunidad original ha sido perturbada o completamente eliminada por eventos tales como la apertura de claros del dosel (Martínez-Ramos, 1994), los incendios producidos por fenómenos meteorológicos y la dinámica en sitios geológicamente inestables. La SS a partir de disturbios antropogénicos se presenta en terrenos que fueron deforestados por actividades humanas (Ahlgren y Ahlgren, 1960; Hernández X., 1980; Breceda Solís-Camara y Reyes-Gallardo, 1990; entre otros), los cuales, al ser abandonados, dan lugar a procesos de sucesión de comunidades vegetales. En ambos casos, la vegetación en desarrollo se conoce como "vegetación secundaria".

El proceso ecológico de sucesión secundaria se caracteriza por las perturbaciones naturales o humanas que lo desencadenan (Gómez-Pompa y Ludlow-Wiechers, 1976), y además por las características ambientales de cada ecosistema. En dicho proceso, los factores que intervienen no son siempre los mismos, ni se presentan con igual intensidad a lo largo del tiempo. Es por esto que los modelos planteados sobre la sucesión no se aplican por igual a lo ocurrido en todas las comunidades del mundo (p. ej. comunidades tan diferentes como los bosques templados y las selvas tropicales, los ecosistemas costeros, e incluso los ecosistemas arrecifales, por mencionar algunos).

A continuación se esbozan algunos modelos que se han propuesto para describir la SS y que reproducen las variables o mecanismos que intervienen en el proceso de sucesión, ya sea desde el punto de vista florístico, tratando de explicar cómo es que la vegetación modifica su entorno, o partiendo de la interpretación ambiental sobre el efecto del medio en las comunidades vegetales.

El primero ha sido denominado modelo del *relevo* o *facilitación*, que explica el reemplazo florístico como resultado del desarrollo de algunas especies que modifican las características microambientales de su entorno permitiendo el establecimiento de otras especies competitivamente superiores o que simplemente reemplazan a los individuos muertos de las primeras. Clements (1936) propuso que los factores climáticos son determinantes para el resultado de este proceso y que al final se alcanza una comunidad relativamente estable en el tiempo a la cual denominó *clímax*. Una modificación del modelo anterior, propuesto por Whittaker (1953), fue la del *poli-clímax*, que surgió como una crítica al anterior y consideró los diferentes caminos o resultados que puede seguir el proceso sucesional.

El modelo de *inhibición* propone que las especies presentes en un momento dado impiden el ingreso de nuevas especies a la comunidad, de modo que el reemplazo florístico solamente puede ocurrir cuando un individuo establecido muere, y su lugar es ocupado por un individuo de una especie propia de las comunidades sucesionales tardías (Begon *et al.* 1986).

El modelo de *tolerancia*, propuesto por Connell y Slatyer (1977) a partir del modelo de florística inicial de Egler (1954), describe situaciones que se ubican entre los dos modelos anteriores. Supone que algunas especies son competitivamente superiores y que éstas predominarán finalmente en el "clímax" de la comunidad. Para ello, algunas especies "colonizadoras iniciales" son reemplazadas de manera gradual por otras más tolerantes a las limitaciones de recursos, dependiendo de las condiciones iniciales.

La creciente demanda de recursos naturales ha hecho que cada vez sea menor el área ocupada por vegetación primaria, al grado de que existen regiones o países donde es difícil encontrar zonas con vegetación que realmente no muestra algún grado de alteración (Gill, 1955; Gómez-Pompa, 1971; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1976; Toledo y Ordóñez, 1993). Inclusive Sauer, 1958, 1966 (citado en Hartshorn, 1980) y Richards, 1963, mencionan que las comunidades primarias que conocemos no son otra cosa que comunidades secundarias antiguas, y Rzedowski (1978) reconoce que en la actualidad la mayor parte de las zonas tropicales de México están integradas por un mosaico de comunidades secundarias que reflejan el efecto de diversos tipos de disturbio.

En casi todas las zonas tropicales del mundo se han desarrollado prácticas agrícolas que aprovechan las características ambientales y ecológicas de cada región. En el trópico mexicano persisten las prácticas de estilo nómada, con antecedentes prehispánicos (Rojas-Rabiela, 1991, 1997), que se aplican con diferentes modalidades en las tierras bajas y en las laderas de las montañas tropicales (Vásquez-Dávila, 1995). Este tipo de agricultura se denomina de roza-tumba-quema (RTQ). Es importante anotar que este término sólo hace referencia a una parte del sistema de producción que también incluye la siembra (sin arado), la cosecha y el barbecho o descanso (Hernández X., 1959). Para normalizar el uso del término se utilizará en lo sucesivo RTQ, considerando que incluye las otras fases del sistema. Estas prácticas agrícolas se conocen también como "agricultura trashumante" (Sousa, 1964). El sistema de RTQ consiste *grosso modo* en el corte de la vegetación primaria o

secundaria con algún grado de desarrollo, tanto herbácea como arbustiva (roza), la tala de árboles (tumba), el secado por el sol y la posterior incineración de los restos vegetales (quema), la siembra de cultivos principalmente de ciclo anual (durante uno o varios años de acuerdo a la productividad de los terrenos), la cosecha y el abandono o descanso del sitio para dar lugar a la regeneración de la cubierta vegetal que permite el restablecimiento de la fertilidad del suelo a partir de la incorporación de materia orgánica.

Durante el periodo de descanso o barbecho de cada uno de los terrenos utilizados se desarrollan en la región parches o fragmentos de vegetación que, como los claros en el dosel de las selvas, presentan características estructurales y florísticas que los distinguen de la vegetación original (Martínez-Ramos, 1994). Incluso es posible encontrar diferencias entre comunidades que comparten sus historias de uso. Los fragmentos pueden considerarse como "unidades de regeneración vegetal" (Oldeman, 1983). En muchas partes del trópico húmedo de México se utiliza el término de "acahuales" para referirse a las "comunidades secundarias en distintas etapas de regeneración, representadas básicamente por especies heliófitas de rápido crecimiento" (Sarukhán, 1964) que suceden al abandono de un terreno cultivado (Carabias-Lillo, 1979). Al paso del tiempo, la vegetación que se desarrolla en ellos puede ser muy semejante a los bosques primarios que sustituyeron, pero también pueden conformar comunidades vegetales totalmente diferentes, como las dominadas por especies ruderales (*Pteridium* sp., algunas gramíneas, etc.) o en condiciones particulares los encinares.

Los acahuales adquieren cada vez mayor importancia, ya que al reducirse la extensión cubierta por vegetación primaria, éstos se convierten en la principal fuente de recursos para las comunidades faunísticas. Gómez-Pompa (1971) plantea que "...la riqueza de especies en los trópicos está fuertemente vinculada a la vegetación secundaria y la evolución de muchos taxa tropicales no puede entenderse sin tomar en cuenta su comportamiento en la vegetación secundaria...". Además, los cambios en tiempo y espacio producen combinaciones ambientales que favorecen

diferencialmente a las distintas poblaciones de plantas y animales. Es por esto que, independientemente del estado actual de las comunidades de vegetación primaria, el estudio de las comunidades secundarias en los diferentes ambientes en donde se presentan (p. ej. en zonas tropicales o templadas, tierras bajas o en las montañas, sobre suelos profundos o sobre la roca desnuda) y donde ocurren procesos de desarrollo y madurez, puede ayudar a entender los mecanismos sucesionales. Conocimiento que puede emplearse en la conservación de la flora y la fauna.

Para caracterizar e interpretar una cronosecuencia que represente el proceso sucesional se realizó un análisis de la vegetación presente en acahuales localizados en una región montañosa de alta humedad en el sur de México. Los acahuales muestreados comparten variables de historia de manejo (RTQ con monocultivo de maíz, periodos de descanso entre siembras y otras características ambientales descritas posteriormente) y tratan de representar una secuencia cronológica de la vegetación a partir de comunidades con diferentes periodos de descanso. Con base en estas características se persiguieron los siguientes objetivos:

- i. Caracterizar la vegetación de un conjunto de muestras tomadas en un mosaico de comunidades secundarias generadas por las prácticas agrícolas de roza, tumba y quema en una selva húmeda de montaña.
- ii. Analizar las variables históricas y ambientales, así como la composición florística de dichas muestras con el fin identificar las variables que moldean una posible secuencia de reemplazo florístico que corresponda a las diferentes etapas sucesionales del sistema estudiado.
- iii. Generar un listado de las especies de la vegetación secundaria como aporte al conocimiento florístico de la región, incorporando la información en una base de datos relacional.

2. DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

2.1 Localización geográfica

El trabajo de campo se realizó en la comunidad de Santa Cruz Tepetotutla, ubicada al sudeste del municipio de San Felipe Usila, perteneciente al Distrito de Desarrollo Rural de Tuxtepec, en la parte norte del estado de Oaxaca. Esta comunidad forma parte de la región conocida como la Chinantla, la cual fue delimitada por Sharp (1941, en Velázquez-Rosas, 1997) de acuerdo a la distribución del grupo étnico chinanteco. La Chinantla incluye parte de los distritos de Tuxtepec, Choapan y Villa Alta. La comunidad está asentada en la vertiente norte de la Sierra Norte de Oaxaca (Rodrigo, 1994). Se encuentra entre los paralelos 17° 35' y 17° 50' de latitud norte y los meridianos 96° 25' y 96° 40' de longitud oeste. La localización y municipios que integran la región de la Chinantla se muestran en la Figura 1 (De Teresa y Hernández-Cárdenas, 1997a).

Santa Cruz Tepetotutla colinda al norte con San Antonio del Barrio, al este con San Pedro Tlatepusco (comunidades que también pertenecen al municipio de San Felipe Usila); al sur con San Francisco la Reforma (municipio de San Juan Quiotepec), y al oeste con la comunidad de San Juan Zapotitlán (municipio de San Juan Bautista Tlacoatzintepec). Los límites de la comunidad de Santa Cruz Tepetotutla y comunidades vecinas se muestran en la Figura 2 (De Teresa y Hernández-Cárdenas, 1997b).

2.2 Caracterización ambiental

Fisiografía y altitud

En la región destaca una fisiografía accidentada donde es frecuente que se presenten derrumbes. Predominan laderas con pendientes fuertes de 25° a 55° de inclinación, con dominancia de 40° o más y poca superficie con pendientes moderadas de 13° a 25°. Abundan las cañadas de diferentes proporciones en forma de "V" y

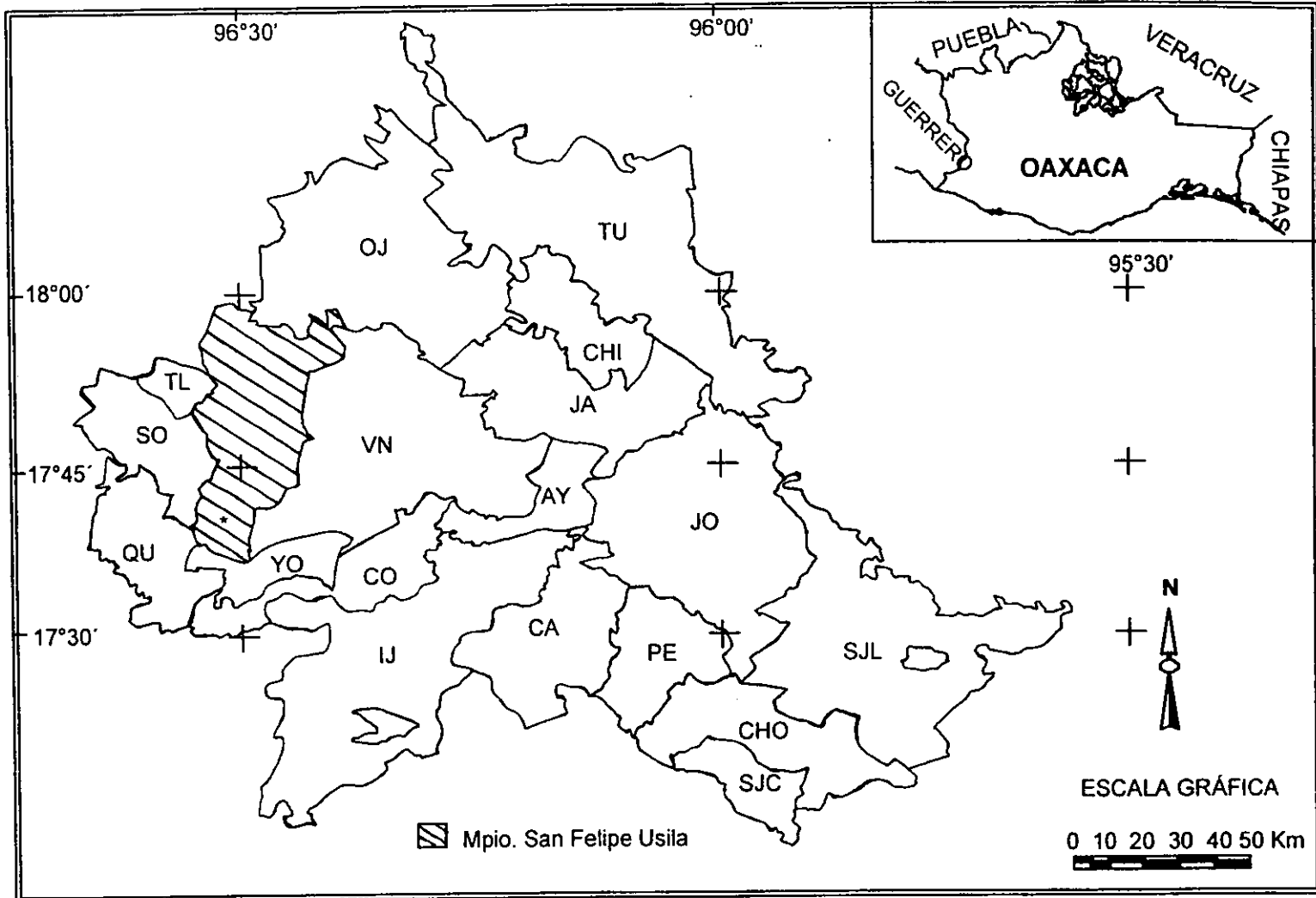


Figura 1. Municipios que integran la región de La Chinantla de acuerdo con la delimitación propuesta por Sharp (1941). AY= Ayotzintepec, CA= Camotlán, CHI= Chiltepec, CHO= Choapan, CO= Colmaltepec, IJ= Ixtlán de Juárez, JA= Jacatepec, JO= Jocotepec, OJ= Ojiltán, PE= Petlapa, QU= Quiotepec, SJC= San Juan Comaltepec, SJL= San Juan Lalana, SO= Sochiapan, TL= Tlacoatzintepec, TU= Tuxtepec, VN= Valle Nacional, YO= Yólox. *Comunidad de Santa Cruz Tepetotutla. Modificado de De Teresa y Hernández-Cardenas (1997a).

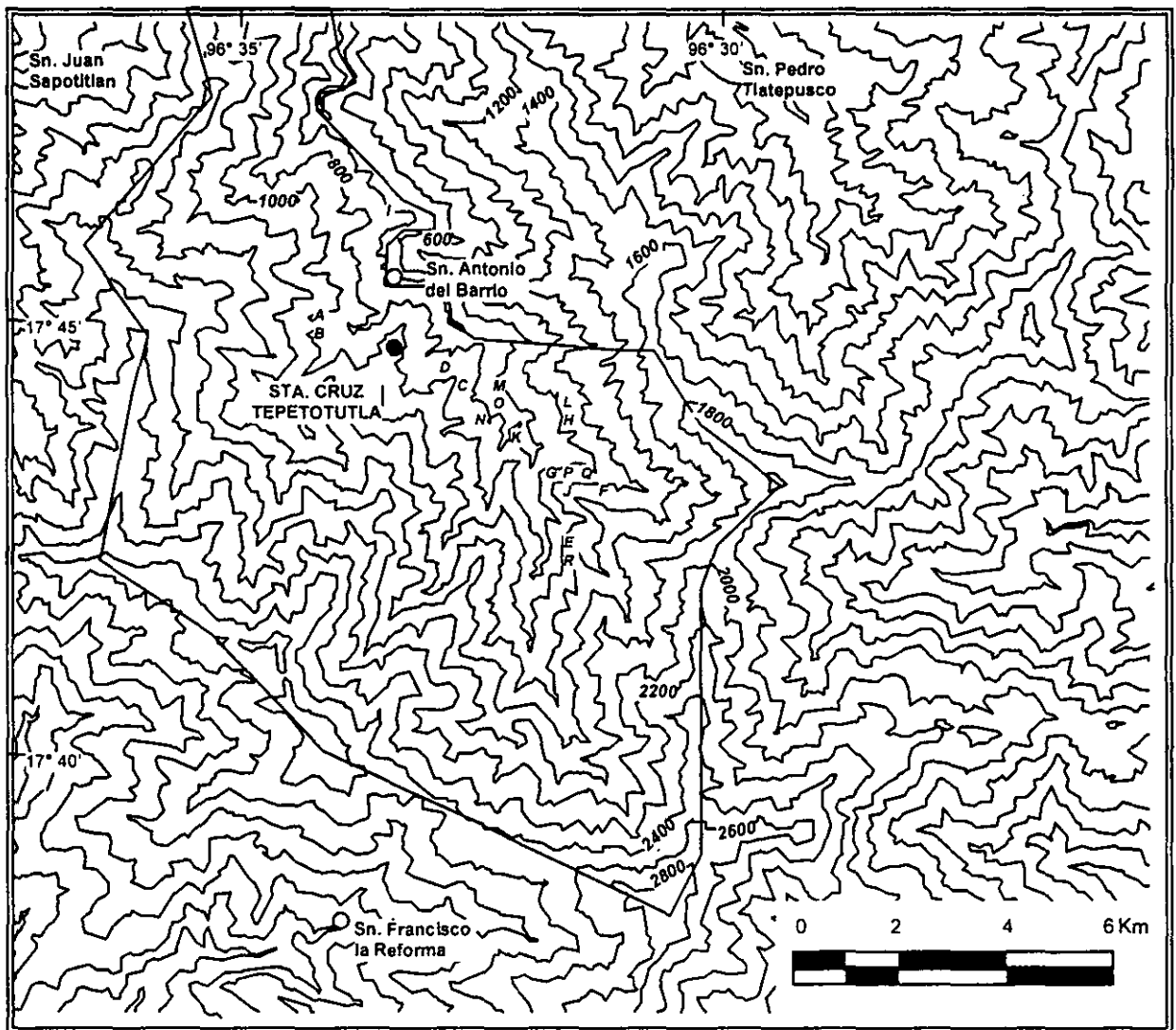


Figura 2. Comunidad de Santa Cruz Tepetotutla, Mpio. Usila, Oaxaca y comunidades vecinas. Curvas de nivel cada 200 m. Polígono: límite territorial aproximado de la comunidad. Fragmento de carta topográfica 1:50,000 (modificado de De Teresa y Hernández-Cárdenas, 1997b).

algunas barrancas de paredes muy altas. Se encuentran numerosos arroyos de tamaño variable. En las partes altas se localizan las crestas y algunas mesetas angostas (Estrada, 1995).

El gradiente altitudinal que presenta la comunidad va de los 500 m en la parte norte a más de 2,700 m en su límite sur, el cual coincide con el parteaguas de la Sierra Norte de Oaxaca. El poblado de Santa Cruz Tepetotutla se sitúa alrededor de los 1,100 m de altitud. En la Figura 2 se aprecia la compleja topografía de la región a través de las cotas altitudinales.

Hidrografía

Se encuentran los ríos Perfume y Tlacuache en las cañadas este y oeste que bordean a la comunidad. A estos ríos los alimentan un número indeterminado de arroyos de corriente intermitente o permanente que, desde las partes altas de la sierra que corresponden a la cañada de Santa Cruz, colectan el agua de las constantes lluvias o de la humedad condensada por la vegetación. Ambos ríos pertenecen a la parte alta de la cuenca del Río Papaloapan. Durante todo el año presentan corrientes que se suman frente a San Antonio del Barrio y que alimentan más adelante al río Usila; éste desemboca posteriormente en la presa Cerro de Oro y de allí, al río Santo Domingo que vierte sus aguas en el río Papaloapan.

Clima

No existe una estación meteorológica en la comunidad de Santa Cruz Tepetotutla. Las estaciones meteorológicas en funcionamiento más próximas a la comunidad se encuentran en San Felipe Usila y en Valle Nacional, localizadas a 100 m s.n.m. La precipitación media anual se calcula entre 2,500 y 4,000 mm para la unidad ecogeográfica "sierra alta compleja 2" donde se incluye la comunidad (López-Paniagua y Urbán, 1992). Pero además se estima por extrapolación de datos de la estación Vista Hermosa, actualmente fuera de uso, localizada a 1,450 m s.n.m. y próxima a la comunidad, que hay áreas que reciben de 5,000 a 6,000 mm al año (Rzedowski y

Palacios-Chávez, 1977). Dichas lluvias provienen principalmente de los vientos húmedos originados en el Golfo de México, además de los ciclones y "nortes" que cruzan o se acercan a la Planicie Costera del Golfo de México y cuya nubosidad se detiene en las partes altas de la sierra, donde se encuentra Santa Cruz Tepetotutla.

A pesar de que la humedad atmosférica es elevada, característica constante en la región, se aprecia un gradiente climático en relación al gradiente altitudinal. Las temperaturas promedio en invierno en la región oscilan entre 15 y 20°C, y en verano entre 20 y 25°C; la temperatura media anual es de 20°C, con mínima extrema de 5°C y máxima extrema de 35°C (Rodrigo, 1994), aunque por la extensión y la heterogeneidad de la región éstas pueden variar. A nivel regional aparentemente se presentan tres tipos de climas: en las partes bajas y en las intermedias de la cañada este es cálido, con época seca corta y lluvias todo el año (Am); en la franja intermedia es subcálido (Cfa); y en las partes altas e intermedias en la cañada oeste es templado (Cfb). Éstos últimos presentan lluvias durante casi todo el año.

Litología y suelos

Las unidades geológicas Ixtlán y Usila afloran en dos franjas con dirección noroeste-sudeste en la comunidad de Santa Cruz Tepetotutla. La litología de la primera está constituida principalmente por rocas metamórficas (precámbricas y paleozoicas), ubicadas en la franja sur, y por conglomerados con fragmentos de cuarzo, areniscas y peltitas en la segunda unidad en la franja norte (Estrada, 1995). Las características geológicas mencionadas ayudan a entender la litología de la comunidad. En la porción sur se presentan rocas metamórficas (esquistos) formadas por la compactación del material sedimentario, mientras que en la porción norte predominan rocas sedimentarias areniscas-conglomerados con fragmentos de cuarzo-limolita); además, existen zonas de transición entre ambas litologías en una porción intermedia e irregular. Los coluviones, formados por material rocoso producto de movimientos tectónicos y por la erosión hídrica y por gravedad, son de edad reciente y se encuentran distribuidos en toda la región (Estrada, 1995); de hecho, éstas son las geoformas más utilizadas para la

agricultura (Van der Wal, 1996). Los afloramientos de roca madre son escasos en el área de estudio.

En la región se han reconocido cinco grupos de suelos (Van der Wal, 1996). Dominan los suelos del grupo de Podzoles en altitudes mayores a los 1,600 m y hasta los 1,400 m se distingue una zona de transición hacia los Oxisoles. En altitudes menores, los Oxisoles presentan dos variantes: con horizonte A y sin éste. Los que cuentan con el horizonte A son de espesor variable y están cubiertos principalmente por vegetación selvática; además, son los más usados para las actividades agrícolas; los que no lo presentan están cubiertos por encinares. En las áreas donde se presentan suelos sin horizonte A, debido a lo accidentado del paisaje y a las pendientes fuertes, la pérdida de suelo por erosión es constante. En menor proporción se presentan las Rendzinas o suelos calcimagnésicos y los Fluvisoles, los cuales son suelos altamente fértiles pero muy escasos (Van der Wal, 1996).

2.3 Caracterización biótica

La vegetación primaria presente en esta región montañosa corresponde a los tipos de Bosque Tropical Perennifolio y Bosque Mesófilo de Montaña, en la clasificación de Rzedowski (1978), o bien, a la Selva Húmeda Tropical Alta y Mediana, en la clasificación de Miranda y Hernández X. (1963) y zonas de transición. En este trabajo se utilizó la caracterización de la vegetación de la zona hecha por Meave *et al.* (1994), trabajo donde se reconoce la heterogeneidad de la vegetación clasificada como bosque mesófilo de montaña y se propone la nomenclatura de "selva húmeda de montaña".

De forma general, la selva húmeda tropical alta y mediana se distribuye en el gradiente altitudinal desde las partes bajas de la comunidad hasta alrededor de los 1,000 m de altitud; mientras que la selva húmeda de montaña se encuentra alrededor de los 1,400 m y hacia las partes altas. En la franja intermedia, aproximadamente de 1,000 a 1,400 m, se encuentra una zona de transición florísticamente muy heterogénea que, al

igual que los anteriores, responde al efecto de los factores ambientales que restringen o favorecen diferencialmente la presencia de especies de plantas de la vegetación mencionada. También se encuentran algunas áreas por debajo de los 800 m donde se localizan encinares, mientras que en las partes altas se presentan bosques templados de pino, los cuales están desarrollados ampliamente al otro lado del parteaguas, en la vertiente de sotavento.

Rzedowski y Palacios-Chávez (1977) hicieron una descripción general de las comunidades vegetales encontradas en el gradiente altitudinal de 100 a 2,900 m de una cañada contigua, al este de la ocupada por Santa Cruz Tepetotutla. Mencionan como la zona de discontinuidad florística y estructural entre el bosque tropical perennifolio y el bosque mesófilo de montaña la cota de 1,400 m s.n.m. y a éste hasta los 2,250 m de altitud, sustituyéndose por bosque templado de pino-encino. La alternancia de componentes florísticos de diferentes comunidades y la matriz de vegetación primaria donde sobresalen especies que dominan diferentes pisos altitudinales (p. ej. *Terminalia amazonia*, helechos arborescentes, *Oreomunnea mexicana* y varias Lauráceas) hacen de la región un sitio con una complejidad florística notable y donde el estudio de la sucesión secundaria es particularmente importante.

La comunidad de Santa Cruz Tepetotutla se extiende sobre una superficie aproximada de 12,300 ha, las cuales en el año de 1994 se distribuían de la siguiente forma: 280 ha en uso agrícola (2.3%), 350 ha de cafetales (2.8%), 100 ha usadas como potrero (0.8%), 6,000 ha de bosque mesófilo (48.8%), 1,000 ha de bosque tropical perennifolio (8.1%), 1,970 ha de vegetación secundaria (16.0%) y 600 ha de encinar (4.9%). Otras 2,000 ha de la comunidad (16.2%) estaban invadidas por una comunidad vecina, mismas que contienen bosque mesófilo y cultivos agrícolas (Van der Wal, 1996). Para fines prácticos, los tipos de vegetación presentes en el área de estudio se engloban bajo el término de selva húmeda de montaña (a excepción de los encinares, los cuales no se incluyeron en el estudio).

No se ha realizado un estudio formal de la fauna en la zona de estudio; sin embargo, con base en observaciones personales y en algunos registros aislados (Weitlaner, 1973), se sabe que la lista preliminar de la región incluye mamíferos como el venado temazate, el jabalí, el tapir, el tepezcuintle, el serete o guaqueque y el armadillo. Según versiones de los pobladores, persisten aún felinos como el puma, el jaguar y el gato montés, e inclusive algunos afirman que existe mono araña en las porciones alejadas de la comunidad. Son comunes reptiles como la nauyaca y la falsa coralillo. Entre las aves, resaltan por su vistosidad los faisanes, los tucanes, las tucanetas, las oropéndolas y las gallinas de monte.

2.4 Población

En Santa Cruz Tepetotutla habitaban aproximadamente 500 personas (INEGI, 1992), pertenecientes a la etnia chinanteca. De éstas, más de 140 personas trabajan en los terrenos de la comunidad en unidades familiares de producción, donde las familias (padres e hijos) se ayudan mutuamente en el trabajo agrícola. Muy pocos emigran temporalmente en busca de trabajo a ciudades como Tuxtepec, Oaxaca o México, y son aún menos los que emigran a los Estados Unidos de América.

Sistemas de producción

La totalidad de la tenencia de la tierra es de tipo comunal y todos los habitantes tienen derecho al uso de suelo para la producción agrícola de autosustento y de algunas otras actividades productivas.

El sistema usado para la producción de maíz y frijol es la roza-tumba-quema, explicado en la introducción. Se utilizan de 1 a 3 hectáreas por unidad familiar de producción. Éste sistema productivo es el principal generador de la vegetación secundaria en la región. Debido a lo accidentado del terreno, sólo existen veredas para transportar los productos, los cuales cada vez se siembran a mayor distancia del poblado. Esto implica una gran cantidad de trabajo y tiempo invertido. Se emplean hasta

dos horas para llegar a milpas situadas a 2 o 3 km de distancia (en línea recta) de la comunidad. La producción de alimentos es complementada con algunos pequeños huertos familiares en los que se cultiva plátano, chile, caña de azúcar y algunos cítricos. La producción de café, cuando las ganancias lo permiten, llega a ser la principal fuente de ingresos para la comunidad. Sin ser de tipo extensivo, la ganadería complementa las actividades productivas de los comuneros. Para el consumo local se produce ganado vacuno y avícola, además del caballar para labores productivas y de transporte (obs. pers.).

La extracción y procesamiento de madera se realiza de forma restringida, local y sin fines comerciales en la construcción de casas, muebles y utensilios diversos para el autoconsumo, se aprovecha la madera y en algunos casos la corteza de especies como *Pinus spp.*, *Quercus spp.*, *Liquidambar macrophylla*, *Oreomunnea mexicana*, *Heliocarpus spp.*, y algunas Lauráceas.

Se sigue empleando el "tequio", coordinado por las autoridades comunales, como fuerza de trabajo colectivo aplicado en obras que requiere la población, entre las que se encuentra el acarreo de mercancía para la tienda comunal, la construcción y reparación de puentes, el mantenimiento de veredas y de la escuela.

Vías de acceso

Actualmente las únicas vías de acceso a la comunidad de Santa Cruz Tepetotutla son tres veredas principales, que se dirigen a diferentes poblaciones. Desde hace más de doce años está en construcción un camino de terracería que permitiría el acceso de vehículos automotores desde la carretera Tuxtepec - Oaxaca y reducir a dos o tres horas de recorrido a la población más cercana (San Pedro Yolox). Se cuenta con una pista para avionetas pequeñas que se utiliza con poca frecuencia.

3. METODOLOGÍA

3.1 Selección de sitios

Durante el periodo de marzo a noviembre de 1994 se realizó un estudio de la vegetación de acahuales que, en el siguiente ciclo agrícola, serían utilizados como milpas. Los principales criterios para su selección fueron que hubiera diferencias en el tiempo de barbecho, y que el motivo de la RTQ hubiera sido el interés agrícola del campesino por cultivar maíz. Este último criterio provocó que no se incluyeran acahuales que anteriormente se dedicaran al pastoreo o al cultivo de café. Se trató de representar los diferentes ambientes utilizados para la agricultura en la comunidad, es decir, las partes altas, medias y bajas de las laderas, las diferentes exposiciones posibles, y la distribución altitudinal de los acahuales en la franja agrícola de la comunidad. En total se estudiaron 18 acahuales distribuidos en el intervalo de 580 a 1,170 m de altitud. Las principales características ambientales y la historia de manejo de cada uno de los acahuales se describen posteriormente en la Tabla 1. Se decidió excluir del estudio las pequeñas cañadas abundantes en este tipo de fisiografía, ya que deforestarlas con fines agrícolas es una práctica no generalizada y la vegetación secundaria derivada de la RTQ en cañadas ocupa un área reducida.

3.2 Muestreo

Para obtener los datos sobre la composición florística de los acahuales se utilizó un método de muestreo con área, empleando transectos de 25 x 4 m (0.01 ha). Orientados de manera paralela a la pendiente. Los transectos de 50 x 2 m sugeridos por Gentry (1982), han sido utilizados comúnmente en otros estudios. En este trabajo no se utilizaron porque la longitud de los acahuales pocas veces lo permitía. Se muestreó la vegetación en 18 acahuales con un total de 60 transectos. En cada acahual se muestrearon entre uno y cuatro transectos, de acuerdo con los recursos logísticos disponibles (tiempo de trabajo invertido en el campo, condiciones meteorológicas favorables, extensión del acahual sin rozar y tumbar por los comuneros), distribuidos en

acahuales cuya superficie por lo general era de 1 a 1.5 ha. Se realizaron colectas de la mayoría de los individuos de plantas vasculares incluidas dentro de cada transecto, registrando la presencia de las especies en los estratos herbáceo, arbustivo y arbóreo.

Al decidir la ubicación de los transectos en el acahual, se procuró que incluyera partes altas, medias y bajas de éstos, y que existiera una distancia mínima de 5 m (generalmente de 20 m) entre ellos. En los casos en los que el acahual elegido comprendía un mosaico con fragmentos de diferente edad y estructura el trabajo se circunscribió a la porción de vegetación homogénea de mayor extensión.

Los datos de cada transecto fueron anotados en formatos diseñados para este fin (Figura 3) con dos secciones de información que comprenden: i) la descripción y datos generales del sitio; y ii) el registro de la colecta botánica e información de la fenología reproductiva.

MUESTREO DE VEGETACIÓN SECUNDARIA EN SANTA CRUZ TEPETOTUTLA					
Comunero: _____		Guía: _____		Fecha: _____	
No. de acahual: _____		No. de Transecto: _____		Edad: _____	
Pendiente: _____		Orientación: _____		Altitud: _____	
Localización: _____					
Vegetación original: _____					
Historia de manejo: _____					
Notas: _____					
No.Ind	F. de C.	Nombre chinanteco	Nombre en español	No. de colecta	Fenología

Figura 3. Fragmento del formato utilizado para el registro de datos en el campo. F. de C. = Forma de crecimiento.

3.3 Colecta

Durante el muestreo se colectaron fragmentos de los individuos ubicados dentro de cada transecto. De esta manera se formó una colecta de uno a tres ejemplares botánicos de "morfoespecies" que representan cada una de las especies de árboles, arbustos, plantas trepadoras (si tenían follaje), palmas, helechos y hierbas encontradas en los transectos. Si la altura de los individuos no permitió la colecta de ejemplares con estructuras reproductivas, las muestras se tomaron después de que fueron cortados durante la roza y la tumba, pero antes de la quema. En los casos en que la colecta no fuera posible (poco follaje y muy maltratado), ésta se tomó de algún otro individuo que perteneciera a la misma especie, tratando que se incluyeran estructuras como flores, frutos o soros. Sin embargo, en muchos casos sólo fue posible obtener ejemplares estériles (sin estructuras reproductivas).

Cada ejemplar se prensó y rotuló con el número de colecta correspondiente. Se anotó además una clave del acahual y el transecto donde estaba presente. Los ejemplares fueron fijados con una solución de alcohol y agua (1:1) conservación temporal (Calzada y Perales-Rivera, 1990).

3.4 Determinación taxonómica

El material colectado se trasladó a la UNAM para su herborización y posterior determinación taxonómica. Algunos ejemplares están en proceso de incorporación a las colecciones científicas. Además, se formó una colección de referencia con ejemplares determinados y etiquetados para un microherbario que se conserva en el Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias.

La determinación se realizó por especialistas y conocedores de la flora local que laboran en la UNAM (Herbario Nacional MEXU y Jardín Botánico Exterior del Instituto de Biología, y de los Laboratorios de Plantas Vasculares y de Ecología de la Facultad de Ciencias). La mayoría de las pteridofitas fueron determinados por especialistas del Instituto de Ecología de Xalapa.

3.5 Creación de la base de datos

La información florística, ambiental y de historia de manejo de los acahuales fue capturada en tablas diseñadas para éste fin por medio del programa para el manejo de bases de datos ACCESS 2.0 (MICROSOFT, 1989-1994). Las tablas se ordenaron en un modelo relacional de bases de datos que utiliza campos comunes en diferentes tablas para evitar redundancia en la información.

El modelo relacional de la base de datos incluyó las tablas y los campos descritos a continuación (Fig. 4):

- i) ESPECIES. Los atributos relacionados con cada especie incluyen: un identificador numérico único (*Id-sp*) que sirve de liga con otra tabla, los campos para la información taxonómica de *Clase*, *Familia*, *Género* y *Especie* correspondiente, también los modificadores de algunas especies cuando los hay (*Mod-sp*), las subespecies (*ssp.*) y el *Autor* correspondiente.
- ii) COLECTAS. La información sobre cada ejemplar contiene, a su vez, un identificador numérico único (*Id-ej*), un campo que lo asocia al nombre científico correspondiente (*Id-sp*), el identificador que lo relaciona al acahual y transecto donde se colectó (*Id-a-t*), el número de colecta (*No. Colecta*), los datos de *Fenología*, *Forma de crecimiento*, *Determinador* y las *Notas* o comentarios de la colecta.
- iii) ACAHUALES. Es una tabla intermedia con el número de *Acahual* y *Transecto* que sirve para asociar, mediante un identificador (*Id-a-t*), a cada uno de ellos con la tabla de historia y a su vez los datos de cada sitio con los ejemplares (*Id-ed*).
- iv) HISTORIA. Contiene los datos históricos (*Edad*, *No. de siembras* y *Años de uso*) y las características ambientales (*Altitud*, *Pendiente*, *Exposición*, *Vegetación circundante* y *Ubicación*) relativas a cada uno de los 18 acahuales. Se asocia mediante un identificador (*Id-ed*) a la tabla anterior.

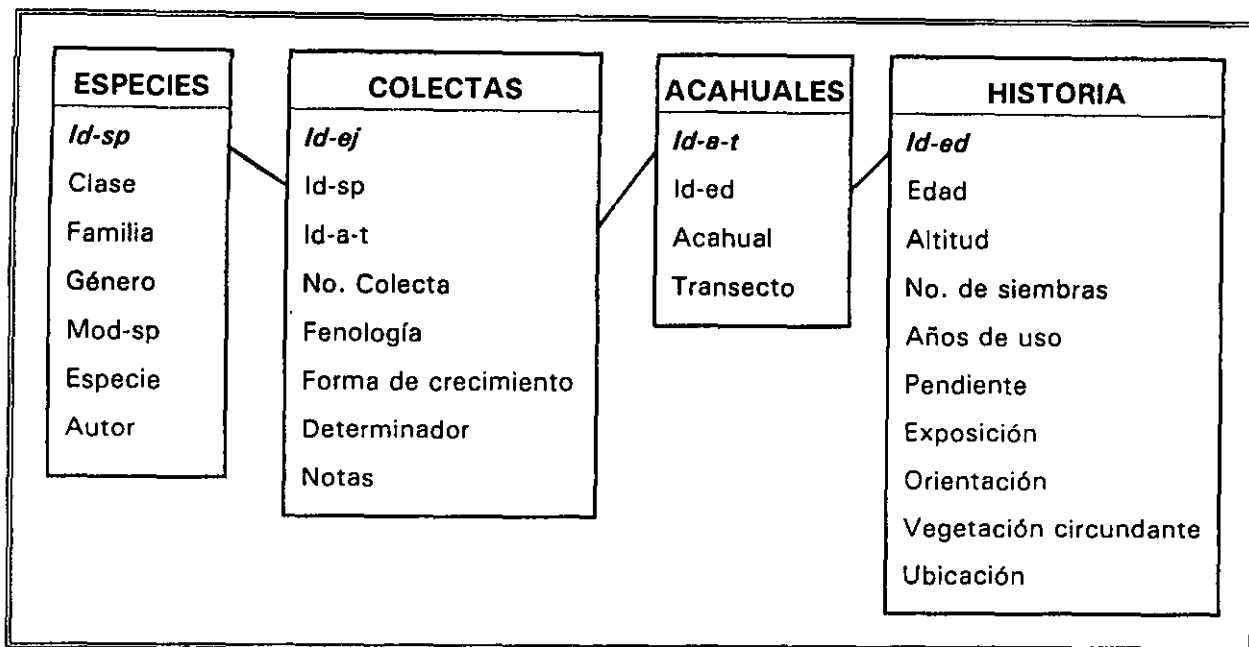


Figura 4. Modelo de la base de datos relacional. Las ligas muestran los campos comunes entre las tablas.

3.6 Caracterización histórica y ambiental de los acahuales

En la Tabla 1 se presentaron los atributos de cada acahual de acuerdo a la historia de manejo y a las características ambientales. La información se ordenó cronológicamente utilizando tanto la edad del acahual (de 5 a 100 años de barbecho) como el tiempo transcurrido desde el primer desmonte de selva del cual se tuviera conocimiento (información obtenida de él o los comuneros que trabajaron el acahual anteriormente), identificando para fines prácticos tres grupos de acahuales: jóvenes (menos de 10 años), intermedios (entre 10 y 20 años) y maduros (más de 20 años). Dos variables con información cualitativa (la exposición y la vegetación circundante) fueron transformadas en datos cuantitativos mediante los procedimientos que se describen a continuación:

- i) La exposición (norte, sur, este, oeste y puntos intermedios) se refirió a la posición general del Sol durante el año para el hemisferio norte, de tal forma que el sur presenta la mayor exposición solar (1), el norte la menor (0), mientras que para el

Tabla 1. Caracterización histórica y ambiental de acahuales derivados de la agricultura de RTQ en Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca. Ver el tema 3.5 para la explicación de las transformaciones numéricas. Ac. = acahual, ¹ = cociente del tiempo desde el primer desmonte y el número de siembras, ² = promedio de la pendiente de los transectos realizados por acahual. Claves de la vegetación circundante (VC): j = Ac. de edad similar o más joven, v = Ac. de mayor edad, s = selva y c = cafetal. * = Ac. con periodos de descanso muy diferentes.

Ac	No. de transectos	Historia de manejo				Características ambientales				Transformación numérica	
		Edad del acahual (años)	Tiempo desde 1 ^{er} desmonte (años)	No. de siembras	Tiempo \bar{x} de descanso (años) ¹	Pendiente promedio (grados) ²	Altitud (m s.n.m.)	Exposición	VC	Exposición	VC
<i>A</i>	4	5	17	3	5.7	22.8	1000	NE	j, j, j, j	0.25	0.00
<i>B</i>	2	5	17	3	5.7	23.0	1000	SE	j, j, j, j	0.75	0.00
<i>C</i>	4	5	25	4	6.3	34.0	745	N	j, j, v, c	0.00	0.13
<i>D*</i>	4	5	25	2	12.5	39.0	795	N	j, j, j, c	0.00	0.00
<i>E*</i>	4	5	45	2	22.5	30.0	1170	W	s, s, s, s	0.50	1.00
<i>F*</i>	1	5	45	2	22.5	40.0	1120	NE	s, s, s, s	0.25	1.00
<i>G</i>	4	6	18	2	9.0	31.8	1100	N	j, v, v, c	0.50	0.25
<i>H</i>	4	6	45	5	9.0	40.0	920	S	j, v, v, s	1.00	0.50
<i>I</i>	4	6	50	5	10.0	36.3	580	NE	j, j, v, v	0.25	0.25
<i>J</i>	1	7	18	2	9.0	40.0	1150	N	j, j, s, s	0.00	0.50
<i>K</i>	4	10	19	2	9.5	38.5	900	NE	j, j, j, j	0.25	0.00
<i>L</i>	4	12	12	1	12.0	36.8	870	S	j, s, s, s	1.00	0.50
<i>M</i>	4	15	15	1	15.0	42.0	650	NE	v, s, s, c	0.25	0.63
<i>N</i>	1	17	30	2	15.0	43.0	840	NW	j, s, c, c	0.25	0.25
<i>O</i>	4	25	25	1	25.0	41.8	720	NE	s, c, c, c	0.25	0.25
<i>P</i>	4	50	50	1	50.0	40.0	920	NE	j, v, s, s	0.25	0.63
<i>Q</i>	4	50	50	1	50.0	40.0	1000	S	v, s, s, s	1.00	0.75
<i>R</i>	3	100	100	1	100.0	38.3	1170	SE	s, s, s, s	0.75	1.00

este y oeste se asumió una exposición equivalente (0.5). Para los puntos intermedios se utilizaron las fracciones de 0.25 ó 0.75, dependiendo de si se trataba de una orientación hacia el sur o el norte.

- ii) La transformación numérica de la vegetación circundante se analogó, con algunas diferencias, con la realizada por Purata (1986). Se asignó el valor de "1" a la vegetación conservada y "0.5" a los acahuales circundantes que tuvieran mayor edad que el sitio en cuestión. La fracción de 0.5 supone la existencia de diferencias, como fuente de propágulos de vegetación de estadios sucesionales más desarrollados, entre estas dos comunidades. El valor de "0" correspondió a los acahuales de edad similar o menor, así como los cafetales (que no presentan un manejo de sombra), bajo el supuesto de que los propágulos de estadios más desarrollados no son aportados por estos sitios. El valor asignado a cada lado se sumó y el resultado se multiplicó por la fracción del perímetro correspondiente (0.25), obteniendo un índice que representa la posibilidad de que el aporte de propágulos de la vegetación circundante contribuya a la incorporación de especies de los siguientes estadios sucesionales (ver "Transformación numérica de la vegetación circundante" en la Tabla 1). De tal forma que un acahual rodeado totalmente por selva o por vegetación al menos un año mayor obtuvo un índice de 1, y un índice de 0 cuando presentaba en los cuatro lados las otras opciones.

Los atributos históricos de los acahuales estudiados se presentan en la Tabla 2, que muestra la historia de manejo de cada acahual durante un periodo de más de 50 años. En algunos casos esta información corresponde a una descripción aproximada en fechas (primer RTQ y posteriores), ya que se construyó a partir de estimaciones proporcionadas por los propios campesinos (número de siembras y tiempo transcurrido desde el primer desmonte).

El método paramétrico de correlación lineal basado en el cálculo del coeficiente de correlación de *Pearson* (r) se aplicó para determinar el grado de asociación entre las variables (Zar, 1984). Dicho coeficiente de correlación no depende de la unidad de

medida utilizada en las variables, supone que ambas fueron medidas en un intervalo de la escala donde el cero no es obligatorio, y cuantifica y compara el tamaño de las diferencias entre diferentes tipos de datos. Tanto las variables ambientales como las de historia de manejo se analizaron por medio de una correlación canónica y el programa de cómputo STATISTICA (STATSOFT, 1996).

3.7 Descripción florística de los acahuales

La determinación taxonómica de los ejemplares permitió generar las listas que agrupan y ordenan por clase y por familia las especies colectadas en cada transecto y en cada acahual. A las matrices resultantes se les aplicaron los análisis de factores principales y de clasificación que se describen más adelante. Además, dichas matrices permitieron estimar la riqueza florística de los sitios estudiados.

Se generó una lista de las especies encontradas y se construyó la tabla "ESPECIES" (descrita anteriormente), con los nombres ordenados alfabéticamente de acuerdo con las familias de cada clase taxonómica.

Para describir la variación florística entre acahuales, además de considerar como unidad de análisis al total de especies, denominado análisis global, éstas se clasificaron en cuatro formas dominantes de crecimiento: el grupo de árboles que también incluyó a las palmas y los helechos arborescentes; el grupo de arbustos sólo contempló plantas con esta forma de crecimiento; el grupo de hierbas, que incluyó tanto las de hábito terrestre como las epífitas; y el grupo de plantas trepadoras, en el que quedaron comprendidas tanto herbáceas como leñosas. A las especies indeterminadas no se les pudo asignar una forma de crecimiento por lo que solo aparecen en análisis global y fueron excluidas del análisis florístico por subgrupo de forma de crecimiento.

La riqueza taxonómica y florística por acahual se obtuvo mediante consultas a la base de datos construyendo una tabla por transecto con el número de especies y su forma de crecimiento. A partir de esta tabla se calculó la riqueza promedio por acahual de familias, de géneros y de especies con el fin de evaluar los resultados obtenidos en el muestreo y corrigiendo las diferencias en intensidad (ver la columna de "No. de

transectos por acahual" en la Tabla 1).

Se realizó otro análisis de correlación de *Pearson* (r) entre la riqueza promedio por acahual de familias, géneros y especies, y del promedio de especies por formas de crecimiento (árboles, arbustos, hierbas y plantas trepadoras) contra las variables ambientales y la historia de manejo para conocer el grado de relación que tienen estas variables con la riqueza florística de las muestras.

3.8. Ordenación histórica, ambiental y florística de los acahuales

Por medio del análisis de ordenación se siguieron dos aproximaciones a los cambios en la cronosecuencia representada por acahuales de diferente edad. El objetivo era desplegar, en ejes de variación no correlacionados u ortogonales, la mayor variación posible de las relaciones entre acahuales (Matteucci y Colma, 1982; Zavala-Hurtado, 1986). En el primer caso, se aplicó el análisis de componentes principales a las variables ambientales e históricas. En el segundo, se realizó un análisis de factores principales con los datos florísticos de presencia de las especies en cada acahual. En ambos casos se utilizó el programa STATISTICA 5.0 (STATSOFT, 1996).

Análisis de componentes principales.

La información cuantitativa de la historia de uso y las características ambientales presentada en la Tabla 1 incluyó ocho variables para cada acahual, información que fue analizada mediante la técnica de extracción de componentes principales. Este método convierte los datos crudos en una matriz de correlaciones y transforma las variables originales en otras nuevas, no correlacionadas, que representen la mayor heterogeneidad posible en un menor número de ejes o componentes, considerado como un método para la reducción de datos (Gauch, 1982; Jongman et al., 1987; Afifi, 1990). La posición de los acahuales sobre los ejes de ordenación, obtenidos por este método, representa la variación entre ellos con respecto a los gradientes históricos y ambientales resultantes.

Además, se hizo un análisis de correlación de *Pearson* (r) entre las variables originales y los componentes principales obtenidos, con el fin de determinar cuáles variables determinaron la formación de dichos componentes ($\alpha < 0.05$).

Análisis de factores principales

Para examinar las asociaciones de especies y las diferencias en la composición florística entre acahuales, se aplicó la técnica de extracción de factores principales por el método del centroide (Gauch, 1982). Este análisis se aplicó a cinco matrices de presencia de especies por acahual, es decir para las especies totales y las cuatro formas de crecimiento. El análisis de factores principales es semejante al de componentes principales, pero difiere de éste ya que utiliza sólo la variabilidad compartida entre muestras y que se representa como factor o eje de variación (varianza aportada por la presencia de especies compartidas entre acahuales, no por las especies exclusivas de ellos); mientras que el método de componentes principales utiliza el total de la variabilidad aportada por las muestras. El objetivo del análisis es detectar una estructura en la información analizada (STATSOFT, 1996).

El análisis de factores principales aplicado a las especies totales se denominará ordenación global y para las cuatro formas de crecimiento, ordenación de la forma respectiva.

Integración de resultados de los análisis de ordenación

Los resultados de los análisis de componentes principales y de factores principales se presentan en gráficas que muestran la posición relativa de los acahuales de acuerdo al resultado combinado de ambos análisis para cada uno de los cinco grupo de especies descritos anteriormente. Los componentes principales se desplegaron como ordenadas y los factores florísticos como abscisas.

3.9 Clasificación florística de los acahuales

Las cinco matrices de presencia de especies por acahual, descritas anteriormente, fueron clasificadas mediante el análisis de “especies indicadoras” (Indicator Species

Analysis o ISA), método politético y divisivo del programa TWINSpan (Two Way Indicator Species Analysis, Hill, 1979), con el fin de agrupar los acahuales de acuerdo a su composición florística. Método que ordena y clasifica tanto muestras como especies en conjuntos con alta similitud interna pero claramente diferentes entre sí (Hill, 1979). El resultado se esquematizó en dendrogramas para cada una de las cinco clasificaciones realizadas, asignado un número que identifica a los acahuales del mismo grupo.

Cada grupo representa un grado de similitud (valor "eigen") que determina la separación de especies y muestras. Por el carácter divisivo del método, el valor "eigen" se reduce gradualmente en cada dicotomía. Se empleó como criterio para detener el proceso de "ramificación", el momento en que se incrementa el valor "eigen" respecto al mismo valor en la separación inmediata anterior. Esta decisión se basa en que el incremento de dicho valor equivale a la separación de muestras con mayor número de especies compartidas que los grupos que le antecedieron. Como el objetivo del análisis es definir grupos de muestras (acahuales) con la mayor similitud interna posible, no fueron tomados en cuenta para la descripción los "grupos" formados por una sola muestra.

El análisis de clasificación para el conjunto de todas las especies se denominará clasificación global, mientras que para cada conjunto de especies por forma de crecimiento se denominará clasificación del conjunto correspondiente.

3.10 Integración de resultados de los análisis de ordenación y clasificación

Los resultados del análisis de clasificación (TWINSpan) fueron superpuestos en la representación gráfica combinada de los ejes obtenidos mediante las técnicas de ordenación (componentes principales y factores principales) para cada conjunto de especies. Lo anterior, con la finalidad de mostrar la distribución de los grupos de acahuales en función de las especies que los distinguen ordenados en gradientes ambientales y de historia de manejo así como en factores principales. Este procedimiento proporciona más elementos para interpretar el proceso de sucesión vegetal desde el punto de vista florístico.

4. RESULTADOS

4.1 Colecta y precisión de la determinación taxonómica

En total fueron recolectados 2,668 ejemplares botánicos. De éstos, se determinaron 2,622 a nivel taxonómico de especie, género o familia, y sólo 46 ejemplares (1.7%) no pudieron ser identificados a ninguno de estos niveles.

La determinación permitió reconocer la presencia de 493 morfoespecies (especies distinguidas morfológicamente pero no determinadas) en los transectos del estudio. A nivel de especie se determinaron 274 (55.6% del total). De las restantes, fueron determinadas a nivel de género 127 (25.8%), a familia 64 (13.0%) y 28 permanecieron indeterminadas (5.7%). En el Apéndice I se muestra la lista de especies registradas en los 18 acahuals, indicando también su forma de crecimiento.

4.2 Unidad de análisis

Para los análisis numéricos se descartó como unidad de muestra a los transectos después de comparar florísticamente la información de estos con los mismos datos por acahual. Se optó por considerar a los transectos como repeticiones del muestreo para el acahual donde se realizaron, haciendo más representativa la información florística pero reduciendo el número de muestras (de 60 a 18). En tres casos sólo se tuvo una muestra por acahual.

4.3 Correlación entre historia de manejo y variables ambientales

Los coeficientes de correlación entre la historia de manejo y las variables ambientales se muestran en la Tabla 3. En nueve casos las variables tuvieron correlación significativa ($p < 0.05$), siete de forma positiva y dos en sentido negativo.

Dentro de las variables de historia de manejo: la edad del acahual se correlacionó negativamente con el número de siembras (-0.49), y de manera positiva tanto con el tiempo desde el primer desmonte (0.78), como con el tiempo promedio de descanso (0.97). Esta última es la correlación más fuerte encontrada. A su vez, el

Tabla 3. Correlación entre variables indicadoras de la historia de manejo (1-4) y de las características ambientales (5-8). La matriz analizada proviene de la Tabla 1. El renglón superior muestra los coeficientes de correlación de *Pearson* (*r*) entre variables y el inferior el nivel de significancia (p* < 0.05, ***p* < 0.01, ****p* < 0.001, *ns* = no significativo), α < 0.05 y *n* = 18. Las variables ambientales 7 y 8 se procesaron como variables numéricas, de acuerdo a la transformación explicada en la sección 3.5.**

Variables	Historia de manejo				Características ambientales			
	1	2	3	4	5	6	7	8
1 Edad del acahual	1	0.78 ***	-0.49 *	0.97 ***	0.29 <i>ns</i>	0.24 <i>ns</i>	0.32 <i>ns</i>	0.49 *
2 Tiempo desde el 1 ^{er} desmonte		1	-0.04 <i>ns</i>	0.86 ***	0.23 <i>ns</i>	0.29 <i>ns</i>	0.29 <i>ns</i>	0.64 **
3 No. de siembras			1	-0.49 *	-0.32 <i>ns</i>	-0.26 <i>ns</i>	-0.05 <i>ns</i>	-0.37 <i>ns</i>
4 Tiempo promedio de descanso				1	0.28 <i>ns</i>	0.34 <i>ns</i>	0.31 <i>ns</i>	0.62 **
5 Pendiente promedio					1	-0.29 <i>ns</i>	-0.12 <i>ns</i>	0.33 <i>ns</i>
6 Altitud						1	0.28 <i>ns</i>	0.47 *
7 Exposición							1	0.34 <i>ns</i>
8 Vegetación circundante								1

tiempo promedio de descanso, que es el cociente del tiempo desde el primer desmonte entre el número de siembras, se correlacionó fuertemente con la primera de estas dos variables (0.86), mientras que con la segunda la correlación fue significativa pero débil y negativa (-0.49).

Entre las características ambientales, sólo la vegetación circundante se correlacionó significativamente con la altitud (0.47), aunque no fue muy fuerte.

En cuanto a las correlaciones entre la historia de manejo y las características ambientales, la vegetación circundante se correlacionó con el tiempo desde el primer desmonte (0.64), con el tiempo promedio de descanso (0.62) y con la edad del acahual (0.49).

4.4 Riqueza florística

La Tabla 4 muestra la riqueza de familias, géneros y especies para cinco clases taxonómicas. La precisión taxonómica de las determinaciones se indica a través del porcentaje de morfoespecies para cada clase, que en conjunto representan el 44.4% de las especies no determinadas. Las angiospermas con sus dos clases, Liliopsida y Magnoliopsida (Cronquist, 1981), fueron el grupo taxonómico mejor representado, con 443 morfoespecies (90% del total). De ellas, el 49% no fueron determinadas a nivel de especie. Las gimnospermas únicamente incluyeron a la clase Pinopsida, y en los acahuales estudiados ésta sólo estuvo representada por una especie de *Pinus* que no fue identificada. Las Pteridophyta y afines, con las clases Polypodiopsida y Lycopodiopsida (Brummitt, 1992), complementan el listado con 49 especies, de las cuales sólo una morfoespecie no fue determinada hasta el nivel de especie.

En la Tabla 5 se muestra la riqueza de géneros y especies de las 17 familias mejor representadas (18.3%) de las 93 familias encontradas. Cada una de ellas tuvo entre 8 y 36 especies, y en total contienen el 65.8% de los géneros y el 54.2% de las especies. En la misma tabla se muestra el promedio de especies por género para cada Familia.

Tabla 4. Riqueza taxonómica de la vegetación secundaria de acahuales derivados de la RTQ. * = Especies y morfoespecies diferentes.

Clase	Familias	Géneros	Especies*	(% Morfoespecies)
Pinopsida	1	1	1	(100.0%)
Lycopodiopsida	1	1	3	(0.0%)
Polypodiopsida	10	25	46	(2.2%)
Liliopsida	16	33	83	(43.4%)
Magnoliopsida	65	139	360	(50.3%)
Total:	93	199	493	(44.4%)

Tabla 5. Riqueza de géneros y especies de las 17 familias que reúnen más del 50% de las especies encontradas en la vegetación secundaria. E/G = cociente de especies por género.

Familias	No. de Géneros	% de Géneros	No. de Especies	% de Especies	E / G
Asteraceae	17	8.5	36	7.3	2.1
Rubiaceae	21	10.6	32	6.5	1.5
Melastomataceae	5	2.5	24	4.9	4.8
Fabaceae	15	7.5	23	4.7	1.5
Piperaceae	2	1.0	22	4.5	11.0
Araceae	11	5.5	20	4.1	1.8
Poaceae	16	8.0	18	3.7	1.1
Aspleniaceae	8	4.0	11	2.2	1.4
Lauraceae	4	2.0	11	2.2	2.8
Solanaceae	4	2.0	11	2.2	2.8
Arecaceae	4	2.0	10	2.0	2.5
Mimosaceae	3	1.5	9	1.8	3.0
Apocynaceae	6	3.0	8	1.6	1.3
Myrsinaceae	6	3.0	8	1.6	1.3
Boraginaceae	5	2.5	8	1.6	1.6
Vitaceae	3	1.5	8	1.6	2.7
Smilacaceae	1	0.5	8	1.6	8.0
Total:	131	65.8 %	267	54.2 %	

La familia con mayor número de especies fue Asteraceae con 36, y un promedio de 2.1 especies por género, las formas de crecimiento presentes en esta familia fueron hierbas, trepadoras herbáceas y arbustos. La familia que le siguió en riqueza fue Rubiaceae con 32 especies, y que contribuyó a la riqueza florística de los acahuales con un mayor número de géneros (21) que la anterior. En esta familia predominó la forma de vida arbustiva, con algunos árboles y hierbas.

Las familias con mayor número de especies por género fueron Piperaceae, con 11 especies para sus dos géneros de hierbas epífitas y arbustos, y Smilacaceae, con ocho especies en un solo género de plantas trepadoras. En contraste, la familia de menor riqueza por género fue Poaceae, con un promedio de 1.1 especies de hierbas por cada uno de los 16 géneros encontrados.

La Tabla 6 presenta la riqueza promedio (± 1 DE con su respectivo coeficiente de variación) y la riqueza total registrada para los niveles taxonómicos de familia, género y especie en cada uno de los acahuales estudiados. El promedio se calculó de la riqueza obtenida en los transectos individuales en cada acahual (Apéndice II). Estos datos de riqueza son comparables entre sí ya que, como se mencionó en la sección de métodos, la corrección de las diferencias en intensidad de muestreo a través del cálculo de promedios permite evaluar las similitudes o diferencias entre los acahuales.

El acahual con mayor riqueza promedio de familias (34) y especies (64) fue el *N* a pesar de que en él sólo se muestreó un transecto. En este acahual la riqueza genérica fue también alta, aunque menor a la del acahual *A*, donde se obtuvieron en promedio 44.8 géneros por transecto. El acahual con menor riqueza en los tres niveles taxonómicos fue el *R*, con 13.7 familias, 19.3 géneros y 22.3 especies en promedio por transecto. Prácticamente ningún acahual presentó el mismo número de familias y géneros o de géneros y especies, ya que se mantuvo la proporción entre cada nivel taxonómico. El único caso donde cada especie pertenece prácticamente a un género y a su vez a una familia diferente fue el acahual *J* (28 especies de 25 géneros distribuidos en 23 familias). Coincidentemente, este acahual es el que presentó el menor número de especies.

Tabla 6. Riqueza de familias, géneros y especies por acahual. Se presenta la riqueza promedio (\bar{x}) de transectos por acahual ± 1 desviación estándar (DE), el coeficiente de variación (CV) y la riqueza total (RT) registrada por nivel taxonómico por acahual (Ac). Los datos por transecto se muestran en el Apéndice II.

Ac	Familia				Género				Especie			
	\bar{x}	± 1 DE	CV (%)	RT	\bar{x}	± 1 DE	CV (%)	RT	\bar{x}	± 1 DE	CV (%)	RT
<i>A</i>	28.0	2.2	7.7	47	44.8	4.6	10.4	74	52.0	3.7	7.2	119
<i>B</i>	20.5	6.4	31.0	27	33.5	6.4	19.0	44	39.0	8.5	21.8	60
<i>C</i>	20.5	4.8	23.4	32	30.0	6.0	20.0	55	32.3	7.4	23.0	69
<i>D</i>	27.3	6.3	23.3	48	38.0	6.2	16.4	72	40.0	7.7	19.3	90
<i>E</i>	22.5	3.7	16.4	40	29.0	5.8	19.9	55	31.5	7.0	22.1	81
<i>F</i>	33			33	43			43	51			51
<i>G</i>	19.8	3.0	15.1	38	24.8	4.3	17.3	50	26.8	5.1	19.2	66
<i>H</i>	26.0	6.5	24.9	40	34.8	6.8	19.4	58	39.5	5.9	15.0	94
<i>I</i>	23.5	6.4	27.2	43	30.5	9.3	30.3	61	32.8	10.1	31.0	86
<i>J</i>	23			23	25			25	28			28
<i>K</i>	26.8	1.3	4.7	47	31.3	2.9	9.2	68	32.8	3.8	11.5	85
<i>L</i>	28.8	2.6	9.1	45	35.5	5.4	15.3	64	46.0	4.5	9.9	104
<i>M</i>	25.8	2.2	8.6	44	33.5	4.7	13.9	65	38.3	6.0	15.7	91
<i>N</i>	34			34	44			44	64			64
<i>O</i>	21.3	2.1	9.7	35	30.5	2.6	8.7	55	37.5	1.9	5.1	85
<i>P</i>	22.8	2.8	12.1	43	30.5	2.5	8.3	53	38.8	3.9	10.2	90
<i>Q</i>	21.8	4.6	21.0	40	28.0	5.5	19.6	49	33.0	6.2	18.7	79
<i>R</i>	13.7	0.6	4.2	21	19.3	2.1	10.8	33	22.3	3.8	17.0	50

Los acahuales con mayor riqueza absoluta fueron **A** y **L**, con 119 y 104 especies colectadas en cuatro transectos, respectivamente, mientras que los acahuales **F** y **N**, con 51 y 64 especies cada uno, presentaron la mayor riqueza para un solo transecto. En términos generales, se encontró una mayor riqueza de especies en los acahuales donde el muestreo fue menos intenso, excepto en el acahual **J**.

La riqueza taxonómica por transecto, desglosada para los tres niveles taxonómicos y el número de especies para cada forma de crecimiento, se muestra en el Apéndice II. Los transectos están agrupados por acahual y de acuerdo al orden cronológico en que se realizaron (número de transecto muestreado).

La desviación estándar (DE) indica el grado de heterogeneidad entre los transectos de cada acahual en relación a la riqueza taxonómica. El acahual **I** fue el más heterogéneo en cuanto a la riqueza de especies (DE= 10.1; CV= 30.8%), mientras que el de menor heterogeneidad fue el **O** (DE= 1.9). Para la riqueza de géneros, también el acahual **I** fue el más heterogéneo (DE= 9.3), mientras que el **R** fue el más homogéneo (DE= 2.1). Por último, para el nivel de familia el acahual **H** fue el menos homogéneo (DE= 6.5), y el **R** también fue el más homogéneo (DE= 0.6).

Los resultados del análisis de correlación entre la historia de manejo y las variables ambientales con la riqueza promedio de los tres niveles taxonómicos y el promedio de especies por forma de crecimiento se muestran en la Tabla 7. La edad del acahual, al igual que el tiempo promedio de descanso (variables con una correlación positiva, muy significativa y muy fuerte entre sí; ver Tabla 3), presentan correlaciones significativas y negativas con la riqueza promedio de familias y géneros. Es decir, existe una disminución significativa de la riqueza de ambos niveles taxonómicos conforme aumenta la edad del acahual y el tiempo promedio de descanso. En contraste, ninguna variable ambiental o histórica estuvo correlacionada significativamente con la riqueza promedio de especies. En la siguiente sección se describen las correlaciones de las mismas variables con las formas de crecimiento.

Tabla 7. Correlación entre la riqueza promedio por acahual para cada nivel taxonómico y para las formas de crecimiento con las variables de historia de manejo y características ambientales. El renglón superior muestra el coeficiente de correlación de *Pearson* (*r*) entre variables y el inferior el nivel de significancia (**p* < 0.05, *p* < 0.01, ****p* < 0.001, *ns* = no significativo), α < 0.05 y *n* = 18. F = familia, G = género, E = especie; Ar = árbol, Ab = arbusto, Hi = hierba, y Tr = trepadora.**

Variables	Nivel taxonómico			Forma de crecimiento			
	F	G	E	Ar	Ab	Hi	Tr
Edad del acahual	-0.53 *	-0.51 *	-0.33 <i>ns</i>	-0.07 <i>ns</i>	-0.22 <i>ns</i>	-0.67 **	-0.09 <i>ns</i>
Tiempo desde el primer desmonte	-0.42 <i>ns</i>	-0.40 <i>ns</i>	-0.32 <i>ns</i>	-0.03 <i>ns</i>	-0.23 <i>ns</i>	-0.64 **	-0.09 <i>ns</i>
No. de siembras	0.06 <i>ns</i>	0.18 <i>ns</i>	0.02 <i>ns</i>	-0.26 <i>ns</i>	0.03 <i>ns</i>	0.33 <i>ns</i>	0.18 <i>ns</i>
Tiempo promedio de descanso	-0.51 *	-0.49 *	-0.34 <i>ns</i>	-0.02 <i>ns</i>	-0.27 <i>ns</i>	-0.69 **	-0.11 <i>ns</i>
Pendiente promedio	0.22 <i>ns</i>	-0.09 <i>ns</i>	0.04 <i>ns</i>	0.36 <i>ns</i>	0.07 <i>ns</i>	-0.48 *	-0.24 <i>ns</i>
Altitud	-0.20 <i>ns</i>	-0.24 <i>ns</i>	-0.20 <i>ns</i>	-0.06 <i>ns</i>	-0.08 <i>ns</i>	-0.37 <i>ns</i>	-0.01 <i>ns</i>
Exposición	-0.20 <i>ns</i>	-0.19 <i>ns</i>	-0.09 <i>ns</i>	0.01 <i>ns</i>	-0.08 <i>ns</i>	-0.38 <i>ns</i>	0.43 <i>ns</i>
Vegetación circundante	-0.13 <i>ns</i>	-0.29 <i>ns</i>	-0.19 <i>ns</i>	0.24 <i>ns</i>	-0.21 <i>ns</i>	-0.69 **	0.04 <i>ns</i>

4.5 Riqueza por formas de crecimiento

En la Tabla 8 se presenta la riqueza de especies por forma de crecimiento. Las hierbas constituyen el grupo más rico, con 139 especies, y su predominancia se conservó aún sustrayendo el grupo de hierbas epífitas. El grupo de árboles le siguió con 116 especies. En este grupo quedaron incluidos, además de los árboles, las palmas y los helechos arborescentes, ya que sus hábitos y arquitectura de crecimiento se parecen al subgrupo de los árboles. Los arbustos constituyeron el tercer grupo, con 97 especies. Las plantas trepadoras, con 67 especies, fueron las más pobremente representadas. Como se indicó anteriormente, las 74 morfoespecies restantes no pudieron ser asociadas a ninguna forma de crecimiento por la carencia de información suficiente para su completa determinación.

La Figura 5 muestra la riqueza promedio (+ 1 DE) de especies por grupo de forma de crecimiento. El subgrupo de las hierbas fue el único que mostró una tendencia decreciente, apreciable a simple vista, conforme aumenta la edad del acahual. En el subgrupo de árboles, los acahuales *F* y *N*, con un transecto cada uno, son más ricos en comparación con el promedio de todos los demás acahuales; sólo el acahual *Q* se acerca a esta riqueza, sobre todo si se toma en cuenta su DE. El acahual *N* sobresale del resto por tener muchas más especies de arbustos, al tiempo que es el más pobre en el subgrupo de plantas trepadoras. El acahual *Q*, que es uno de los más viejos, fue el que tuvo la menor riqueza promedio de hierbas.

El análisis de correlación entre la historia de manejo y las variables ambientales con la riqueza promedio de las formas de crecimiento (ver Tabla 7), mostró que la riqueza promedio de especies de hierbas (H_i) se correlacionó significativamente con el mayor número de variables, cinco de las ocho posibles. Dicha forma de crecimiento mostró las correlaciones más fuertes con la vegetación circundante y con el tiempo promedio de descanso (-0.69), seguidas por la edad del acahual (-0.67), por el tiempo desde el primer desmonte (-0.64), y por último, con la pendiente promedio (-0.48). Estas correlaciones negativas indican una tendencia decreciente generalizada en la

Tabla 8. Riqueza de especies por forma de crecimiento.

Grupo de forma de crecimiento	Subgrupo	Clave	Especies
Árboles			116
	Árboles	Ar	101
	Palmas	PI	10
	Helechos arborescentes	HA	5
Arbustos		Ab	97
Hierbas			139
	Terrestres	Hi	122
	Epífitas	Ep	17
Trepadoras		Tr	67
	Herbáceas	TH	48
	Leñosas	TL	19
No determinadas		ND	74

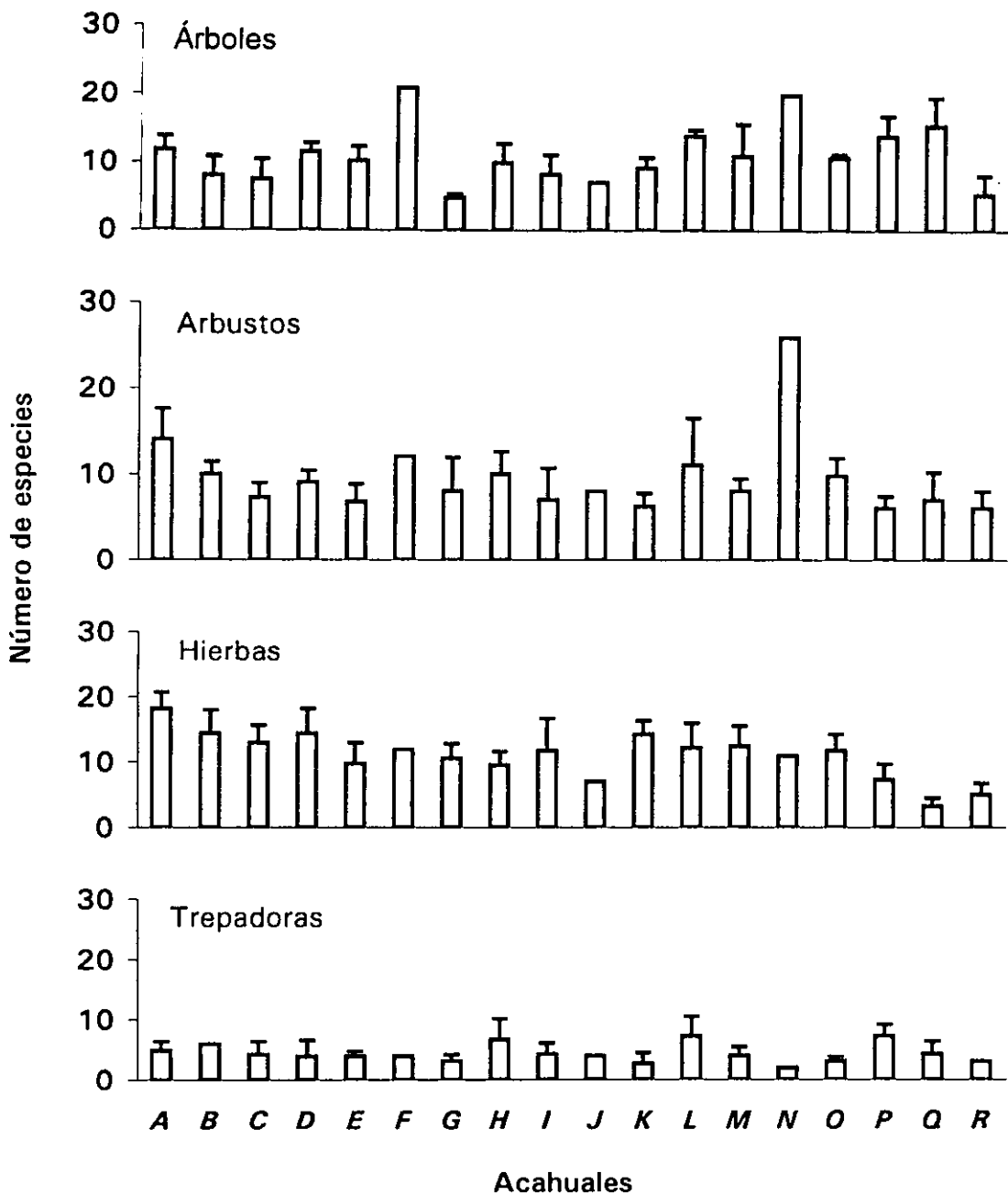


Figura 5. Riqueza de especies por acahuales para cada grupo de forma de crecimiento. Las barras muestran los promedios (+ 1 DE). Acahuales con n = 1 sin barra de DE.

riqueza de especies herbáceas en relación a los gradientes que representan estas variables.

4.6 Ordenación histórica, ambiental y florística de los acahuales

Análisis de componentes principales:

El criterio para elegir el número de componentes principales para representar el análisis fue que éstos estuvieran correlacionados significativamente con al menos una de las variables estudiadas. Sólo tres de los ocho componentes mostraron correlaciones altamente significativas ($p < 0.001$). Los coeficientes de correlación entre las variables y los tres componentes principales se muestran en la Tabla 9.

El tiempo promedio de descanso (que se discutirá posteriormente), la edad del acahual, el tiempo desde el primer desmonte y la vegetación circundante se correlacionaron fuertemente con el CP1 (0.96, 0.91, 0.84 y 0.79, respectivamente). El número de siembras también mostró una correlación fuerte con el mismo componente, pero en sentido inverso (-0.52).

Con el CP2 se correlacionaron fuertemente la pendiente promedio, la altitud y la exposición (-0.81, 0.65 y 0.52, respectivamente).

El número de siembras se correlacionó fuertemente con el CP3 (-0.77), además del tiempo desde el primer desmonte (0.47).

La Figura 6 muestra la distribución de los acahuales en el espacio de ordenación generado por los tres componentes principales que en conjunto representan el 78.9% de la varianza. El componente principal 1 (CP1) explica el 48.1% de la varianza total entre acahuales, componente relacionado significativamente con las cuatro variables de historia de manejo y con dos ambientales (la vegetación circundante y la altitud), como se describió anteriormente; el componente principal 2 (CP2) representa el 18.1% de varianza; y el componente principal 3 (CP3) un 12.7% adicional. El resto de la varianza (21.1%) la explican otros cinco componentes que no fueron considerados en el presente análisis.

Tabla 9. Coeficientes de correlación de *Pearson* (*r*) entre los componentes principales considerados (CP1, CP2 y CP3) y las variables históricas y ambientales. *n* = 18 (**p* < 0.05, ***p* < 0.01, ****p* < 0.001, '*p* = 0.05, *ns* = no significativo).

Variables	CP1	CP2	CP3
Históricas			
Edad del acahual	0.91 ***	-0.13 <i>ns</i>	0.11 <i>ns</i>
Tiempo desde el primer desmonte	0.84 ***	0.05 <i>ns</i>	0.47 '
No. de siembras	-0.52 *	0.29 <i>ns</i>	0.75 ***
Tiempo promedio de descanso	0.96 ***	-0.07 <i>ns</i>	0.09 <i>ns</i>
Ambientales			
Pendiente promedio	0.34 <i>ns</i>	-0.81 ***	0.03 <i>ns</i>
Altitud	0.46 <i>ns</i>	0.65 **	-0.43 <i>ns</i>
Exposición	0.43 <i>ns</i>	0.52 *	0.16 <i>ns</i>
Vegetación circundante	0.79 ***	0.06 <i>ns</i>	-0.10 <i>ns</i>

En la Fig. 6a se muestra la distribución de acahuales en el espacio de ordenación formado por CP1 vs. CP2. Para el CP1, los acahuales del **A** al **D**, **I** y **K** se distribuyeron en el extremo izquierdo del eje; del **G** al **O** se situaron a continuación a la derecha, ocupando el segmento central del eje; el **E** y **F** entre éstos y los de mayor edad (**P** al **R**) que se ubicaron en el extremo derecho del mismo eje, ocupando un segmento de mayor longitud que en los casos anteriores. A lo largo del CP2, la distribución de los acahuales no presentó algún orden en relación a la historia de manejo; sin embargo, éstos se acomodaron con respecto a la altitud, ya que en la mitad inferior se ubicaron los acahuales de altitudes bajas (<1,000 m) y en la mitad superior los de sitios más elevados (>1,000 m); es más difícil reconocer un gradiente en las variables pendiente promedio, altitud y exposición.

La Fig. 6b muestra la distribución de acahuales en el espacio de ordenación formado por CP1 vs. CP3. La posición de los acahuales se conservó sobre el CP1. Para el CP3 la distribución no presentó orden aparente, y solamente los acahuales **H**, **I**, **C** y **R** se separaron con mayores distancias entre sí que los restantes en la parte superior de la gráfica. Con excepción del acahual **R**, dentro de los grupos de edad donde se ubicaron estos acahuales, se distinguieron por tener los mayores números de siembras, y de hecho esta variable fue la más correlacionada con el eje. No se consideró necesaria una tercera representación de la distribución de los acahuales respecto a los CP2 vs. CP3, ya que la proporción de varianza acumulada por ambos es menor que la explicada por el CP1.

Análisis de factores principales.

Existe una amplia variación florística entre acahuales cuya expresión concreta es la presencia de algunas de las 493 especies analizadas. Esto se debe a que sitios con historias y condiciones ambientales semejantes o diferentes pueden o no compartir especies. El análisis de factores principales (FP) permite representar las similitudes florísticas de cada sitio, mediante la posición de los acahuales en ejes extraídos de la variación florística de los mismos. Sólo se consideraron los primeros dos factores ya que el tercero no incrementaba substancialmente el resultado.

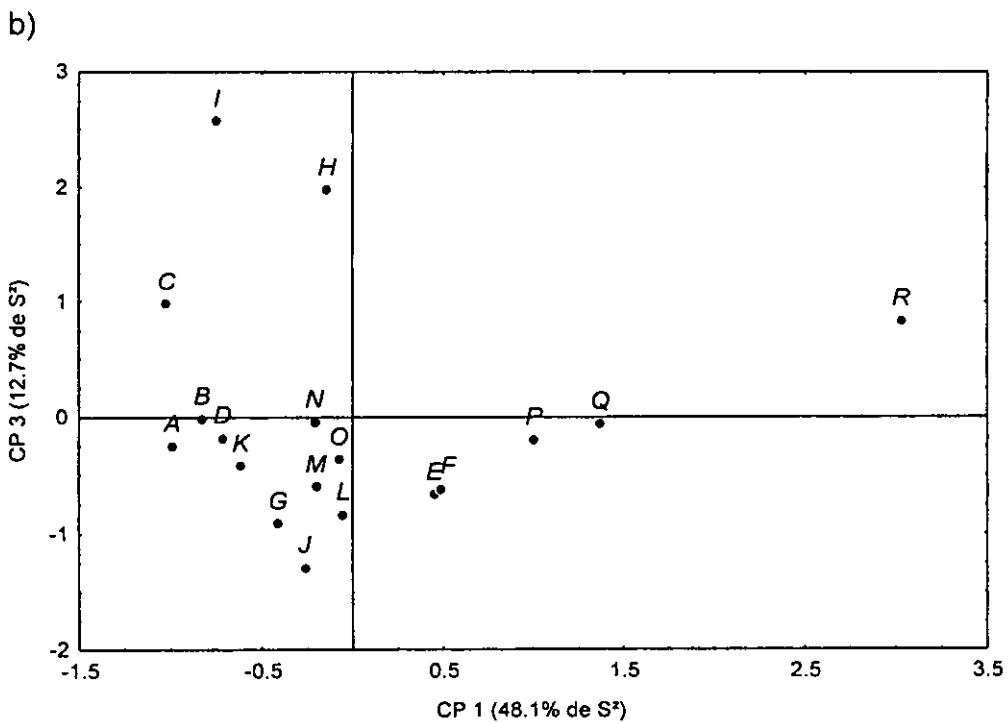
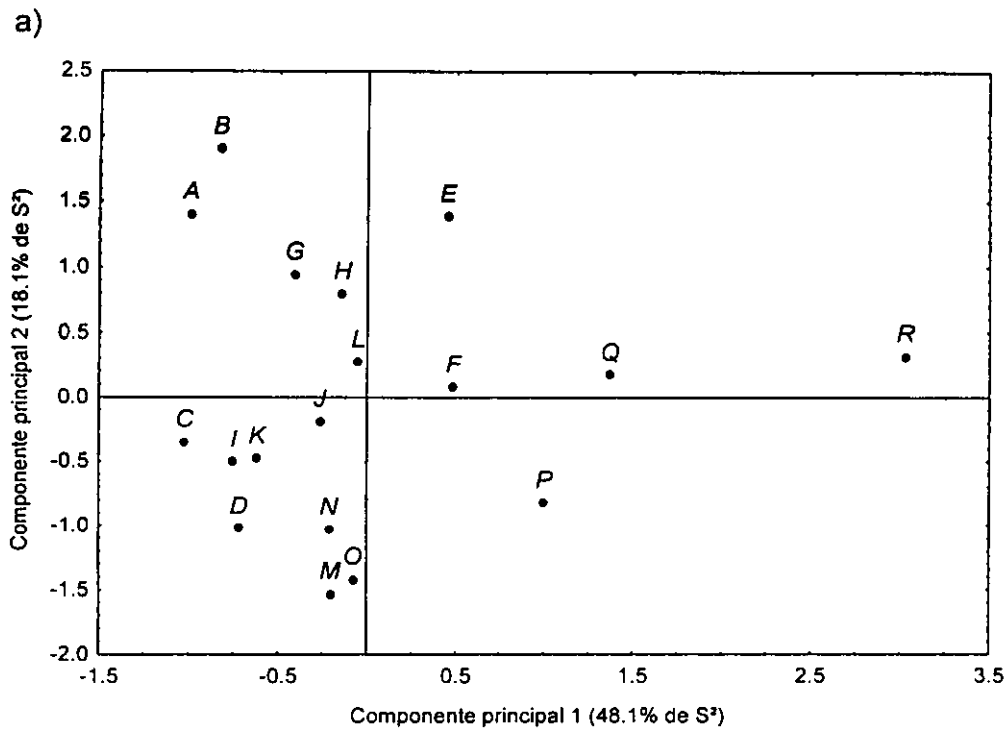


Figura 6. Distribución de los acahuales estudiados en el espacio de ordenación generado por el método de componentes principales (CP). Análisis aplicado a las ocho variables históricas y ambientales mostradas en la Tabla 1. a) Ordenación del CP1 vs. CP2. b) Ordenación del CP1 vs CP3.

La Tabla 10 muestra la proporción de varianza florística que explicaron los factores principales (FP) 1 y 2 para diferentes matrices de especies. Para la primer matriz (análisis global), que analizó a todas las especies por acahual, los dos primeros FP explicaron poco menos del 21.6% de la varianza (13.0% y 8.6% para el FP1 y el FP2, respectivamente). Además, con fines comparativos se analizó la matriz de todas las especies por transecto, resultando que la varianza explicada por los dos primeros factores (17.8% del total) es menor que la explicada por los mismos por acahual. Esta fue otra de las razones para que los transectos no se utilizaran como unidad de análisis. En contraste, los cuatro conjuntos de especies por forma de crecimiento presentaron mayor proporción de varianza explicada por ambos factores que la obtenida en el análisis global (árboles, 26.6%; arbustos, 23.8%; hierbas, 22.7%; plantas trepadoras, 21.5%). El valor "eigen" de cada factor principal es la fracción de la variabilidad que le corresponde del total de una matriz de datos (valor propio según StatSoft, 1996). La matriz correspondiente a todas las especies por transecto contiene mayor variabilidad que la conformada por la información de las especies por acahual. En los análisis por forma de crecimiento, la fracción de la varianza representada por cada eje fue también mayor que la explicada por los ejes obtenidos para el análisis basado en todas las especies. La única excepción fue el grupo de plantas trepadoras, ya que tuvo una varianza acumulada ligeramente menor que el correspondiente en el análisis global.

La Figura 7 muestra la distribución de los acahuales en el espacio de ordenación generado por los factores principales FP1 vs. FP2 del análisis global. De izquierda a derecha, se encontraron muy próximos entre sí los acahuales maduros *P*, *Q* y *R*, separados de ellos le siguieron los jóvenes *A* y *B*, a continuación los acahuales de edad intermedia *I* y *J* con otro joven *C*, y en la mitad derecha los demás acahuales de los cuales *K* y *G* se localizaron al extremo derecho. Destaca la cercanía entre acahuales maduros y jóvenes y que estos últimos se intercalen con los de edad intermedia. Por otro lado, sobre el FP2 los acahuales se ordenan en sectores que se pueden asociar a la edad, aún cuando la distribución en esta ordenación la determinó la composición florística de cada sitio. Los acahuales maduros *P*, *Q* y *R* se mantienen

Tabla 10. Factores principales (FP) y la proporción de varianza explicada para los grupos de especies analizados. El tercer renglón muestra la varianza acumulada por ambos factores.

Grupo de especies por forma de crecimiento	Factor principal	Valor "eigen"	Proporción de varianza explicada
Todas las especies por acahual	<i>FP1</i>	2.32	13.00
	<i>FP2</i>	1.55	8.57
			<u>21.57</u>
Todas las especies por transecto	<i>FP1</i>	6.59	10.99
	<i>FP2</i>	4.09	6.82
			<u>17.80</u>
Árboles	<i>FP1</i>	3.02	16.80
	<i>FP2</i>	1.76	9.78
			<u>26.57</u>
Arbustos	<i>FP1</i>	2.64	14.68
	<i>FP2</i>	1.64	9.11
			<u>23.79</u>
Hierbas	<i>FP1</i>	2.37	13.19
	<i>FP2</i>	1.72	9.56
			<u>22.75</u>
Trepadoras	<i>FP1</i>	2.05	11.40
	<i>FP2</i>	1.82	10.10
			<u>21.50</u>

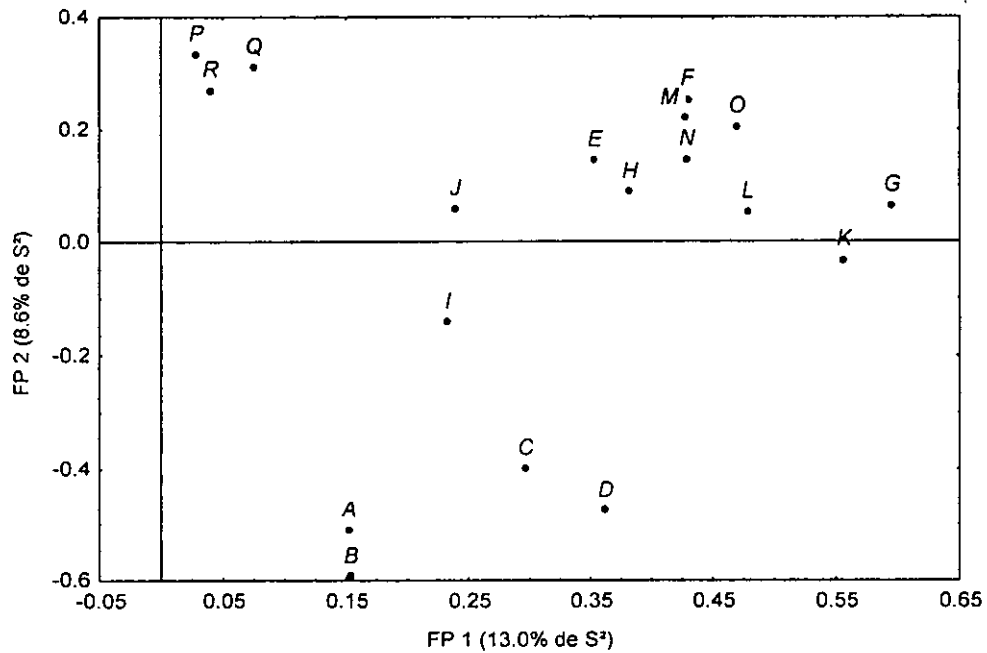


Figura 7. Distribución de los acahuales estudiados en el espacio de ordenación generado por el método de factores principales (FP) aplicado a una matriz de presencia-ausencia de todas las especies por acahual. Ejes de ordenación: FP1 vs. FP2.

más cercanos entre sí, pero a poca distancia del siguiente conjunto, lo que refleja una mayor homogeneidad florística entre ellos en cuanto a su composición y cierta diferenciación con respecto a los demás acahuales; a continuación se encuentran los acahuales de edad intermedia con algunos jóvenes distribuidos en un espacio más amplio; y por último los acahuales jóvenes (**A**, **B**, **C** y **D**), con una mayor distancia de separación con respecto a los intermedios, incluso entre ellos.

En la Figura 8 se muestra la distribución de los acahuales en el espacio de ordenación generado por los ejes que representan los FP 1 y 2, obtenidos de cuatro matrices de presencia de especies de cada forma de crecimiento. El análisis por separado de cada forma de crecimiento permitió comparar la distribución de los acahuales en el espacio de ordenación considerando el peso que representan cada una en la posición de acahuales ordenados.

En el primer caso, la composición especies de árboles (Fig. 8a) separó sobre el eje 1 los acahuales maduros **P**, **Q** y **R** de todos los demás; para el eje 2 no fue así, ya que se mezclaron acahuales maduros con los de edad intermedia, mientras que sólo el acahual **C** se ubicó con los acahuales intermedios.

Para los arbustos (Fig. 8b), sobre el eje 1 los acahuales maduros y jóvenes quedaron ubicados más cercanos entre sí que con los de edad intermedia; en relación al eje 2, los acahuales jóvenes **A**, **B** y **C** presentaron menor distancia entre sí, formando un conjunto menos compacto que en la ordenación de árboles, aunque también alejado del resto.

Las hierbas (Fig. 8c) tuvieron mayor efecto en la distribución de los acahuales para el eje 2, ya que la separación de los sitios maduros de los jóvenes, y éstos dos de los intermedios, fue más notoria; en cambio para el eje 1 los acahuales jóvenes y maduros se localizaron muy próximos en comparación con el resto.

Las plantas trepadoras (Fig. 8d) distribuyeron a los acahuales jóvenes a mayor distancia que el resto sobre el eje 1, mientras que para el eje 2 la distribución no reflejó algún gradiente de historia de los acahuales.

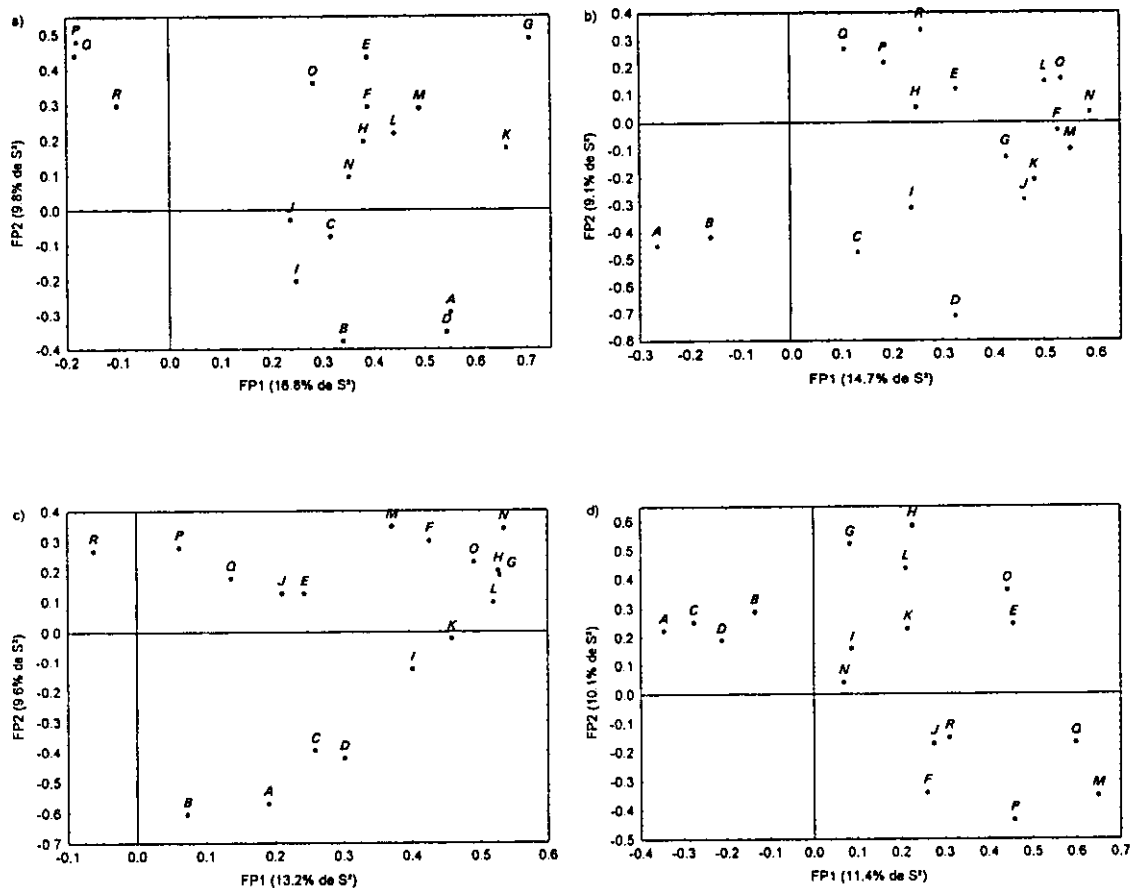


Figura 8. Distribución de los acaciales estudiados en el espacio de ordenación generado por el método de factores principales aplicado a cuatro matrices de presencia-ausencia de especies de cada forma de crecimiento por acahual. Ejes de ordenación FP1 vs. FP2 para los a) árboles, b) arbustos, c) hierbas y d) trepadoras.

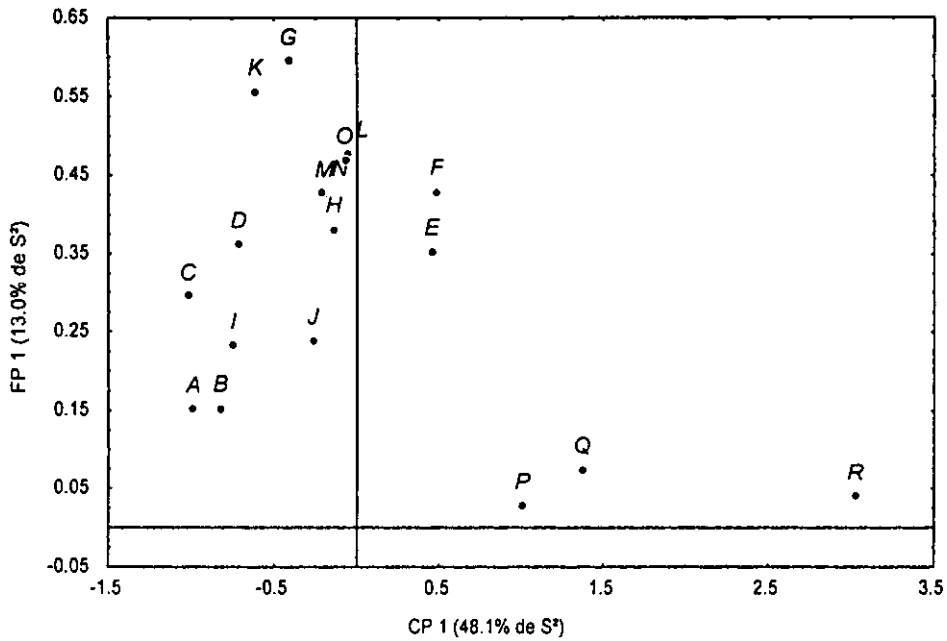
En el espacio de ordenación, los acahuales jóvenes **A**, **B**, **C** y **D** se encontraron más cercanos florísticamente en relación a las plantas trepadoras y las hierbas, mientras que para los árboles y los arbustos no ocurrió así. Por su parte, los acahuales maduros **P**, **Q** y **R** se mantuvieron florísticamente más cercanos de acuerdo a las especies de árboles, arbustos y hierbas, sólo para las plantas trepadoras los tres acahuales fueron más parecidos a otros (**J**, **F** y **M**) que entre sí. Los demás acahuales tuvieron posiciones variables: para los árboles el **I** y **J** son florísticamente cercanos al **C**, para los arbustos las semejanzas florísticas son menos marcadas; en las hierbas los acahuales **J** y **E** están próximos a los maduros.

Comparando la ordenación del análisis global (Fig. 7), con la ordenación de cada grupo de forma de crecimiento (Fig. 8), sólo para las especies herbáceas se obtuvo la distribución de acahuales más parecida al análisis global, manteniendo en general la cercanía descrita en el primer caso entre acahuales maduros y jóvenes.

Integración de resultados de los análisis de ordenación.

Los espacios de ordenación que resultaron de la combinación de ejes obtenidos en los análisis de componentes principales y de factores principales, análisis descritos anteriormente, se muestran en la Figura 9. La combinación entre CP1 vs. FP1 (Fig. 9a), y CP1 vs. FP2 (Fig. 9b) distribuyó a los acahuales sobre cada uno de los ejes tal como se describió en los análisis por separado. Sin embargo, se observó que los acahuales se distribuyen más cercanamente entre sí sobre uno de los dos ejes, es decir, los acahuales maduros en ambos espacios de ordenación son más parecidos florísticamente que históricamente, mientras que los acahuales fueron más parecidos históricamente que florísticamente aún cuando no muestran una clara separación en relación a los de edad intermedia. Por su parte, los de edad intermedia se mostraron ligeramente más cercanos en cuanto a su historia que a su composición florística.

a)



b)

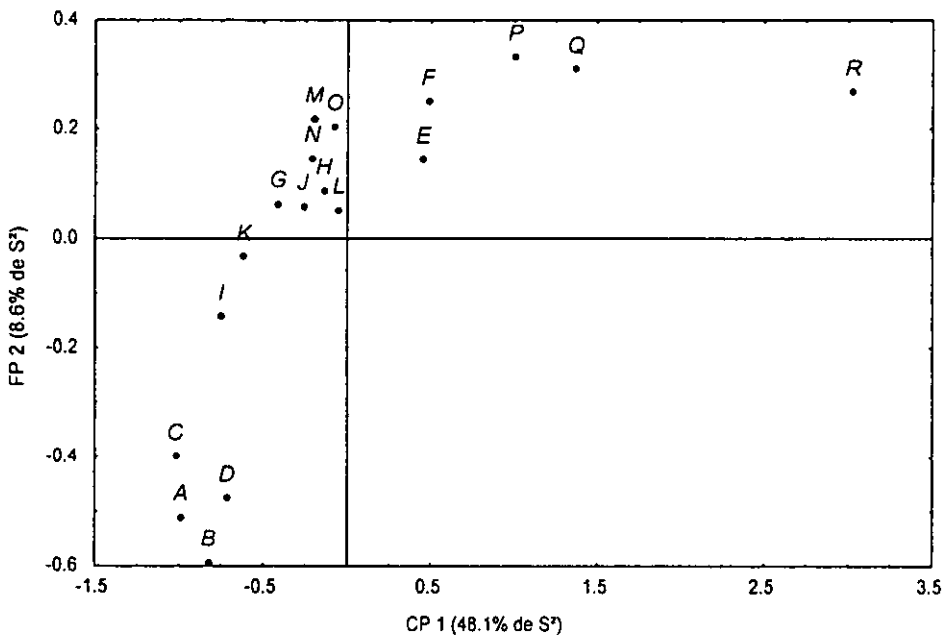


Figura 9. Distribución de los acahuales en el espacio de ordenación generado por la integración de los métodos de componentes principales (CP) y factores principales (FP) aplicado al conjunto de todas las especies. a) Ordenación del CP1 vs. FP1. b) Ordenación del CP1 vs. FP2.

4.7 Clasificación florística de los acahuales

En la Figura 10 se presentan los dendrogramas que esquematizan los resultados del análisis de clasificación (TWINSPAN) aplicado a cinco conjuntos de especies por acahual. En tres de las cinco clasificaciones se formaron cuatro grupos de acahuales, en las dos restantes el resultado fue de tres grupos.

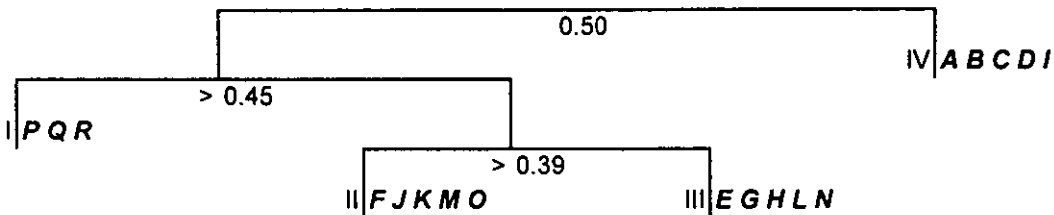
La topología del dendrograma para el conjunto de todas las especies (Fig. 10a) fue semejante al encontrado en el análisis de arbustos (Fig. 10c) y en el de hierbas (Fig. 10d). Los acahuales se agruparon de manera semejante en las ramificaciones de estas tres clasificaciones, excepto en tres casos: el acahual *R* que para los arbustos quedó ubicado en el grupo III; el acahual *I*, quedó incluido en el grupo II de la misma clasificación; y el acahual *K*, terminó ubicado en el grupo III de la clasificación de las hierbas.

Por otro lado, los dendrogramas generados para los árboles (Fig. 10b) y para las plantas trepadoras (Fig. 10e) fueron similares en cuanto a su topología, pero difirieron del resto de las clasificaciones, además de que siete acahuales quedaron ubicados en diferentes grupos.

Sólo dos grupos de acahuales se repitieron en tres clasificaciones: el de acahuales maduros (*P*, *Q*, *R*) que se formó en la clasificación de todas las especies y en las hierbas; y el de acahuales jóvenes (*A*, *B*, *C*, *D*, *I*) formado en los análisis para todas las especies, para los árboles y para las hierbas. En el análisis de las plantas trepadoras se agregó el acahual *G* a los cuatro acahuales más jóvenes, además de dos acahuales jóvenes (*F*, *J*) y uno de edad intermedia (*M*) con los de mayor edad.

Los acahuales que se observaron cercanos de acuerdo con los análisis de ordenación no se reflejaron agrupados simultáneamente en ninguna de las clasificaciones (del *A* al *D*, del *E* al *O* y del *P* al *R*). En todos los casos los grupos de acahuales de diferente intervalo de edad. Este resultado reflejó una composición florística heterogénea entre acahuales, el ejemplo de esto es que, en la mayoría de los grupos son diferentes los acahuales de edad intermedia que se localizaron

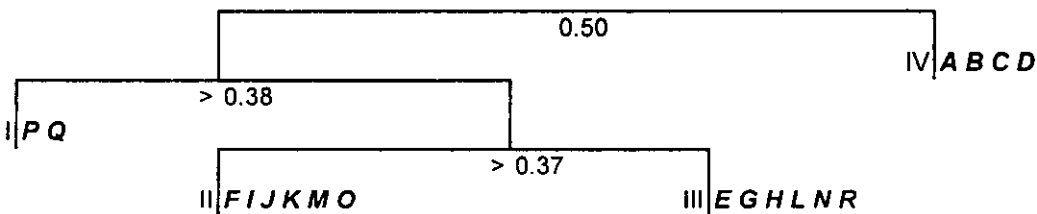
a) Todas las especies (n=493)



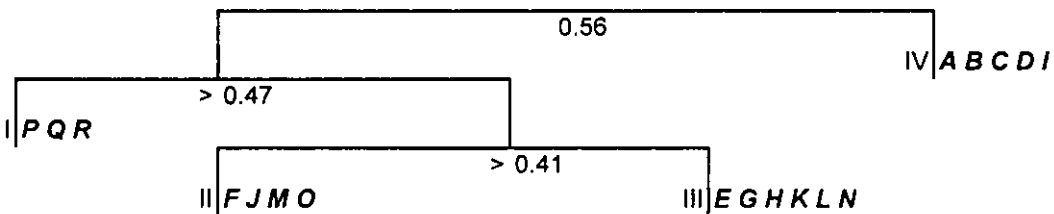
b) Árboles (n=116)



c) Arbustos (n=97)



d) Hierbas (n=139)



e) Trepadoras (n=67)



Figura 10. Dendrogramas obtenidos del análisis de clasificación divisivo de dos vías por el método de especies indicadoras (TWINSPAN), aplicado a cinco matrices de especies. El número decimal representa el índice de similitud en el cual se separan las ramificaciones, el símbolo > indica que el valor es menor al que lo precedió y los números romanos identifican el grupo de acahuals.

florísticamente cerca de los jóvenes o de los maduros. La constante en las cinco clasificaciones fue encontrar a los acahuales *A*, *B*, *C*, *D* y *P*, *Q*, *R* en los mismos grupos (excepto en la clasificación de arbustos donde el acahual *R* fue más parecido al grupo III).

Las clasificaciones de arbustos y de plantas trepadoras no produjeron grupos idénticos de acahuales. Para los arbustos los acahuales *I* y *R* fueron más parecidos florísticamente a los grupos de edad intermedia que a los de su intervalo de edad, como ocurrió en las otras clasificaciones. Por el contrario, las plantas trepadoras generaron el grupo más diferente del análisis, ubicando juntos a los acahuales maduros con tres de edad intermedia.

La Figura 11 muestra los intervalos de cinco variables históricas y ambientales que estuvieron significativamente correlacionadas con la riqueza promedio de especies para alguna forma de crecimiento. Estos intervalos caracterizan a los grupos de acahuales formados por la clasificación TWINSpan de cinco matrices de presencia de especies por acahual. La información correspondiente a cada acahual se encuentra en la Tabla 1.

Para cada conjunto de especies los grupos de acahuales estuvieron caracterizados por diferentes intervalos de las variables consideradas. Por ejemplo, los intervalos de edad entre el primer y último grupo no se superpusieron en la mayoría de los casos, y lo mismo ocurrió con el tiempo promedio de descanso y con la vegetación circundante. En contraste, los intervalos correspondientes a los grupos intermedios no fueron tan diferentes entre sí, aunque para estos grupos, los intervalos de las variables históricas tendieron hacia valores bajos (es decir, menor número de años), mientras que para las variables ambientales, los intervalos tendieron a presentar valores mayores.

Comparando las formas de crecimiento se observó, en primer lugar, que las distribuciones de los intervalos históricos por grupo para los árboles y las hierbas son muy parecidas al que caracteriza al grupo de todas las especies. Además, los arbustos, las hierbas y las plantas trepadoras presentaron distribuciones de los

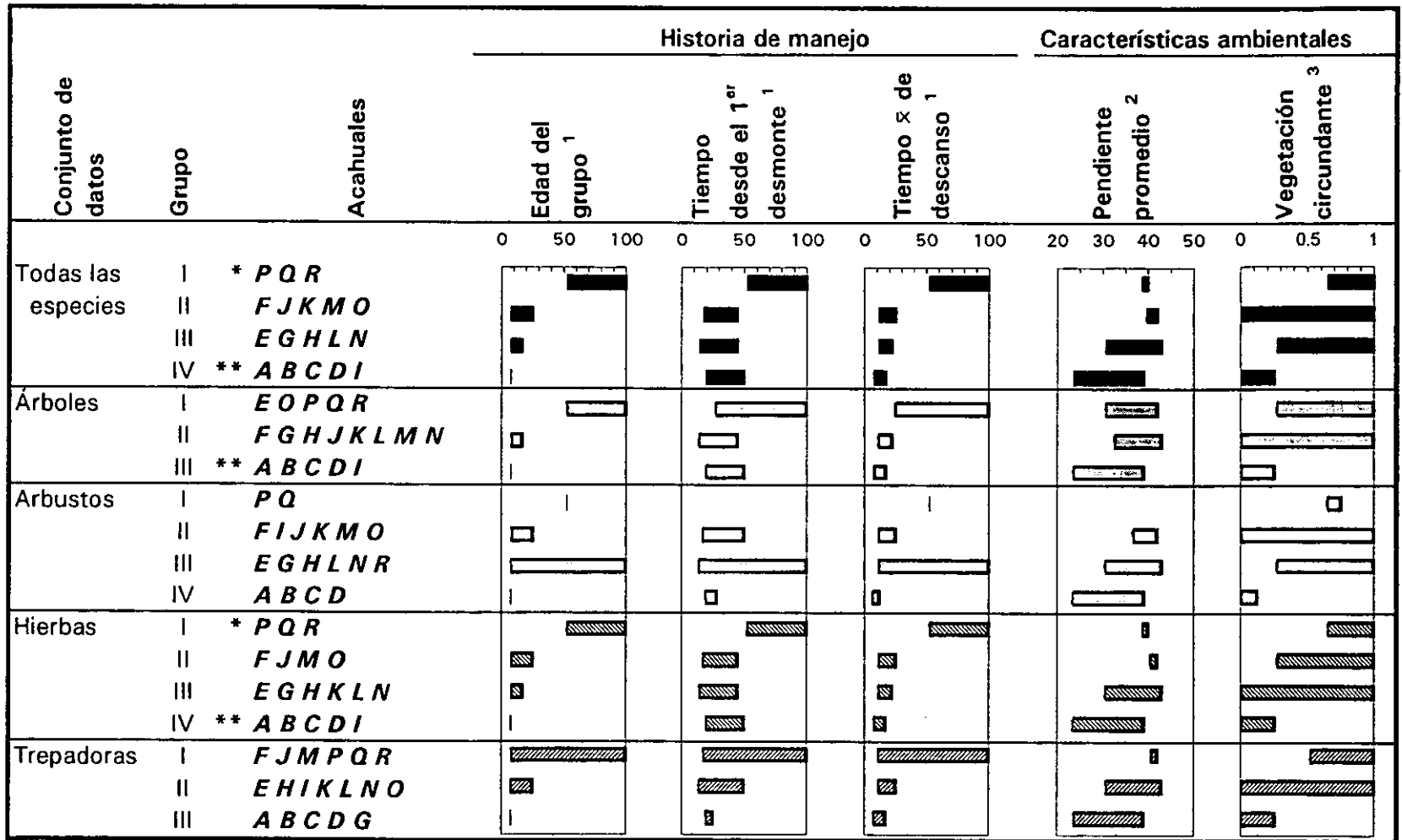


Figura 11. Intervalos de cinco variables históricas y ambientales que caracterizan a los grupos de acahuales obtenidos mediante una clasificación TWINSpan aplicada a cinco matrices de presencia de especies por acahual. * y ** = Grupos que se repiten. Intervalos: ¹ = en periodos de 100 años, ² = en grados de pendiente y ³ = de la transformación numérica.

intervalos ambientales más parecidos a los encontrados en el conjunto de todas las especies que en el de los árboles.

En la Tabla 11 se muestran las especies indicadoras y su forma de crecimiento para cada uno de los grupos de acahuales obtenidos en el análisis de clasificación TWINSpan. En la clasificación global (Apéndice III), 24 especies indicadoras tuvieron el 100% de ocurrencia (presentes en todos los acahuales de los grupos que caracterizan). Las especies indicadoras del grupo I (6 árboles, 2 plantas trepadoras y 1 arbusto), comparten características biológicas como ser típicas de vegetación primaria o de acahuales maduros (por ejemplo, *Chamaedorea tepejilote* que para desarrollarse requiere un sotobosque abierto). El grupo II sólo tuvo tres especies indicadoras (1 árbol, 1 arbusto, 1 hierba); de éstas, *Trichospermum mexicanum* es una especie heliófita común en las etapas intermedias del ciclo sucesional de los acahuales. El grupo III, con ocho especies indicadoras (4 hierbas, 2 arbustos, 2 árboles), tiene especies como *Heliocarpus appendiculatus*, común en las varias etapas del desarrollo de la vegetación secundaria, además de un mayor número de hierbas. Finalmente, el grupo IV tuvo cuatro especies indicadoras (2 arbustos ruderales, *Verbesina turbacensis* y *Vernonia patens*, y 2 hierbas cosmopolitas, *Diodia sarmentosa* y *Selaginella galeottii*). Aunque se encontraron especies de árboles en los acahuales jóvenes, ninguna de éstas fue indicadora para el último grupo.

Para la clasificación de árboles, las especies indicadoras tuvieron diferentes porcentajes de ocurrencia en cada uno de los tres grupos de acahuales. El grupo I se caracterizó por tres especies indicadoras con 100% de ocurrencia, mismas que también fueron indicadoras en la primer clasificación. En el grupo II, con poco menos de la mitad de los acahuales, fueron dos las especies indicadoras, ambas con una ocurrencia de 87.5% (ninguna apareció en los ocho acahuales). El grupo III presentó cuatro especies indicadoras con ocurrencia de 80%. *T. mexicanum* fue una de las especies indicadoras para el grupo II de la clasificación anterior, grupo que no comparte acahuales con el grupo III de la clasificación de las especies arbóreas; por lo tanto esta especie no se puede asociar a ningún acahual en particular.

En la clasificación de los arbustos se formaron cuatro grupos. El grupo I tuvo cuatro especies con 100% de ocurrencia. El grupo II tuvo tres especies con el 83.3% de ocurrencia. El grupo III presentó dos especies con ocurrencia de 100%. El grupo IV presentó cuatro especies indicadoras con 100% de ocurrencia.

En el análisis de las hierbas se formaron cuatro grupos. El grupo I presentó las especies indicadoras con ocurrencia más baja de todos los análisis, (66.6%). Para el grupo II sólo hubo una especie indicadora con 100% de ocurrencia. El grupo III presentó tres especies con una ocurrencia del 100%. El grupo IV tuvo dos especies indicadoras, cada una con 100% de ocurrencia.

Por último, en las plantas trepadoras se formaron tres grupos. El grupo I tuvo sólo una especie con ocurrencia del 83.3%, que también fue indicadora para la primer clasificación. El grupo II, acahuales de edad intermedia, tuvo dos especies con ocurrencia del 71.4%. El grupo III, con acahuales jóvenes, tuvo dos especies indicadoras con una ocurrencia del 80%.

Algunas especies sobresalen por ser indicadoras para grupos de acahuales diferentes que se formaron a partir de la clasificación de diferentes conjuntos de especies. Por ejemplo, *Faramea stenura* fue indicadora en los grupos I y III basados en todas las especies, y también en los grupos I y II de los árboles. *Renealmia mexicana* fue indicadora para los grupos I y III de la clasificación de las hierbas, y también para el grupo III de todas las especies, el cual incluye un conjunto diferente de acahuales. Otras especies fueron indicadoras para un grupo de acahuales en la clasificación global y también para un grupo de la clasificación de alguna forma de crecimiento. En la parte inferior de la Tabla 11 se muestra la lista de especies indicadoras en sólo un grupo de alguna de las clasificaciones por forma de crecimiento.

Tabla 11. Especies indicadoras para cada uno de los grupos de acahuales (presentes en todos ó en la mayoría) obtenidos en el análisis de clasificación TWINSpan aplicado a cinco conjuntos de especies. Indicadoras X = para dos o más grupos, X = para algún grupo de forma de crecimiento, y x = sólo para la clasificación de todas las especies.

Especies	F de C	Todas las especies				Especies por forma de crecimiento													
						Árboles			Arbustos				Hierbas				Trepadoras		
		I	II	III	IV	I	II	III	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III
<i>Faramea stenura</i>	Ar	X		X		X	X												
<i>Chamaedorea tepejilote</i>	Ar	X				X													
<i>Cupania</i> sp.	Ar	X				X													
<i>Mollinedia oaxacana</i>	Ab	X							X										
<i>Philodendron guttiferum</i>	Tr	X																X	
<i>Dendropanax arboreus</i>	Ar	x																	
<i>Monstera acuminata</i>	Tr	x																	
<i>Pseudolmedia spuria</i>	Ar	x																	
<i>Rheedia edulis</i>	Ar	x																	
<i>Trichospermum mexicanum</i>	Ar		X					X											
<i>Palicourea padifolia</i>	Ab		X						X										
<i>Besleria</i> sp.	Hi		X										X						
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	Ar			X			X												
<i>Piper aequale</i>	Ab			X						X									
<i>Renealmia mexicana</i>	Hi			X									X		X				
<i>Panicum bulbosum</i>	Hi			X											X				
<i>Scleria secans</i>	Hi			X											X				
<i>Spathiphyllum blandum</i>	Hi			X									X						
<i>Inga latibracteata</i>	Ar			x															
<i>Rhynchosia erythrinoides</i>	Ab			x															
<i>Verbesina turbacensis</i>	Ab				X						X								
<i>Vernonia patens</i>	Ab				X						X								
<i>Diodia sarmentosa</i>	Hi				X												X		
<i>Selaginella galeottii</i>	Hi				X												X		
<i>Heliocarpus</i> sp. 1	Ar							X											
<i>Rapanea ferruginea</i>	Ar							X											
<i>Vismia mexicana</i>	Ar							X											
<i>Ardisia</i> sp.	Ab								X										
<i>Cephaelis elata</i>	Ab								X										
<i>Piper hispidum</i>	Ab								X										
<i>Hedyosmum mexicanum</i>	Ab									X									
<i>Senecio arborescens</i>	Ab									X									
<i>Hoffmannia ixtlanensis</i>	Ab										X								
<i>Conostegia xalapensis</i>	Ab											X							
<i>Mimosa albida</i>	Ab											X							
<i>Asplundia chiapensis</i>	Hi												X						
<i>Blechnum ensiforme</i>	Hi												X						
<i>Spathiphyllum phrynifolium</i>	Hi												X						
<i>Machaerium floribundum</i>	Tr																	X	
<i>Mikania pyramidata</i>	Tr																	X	
<i>Dioscorea composita</i>	Tr																		X
<i>Mandevilla subsagittata</i>	Tr																		X

4.8 Integración de resultados de los análisis de ordenación y clasificación

En la Figura 12 se muestran los grupos que resultaron de las clasificaciones TWINSpan sobrepuestos a los espacios de ordenación formados por la combinación del componente principal 1 con el factor principal 1 de la ordenación global (Fig 12a) y con el FP 1 de cada una de las cuatro formas de crecimiento (Figs. 12b, c, d y e).

La posición de los grupos de la Fig. 12a corresponde con la distribución de los acahuales de la Fig. 9a. Aquí el grupo I, se encuentra separado histórica y florísticamente de los otros grupos; mientras que los grupos II y III son menos heterogéneos; y el grupo IV de acahuales jóvenes, históricamente cercano a los anteriores, también muestra una cercanía florística con el grupo I de acahuales mucho mayores que éste.

En la Fig. 12b, basada en las especies de árboles, el grupo I comparte especies con un acahual de menor edad; y los grupos II y III, históricamente diferentes pero muy próximos, no son florísticamente heterogéneos en relación al factor principal considerado.

La Fig. 12c muestra una sobreposición de los grupos en relación a las especies de arbustos; en este caso los grupos I, II y III son menos diferentes florísticamente; mientras que una parte del grupo IV sí lo es.

La Fig. 12d, basada en las especies de hierbas, muestra que el grupo I es florísticamente diferente de los grupos II y III pero comparte especies con algunos acahuales jóvenes del grupo IV.

En la Fig. 12e las plantas trepadoras diferenciaron florísticamente a los grupos I y III; sin embargo, el traslapamiento de acahuales de los grupos I y II ó II y III se puede interpretar como un rempalzo gradual de estas especies entre grupos históricamente más próximos.

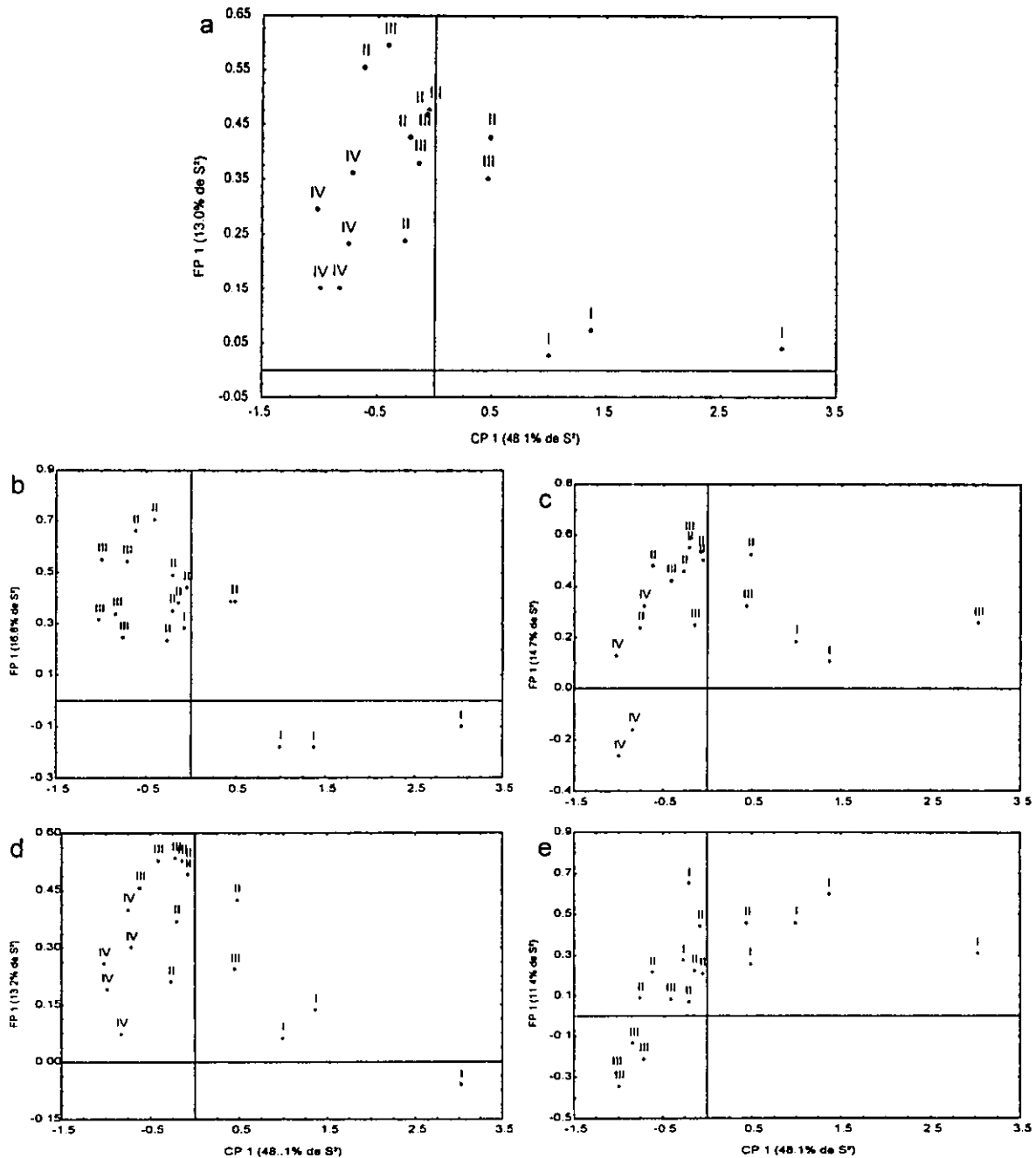


Figura 12. Integración de resultados de la clasificación TWINSpan de cinco matrices de especies por acahual sobrepuestos a su distribución en los espacios d ordenación generados por el componente principal 1 (CP1) y el factor principal (FP1) respectivo. La Fig. a corresponde al análisis de todas las especies y los FP1 d las Figs. b, c, d y e se obtuvieron a partir de cuatro matrices de especies por forma d crecimiento.

Por último, en la Figura 13 se muestra el análisis de clasificación sobre el espacio de ordenación formado ahora por el componente principal 1 y el factor florístico 2 de los mismos conjuntos de especies. En la Fig. 13a (que le corresponde la distribución de acahuales de la Fig. 9b) se observa un resultado parecido al mostrado en la primer gráfica de la Fig. 12; esto es que los cuatro grupos se distribuyeron en la siguiente secuencia: el grupo I sólo incluyó a los acahuales maduros, los grupos II y III a los acahuales de edad intermedia y el grupo IV a los más jóvenes con excepción de un acahual de edad intermedia cercano a los acahuales florísticamente más parecidos. Adicionalmente, los resultados representados en las gráficas b, c, d y e, muestran la distribución de cada uno de los grupos de acahuales de acuerdo con el conjunto de datos analizado. Los árboles presentan mayor diferenciación florística entre los acahuales jóvenes (grupo III) con los otros dos grupos de edad; también los arbustos muestran una diferencia florística más pronunciada entre el grupo IV y el III, mientras que los grupos I y III no son tan heterogéneos; las hierbas presentan una distribución de grupos muy parecida a la obtenida a partir de todas las especies; y finalmente las plantas trepadoras muestran una mayor heterogeneidad florística entre los acahuales pertenecientes al grupo I y una pobre diferenciación entre los otros dos grupos.

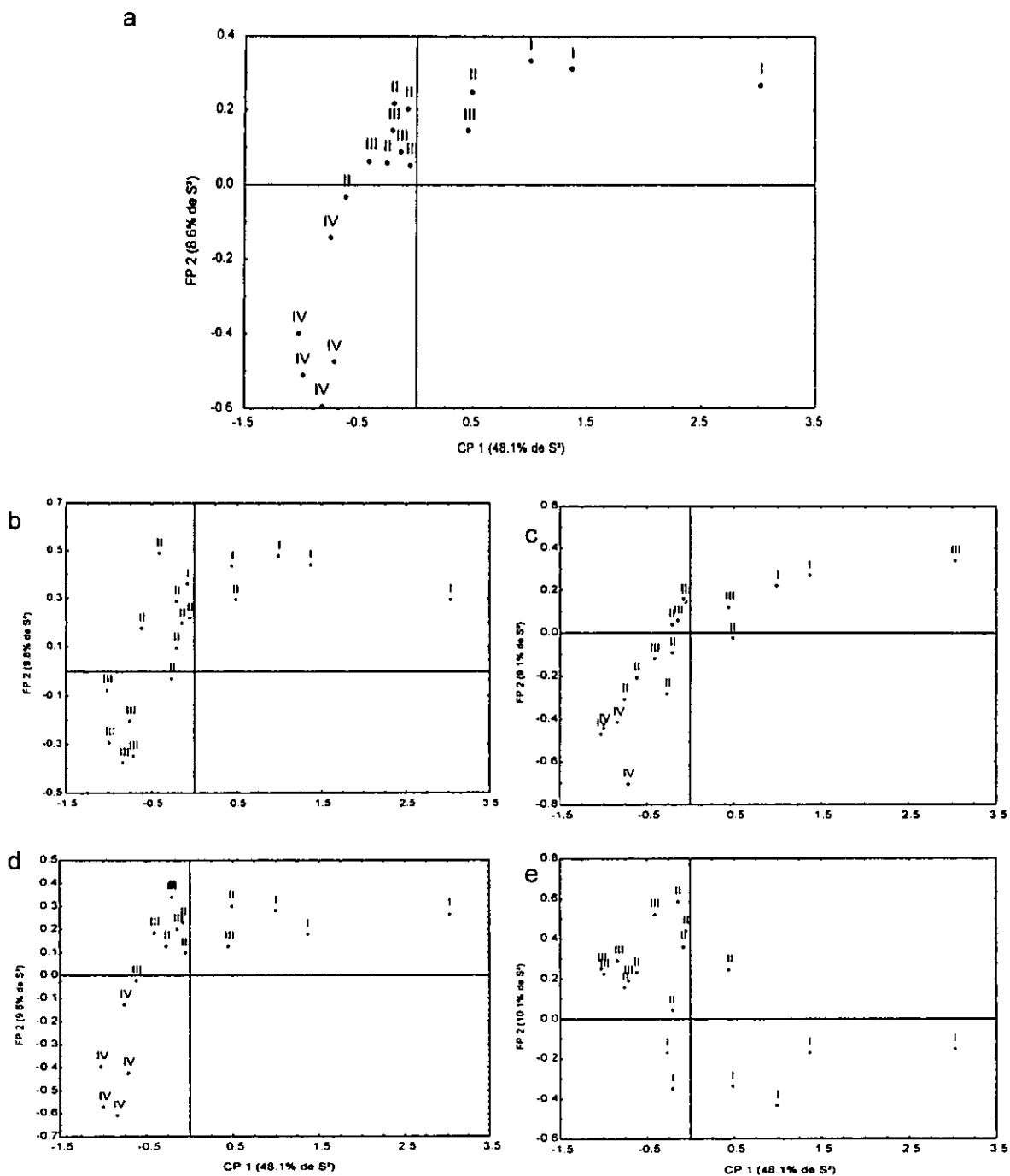


Figura 13 Integración de resultados de la clasificación TWINSpan de cinco matrices de especies por acahual sobrepuestos a su distribución en los especies d ordenación generados por el componente principal 1 (CP1) y el factor principal (FP2) respectivo. La Fig. a corresponde al análisis de todas las especies y los FP2 d las Figs. b, c, d y e se obtubieron a partir de cuatro matrices de especies por forma d crecimiento.

5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las selvas húmedas de montaña son ecosistemas particulares por su condición transicional entre dos tipos de vegetación con características distintivas entre sí; la selva alta de tierras bajas y la selva mediana de montaña. Las comunidades que se desarrollan en el ecotono entre ellas, denominadas aquí selvas húmedas de montaña, comparten características con ambas. Uno de los aspectos comunes son las especies compartidas y en consecuencia los mecanismos reproductivos asociados a ellas. Otra característica es la alta humedad atmosférica. Aun cuando la teoría general de sucesión, desarrollada a partir de estudios en diferentes ecosistemas, se podría aplicar a los procesos sucesionales propios de las selvas de montaña, no se pueden pasar por alto las estrategias adaptativas particulares que tiene cada especie de los grupos biológicos presentes en estos ambientes, las interacciones entre ellas y además los efectos que tienen las diferencias en los factores ambientales y físicos, así como las variables agregadas por la historia de manejo de las comunidades de montaña. Esto se debe a que el régimen y la magnitud del disturbio, y los otros factores mencionados, pueden determinar el rumbo que tome el proceso sucesional (Hartshorn, 1980) o incluso retardarlo (Purata, 1986).

Este trabajo difiere de otros estudios de sucesión secundaria en que se realizó en una localidad húmeda de montaña, con características sensiblemente diferentes de las presentes en los ecosistemas tropicales de tierras bajas. Por ejemplo, las condiciones climáticas, sin dejar de ser tropicales, contrastan con las de dichos ecosistemas en relación a la fluctuación anual de la temperatura y, un poco menos, a la fluctuación diaria de la misma. Además, las pendientes son más pronunciadas y cubren una mayor parte del área que en los terrenos de menor altitud, e igualmente son diferentes el número y forma de las cañadas, así como la dinámica fisiográfica. El suelo también difiere en términos de su dinámica, profundidad y estructura general. Estos factores pueden ser fundamentales en la distribución de algunas especies o de toda la comunidad, y por lo tanto de la dinámica florística del proceso sucesional en estos ambientes.

Hartshorn (1980) analizó la apertura de claros en los bosques tropicales como punto de partida de la sucesión secundaria y los procesos de equilibrio involucrados, y concluyó que el periodo de tiempo transcurrido desde la perturbación, la proximidad y disponibilidad de fuentes de dispersión de semillas, el tamaño del claro, las condiciones del substrato y la interacción entre plantas y herbívoros, son factores importantes para determinar cuales especies se restablecen exitosamente, cuáles son remplazadas durante el proceso y cuáles dominaran en cada una de las etapas sucesionales. En este trabajo, el análisis del proceso sucesional incluyó a los dos primeros, y obviamente quedan por estudiar otros factores que pueden ser importantes.

Un antecedente importante para este estudio es el trabajo realizado por Purata (1986), ya que ella analizó el efecto del régimen de disturbio sobre el desarrollo de las diferentes etapas del proceso de sucesión secundaria en comunidades tropicales afectadas por actividades agropecuarias de diferente tipo e intensidad. En su trabajo, el cual sirvió como una importante fuente de inspiración para el análisis de datos e inclusive para la presentación gráfica de los resultados, se analizaron variables florísticas y estructurales, además de la historia de manejo, de comunidades secundarias del trópico húmedo de tierras bajas; por ejemplo, la integraron dos tipos de análisis multivariados para sintetizar y comprender la multidimensionalidad de algunas de las variables involucradas en el proceso también se hizo en este estudio. Una de sus conclusiones se refiere al importante papel que juega la vegetación que rodea a los acahuales, resaltando también la importancia que tiene la proximidad de las fuentes de propágulos en la regeneración de los acahuales. En el presente estudio se retomó el enfoque propuesto por Purata (1986) en relación a la vegetación circundante, ya que se analizó el efecto de esta variable sobre las comunidades estudiadas. Sin embargo, de manera adicional en este estudio se intentó representar el aporte diferencial de propágulos de los acahuales maduros y la selva conservada, calculando un índice con valores intermedios según el caso. De esta manera, los resultados de este estudio revelan la importancia que tiene el estado de conservación de la vegetación circundante a un acahual en desarrollo. Un buen ejemplo de esto es

el caso dos acahuales de poca edad (*E* y *F*) que estaban totalmente rodeados por selva primaria y que resultaron ser florísticamente cercanos a los sitios más viejos.

En relación a la historia de manejo, una diferencia notable con respecto a los estudios sobre sucesión en campos agrícolas abandonados de zonas templadas o tropicales de tierras bajas, es que en ellos se describen periodos de cultivo de varios años consecutivos en un mismo terreno; además, en esos ambientes es frecuente el pastoreo antes del abandono y la subsecuente regeneración de las comunidades silvestres. En el caso de los acahuales de Santa Cruz Tepetotutla, entre cada siembra se incluye un periodo de descanso de duración variable pero en general más largo (desde cinco hasta alrededor de 100 años), que depende de la frecuencia de uso o de la disponibilidad de sitios para la agricultura.

Durante el trabajo de campo se buscó tener una muestra florística representativa de la cronosecuencia de las comunidades secundarias. Si bien la edad y el número de acahuales incluidos en el estudio no guarda una proporción directa con el número y la edad de todos los sitios trabajados agrícolamente cada año por los campesinos del pueblo de Santa Cruz Tepetotutla, sí refleja indirectamente el efecto de una mayor presión en el uso del suelo que la que se tenía tiempo atrás, pues fueron pocos los sitios por sembrar que se pudieran incluir en el estudio con una edad mayor a 20 años. Esto puede deberse en primer lugar al crecimiento poblacional y a la necesidad de incrementar el número de sitios cultivados cada año en una franja agrícola donde la vegetación conservada está muy fragmentada, pero también a la cantidad de trabajo que implica el cortar la vegetación de comunidades de mayor edad o de sitios alejados de la población.

El análisis de correlación canónica de la historia de manejo y las variables ambientales realizado sugiere que las áreas de cultivo donde se incluyen varios acahuales también presentan una alternancia de periodos de uso y descanso. Los acahuales jóvenes se encuentran rodeados principalmente por vegetación de edad similar, mientras que los acahuales maduros se localizan en sitios con comunidades también maduras. Éstos últimos son potencialmente cultivables en tanto descansan

los terrenos usados recientemente. Este resultado parece indicar que en la región agrícola de Santa Cruz Tepetotutla se ha desarrollado un manejo rotatorio de áreas de cultivo, cada una de las cuales está conformada por acahuales de historiales semejantes. De ser así, esto implicaría que en la región se ha desarrollado, como parte de las prácticas agrícolas, un manejo de la sucesión secundaria a nivel de paisaje. Por ello, valdría la pena hacer un análisis paisajístico que analizara esta posibilidad, ya que un análisis a nivel de acahual, como el que se realizó en este estudio no lo puede resolver.

Al inicio del estudio se esperaba que hubiera algún patrón en la riqueza y en la composición florística en los acahuales estudiados. Un patrón de este tipo podría ser el resultado de las estrategias reproductivas y adaptativas que utilizan los individuos de cada especie en los diferentes estados sucesionales en que se encontraron al momento del muestreo, o también podrían ser una consecuencia del efecto que tienen sobre los individuos las características o variables que hacen de cada acahual un sitio único para el desarrollo sucesional. Sin embargo, en este estudio se encontró que la riqueza florística por acahual no incrementó ni decreció significativamente en relación a ninguna de las ocho variables estudiadas, sino que, por el contrario, prácticamente se mantuvo constante. Este resultado contrasta fuertemente con otros estudios, en particular con el de González-Espinoza *et al.* (1991), quienes encontraron un incremento gradual de especies en la secuencia sucesional de un bosque de *Pinus-Quercus* de las tierras altas de Chiapas; sin embargo, coincide con el planteamiento de Giraldo-Cañas (1995) quien afirma que estadios sucesionales más avanzados no son necesariamente más diversos que los estadios jóvenes. La implicación de estas diferencias es que no se puede generalizar a la riqueza florística como un parámetro útil para predecir el grado de desarrollo de cualquier comunidad secundaria, ya que al menos para las de Santa Cruz Tepetotutla no funciona así. Si bien este resultado no es totalmente preciso, ya que se basa en el conteo de morfoespecies y no de especies completamente determinadas, es muy probable que ambos números sean cercanos.

Al comparar las descripciones de la riqueza supraespecífica (familias y géneros)

de los acahuales, se encontró un patrón diferente de los resultados para el nivel de especies, ya que para esos dos niveles taxonómicos sí se observó una tendencia decreciente significativa en relación con dos variables de historia de manejo: la edad del acahual y el tiempo promedio de descanso. Esta tendencia parece estar asociada al remplazo de formas de crecimiento durante la sucesión, ya que coincidió con la sustitución gradual de las familias o géneros que contienen las especies indicadoras de cada etapa. Es decir, la diversidad taxonómica se ve afectada conforme transcurre la secuencia sucesional al presentarse más especies de algunos géneros o más géneros de algunas familias. Dos géneros ejemplifican bien esta tendencia: para *Thelypteris* se incrementa el número de especies de cuatro en el grupo III, el cual incluye acahuales de edad intermedia, a seis en el grupo II donde se encuentran acahuales de edad más avanzada; asimismo, para *Pteridium* el número de especies aumenta de una a tres entre acahuales jóvenes y los de edad intermedia. De hecho, en el grupo conformado por acahuales viejos la mitad de las especies pertenecen a las Pteridophyta, las cuales además están representadas allí por más géneros. Por el contrario, la familia Asteraceae, bien representada en los grupos correspondientes a los acahuales jóvenes, ya no estuvo representada en los de mayor edad. De cualquier manera, el uso de morfoespecies en el análisis (el 44.4% del total de especies no están completamente determinadas) dificulta una exploración más profunda de este resultado.

En relación a la riqueza de especies por formas de crecimiento, la teoría general de sucesión secundaria predice una disminución del número de especies herbáceas y un incremento en las arbóreas. Sin embargo, en este estudio sólo se encontró la primera de estas tendencias, la cual estuvo relacionada con cinco de las ocho variables analizadas. Para ninguna de las otras tres formas de crecimiento se observaron diferencias significativas a lo largo de la cronosecuencia sucesional, aunque en conjunto parece haber un remplazo paulatino de especies herbáceas por especies de las otras formas de vida, el cual explica el hecho de que la riqueza florística se mantenga constante durante la secuencia sucesional. Además, esto podría

estar ligado a los cambios arriba mencionados en la riqueza de géneros y familias.

El análisis de la composición florística y los grupos de especies indicadoras obtenidos en la clasificación TWINSpan ayudan a interpretar los cambios en la composición entre sitios. En la mayoría de los casos fueron diferentes las especies que caracterizan a cada grupo de acahuales, lo cual parecería coincidir, aunque no exactamente, con el modelo de relevo florístico de Clements (1916). En otras palabras, los acahuales de un grupo de edad son relativamente homogéneos entre sí (de acuerdo a las especies indicadoras) y gradualmente diferentes de los acahuales del grupo predecesor (en relación a las otras especies presentes en cada sitio). Este proceso sucesional caracterizado por el remplazo de diferentes combinaciones de especies es semejante al descrito por Purata (1986) para los acahuales estudiados por ella en Los Tuxtlas.

Otro aspecto esperado al inicio del estudio es que se presentara una clara dominancia por parte de un taxón superior, ya fuera una familia o un género, en algún estado del ciclo sucesional, lo que podría ser un indicio de una situación de sucesión arrestada. Sin embargo, este patrón no se observó en ningún caso, a pesar de que en la misma región agrícola de Santa Cruz Tepetotutla existen algunos sitios sucesionales, no incluidos en este trabajo, que llegan a ser casi monoespecíficos, como es el caso de parcelas dominadas por el helecho *Pteridium* sp., o por plantas herbáceas y arbustivas de una sola familia, en particular de Asteraceae (observaciones personales). Aparentemente estos sitios fueron sometidos a un uso intensivo, o fueron afectados por fuegos escapados durante la preparación de las milpas contiguas, o incluso experimentaron deslizamientos del suelo en los que actualmente se desarrollan comunidades de plantas pioneras de sitios con muy poco suelo como los pinos. Los acahuales que poseen estas características parecen ejemplificar la sucesión arrestada descrita por Purata (1986), y su presencia en la región advierte el riesgo de que este fenómeno se extienda en detrimento de la franja agrícola de la comunidad, si se hace un uso muy intensivo del suelo.

En los análisis de ordenación y clasificación florística se obtuvo un conjunto de

resultados que pueden ser interpretados como respuesta a una de las variables consideradas en el estudio: la edad de los acahuales. Sin embargo, la heterogeneidad florística asociada a cada conjunto de acahuales se relaciona por separado a otras variables. En los análisis desglosados por forma de crecimiento, las diferencias en la composición de especies entre sitios de la misma edad se reflejan en una separación de los acahuales en el espacio de ordenación, sobre todo, en las primeras etapas del ciclo sucesional. Estas diferencias se atribuyen a la historia de manejo y a algunas características ambientales prevalecientes en cada sitio. Por ejemplo, los acahuales de 5 años, que son florísticamente heterogéneos, presentan un tiempo desde el primer desmonte desde 17 hasta 45 años; para ellos mismos, la altitud también es diferente y la vegetación circundante puede ser de acahuales jóvenes, de una combinación de acahuales jóvenes y cafetales o sólo de selva. El siguiente grupo de acahuales, conformado por sitios jóvenes y de edad intermedia, presenta una mayor heterogeneidad florística, al grado de que los arbustos y la hierbas forman dos grupos diferentes. Sin embargo, histórica y ambientalmente no se pudo interpretar esta heterogeneidad como resultante de ninguna de las variables estudiadas.

Los acahuales maduros fueron florísticamente más homogéneos en comparación con los correspondientes a las otras etapas descritas, aunque ambientalmente existen algunas diferencias entre ellos. Por ejemplo, el hecho de que el acahual *R* (de 100 años de edad) haya tenido en la gráfica de ordenación una ubicación alejada de los otros acahuales viejos, parece asociarse directamente a la marcada diferencia en el tiempo de regeneración entre este sitio y los otros. En particular, en el análisis de las especies arbustivas el acahual *R* resultó ser florísticamente más parecido al grupo de acahuales de edad intermedia por la presencia de algunas especies que aparecen desde las etapas intermedias de la sucesión y permanecen hasta las etapas más desarrolladas del proceso (p. ej. *Mollinedia oaxacana*, *Piper hispidum*, *Ardisia* sp. y *Cephaelis elata*). Aun así, los sitios de 50 y 100 años son suficientemente parecidos florísticamente como para formar un grupo constante en el análisis de clasificación. Este resultado apunta hacia una convergencia en el desarrollo sucesional que va de

acahuales jóvenes muy heterogéneos a sitios maduros florísticamente más homogéneos, lo cual coincide con lo encontrado por Purata (1986).

A partir de una integración de los modelos de secuencia sucesional descritos en la literatura (Egler, 1954; Sarukhán, 1964) con los resultados encontrados en este trabajo, la secuencia de remplazo florístico durante la sucesión secundaria en Santa Cruz Tepetutla se describe a continuación, utilizando algunos ejemplos. A lo largo de la sucesión las plantas aportan materia orgánica que restituye los nutrientes del suelo utilizados durante el cultivo (Herrera *et al.*, 1981). Esta característica es aprovechada por los campesinos de Santa Cruz Tepetotutla, al igual que los de otras zonas tropicales, para reutilizar los terrenos en descanso de acuerdo a ciclos agrícolas cuyo patrón de uso está definido por una cierta dimensión temporal y espacial (Van der Wal y Caudillo, 1995). En el caso particular de la localidad de estudio, el patrón de uso ha sido descrito de la siguiente manera: una vez cortada por primera vez una comunidad primaria, el terreno es utilizado tras periodos cortos de descanso (5-6 años), los cuales se hacen gradualmente más largos (7, 10, 15, 20 ó 25 años) hasta extenderse a periodos de 50 años o más, correspondiendo a la siguiente generación la utilización del sitio; después de un periodo largo de descanso, el acahual es reincorporado al ciclo agrícola. (Van der Wal y Caudillo, 1995).

Posteriormente al abandono de un cultivo, las primeras comunidades se caracterizan por la presencia de plantas herbáceas de rápido crecimiento que se encontraban ya sea como plántulas o como propágulos latentes en el banco de semillas, e incluso algunos propágulos recién dispersados que encontraron las condiciones necesarias para su establecimiento. También es común que regeneren individuos típicos de la vegetación de la comunidad eliminada a partir de tocones sobrevivientes. En este trabajo no se conoció la composición florística de las primeras etapas sucesionales (de 0 a 4 años), ya que se dio prioridad al estudio de las siguientes etapas del proceso pues éstas son susceptibles de reincorporarse a las actividades agrícolas. A partir de los cinco años de abandono se encontraron hierbas perennes (p. ej. *Diodia sarmentosa*) y arbustos pequeños (como *Verbesina turbacensis*

y *Vernonia patens*), y más adelante se establecen arbustos (*Palicourea padifolia*, *Piper aequale*, *Rhynchosia erythrinoides*) y árboles pioneros (*Trichospermum mexicanum* y *Heliocarpus appendiculatus*). Es posible que todas estas especies que se establecen tempranamente modifiquen las características de los microambientes, favoreciendo el desarrollo de especies primarias (*Cupania* sp., *Mollinedia oaxacana*, *Pseudolmedia spuria*), aunque también puede ser que simplemente sean remplazadas por la mejor capacidad competitiva de éstas, o por lo corto de los ciclos de vida de algunas especies pioneras (Egler, 1954; Drury y Nisbet, 1973; Connell y Slatyer, 1977; Rico-Bernal y Gómez-Pompa, 1983). Gradualmente se incorporan especies que requieren condiciones microambientales con mayor estabilidad que la encontrada en las primeras etapas sucesionales (*Chamaedorea tepejilote*, *Philodendron guttiferum*, *Monstera acuminata*, entre otras) y que se logran con una estructura vegetal más compleja (dosel cerrado, sotobosque y humedad atmosférica constante, entre otras características).

Algunas de las cuestiones que quedaron sin resolver por el presente estudio se relacionan con las primeras etapas del proceso sucesional, sobre todo la composición florística inicial en los primeros años de abandono de un sitio (de 0 a 4 años). Esta información permitiría corroborar los patrones encontrados de la riqueza constante durante el proceso y del decremento del número de familias y géneros. También es posible que las etapas sucesionales posteriores estén subrepresentadas, sobre todo las posteriores a los 17 años. Por otra parte, la descripción detallada de la estructura de la vegetación sin duda enriquecería las apreciaciones sobre la sucesión. En un estudio paralelo a éste se están analizando aspectos estructurales de estos mismos acahuales (H. van der Wal, com. pers.), y su culminación permitirá complementar y en su caso corregir algunas de las conclusiones de este trabajo. Muchos de los estudios sobre sucesión secundaria analizan las diferencias en diversidad florística, medida a través de índices, que ocurren durante el proceso; en este caso no fue posible hacer un análisis de ese tipo por carecer de la información referente a las abundancias relativas de las especies en los acahuales.

**ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA**

A partir de los resultados discutidos hasta aquí, se llegó a las siguientes conclusiones:

El patrón más claro encontrado en este análisis es el relacionado con la riqueza florística de los acahuales estudiados, todos ellos derivados de la agricultura de roza, tumba y quema, la cual no parece disminuir ni aumentar significativamente a través de la cronosecuencia representada por estos acahuales. Por el contrario, llama la atención que la riqueza de taxa supraespecíficos, así como la de las especies herbáceas, sí muestran una reducción significativa dependiente de la edad del acahual y de la duración del periodo de descanso, lo que puede estar afectando la diversidad taxonómica del proceso sucesional.

El conjunto de datos relacionados con la historia de manejo de los acahuales analizados incluyen relativamente poca variabilidad en comparación con la información perteneciente a los factores ambientales incluidos en el estudio. De todas formas, el desarrollo del proceso sucesional desde el punto de vista florístico refleja el efecto diferencial de todas variables consideradas. Esto puede ser la explicación de que las comunidades secundarias analizadas no presenten una tendencia única en la secuencia florística sucesional, sino que su regeneración está asociada a una alta heterogeneidad en su composición de acuerdo a las condiciones en que se desarrollan, si bien en las etapas muy avanzadas el proceso de transformación florística tiende a converger.

A pesar de que el estudio sólo contempla los cambios florísticos durante la secuencia sucesional, los resultados obtenidos en este estudio proporcionan una idea amplia sobre los procesos de regeneración de la vegetación en la región de Santa Cruz Tepetotutla. La mayoría de los resultados se ajustan a la teoría general de sucesión ecológica; sin embargo, se encontraron diferencias importantes que pueden ser explicadas a partir de algunas de las variables de historia de uso y factores ambientales considerados, los cuales son específicos de esta región y posiblemente de otras regiones montañosas húmedas similares.

7. LITERATURA CITADA

- Afifi, A.A. (1990). *Computer-aided multivariate analysis*. Van Nostrand Reinhold, Nueva York.
- Ahlgren, I.F. y C.E. Ahlgren (1960). Ecological effects of forest fires. *The Botanical Review*, **26**:483-533.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend (1986) *Ecology: individuals, populations, and communities*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Braun-Blanquet, J. (1979). *Plant sociology: The study of plant communities*. Stechert-Hafner Service Agency, Nueva York.
- Breceda Solís-Camara, A. y G. Reyes-Gallardo (1990). Composición florística de la vegetación secundaria inducida por actividades agrícolas en el bosque mesófilo de montaña de la reserva de la biosfera "El Cielo", Tamaulipas, México. *Biotam*, **2**:30-41.
- Brummitt, R.K. (1992). *Vascular plant families and genera*. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Calzada, J.I. y H. Perales-Rivera (1990). La preservación con alcohol de ejemplares colectados para herbario. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **50**:151-155.
- Carabias-Lillo, M.J. (1979). *Análisis de la vegetación de la selva alta perennifolia y comunidades derivadas de esta en una zona cálida húmeda de México, los Tuxtlas, Veracruz*. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Clements, F.E. (1916). *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institute. Publicación 242, Washington, D.C.
- Clements, F.E. (1936). Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology*, **24**:252-248.
- Connell, J.H. y R.O. Slatyer (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, **3**:1119-1144.
- Cronquist, A (1981). *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, Nueva York.
- De Teresa, A.P. y G. Hernández-Cárdenas (1997a). *Medioambiente, economía campesina y sistemas productivos de la Chinantla, Oaxaca*. Reporte final del proyecto. Mapa de la Chinantla. Universidad Autónoma Metropolitana. México, D.F.

- De Teresa, A.P. y G. Hernández-Cárdenas (1997b). *Medioambiente, economía campesina y sistemas productivos de la Chinantla, Oaxaca*. Reporte final del proyecto. Fragmento de la carta topográfica 1:50,000 de la Chinantla Alta. Universidad Autónoma Metropolitana. México, D.F.
- Drury, W.H. e I.C.T. Nisbet (1973). Succession. *Journal of the Arnold Arboretum*, **54**:331-368.
- Egler, F.E. (1954). Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition: a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio*, **4**:412-417.
- Estrada, G. (1995). Reporte geológico de la región de Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca. En: Van der Wal, H. (Ed.). *Plan de manejo de los recursos naturales en dos comunidades chinantecas de Oaxaca*. Reporte final al World Wildlife Fund. Programa de Aprovechamiento Integral de Recursos Naturales y Universidad Nacional Autónoma de México, México. D.F.
- Finegan, B. (1984). Forest succession. *Nature*, **312**:109-114.
- Gauch Jr., H.G., (1982). *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gentry, A.H. (1982). Patterns of neotropical plant species diversity. En: M.K. Hecht, B. Wallace y G.T. Prance (Eds.). *Evolutionary biology*. Vol. 15. Plenum Pr., Nueva York.
- Gill, T. (1955). Los bosques tropicales de México. En: *Mesas redondas sobre problemas del trópico mexicano*. pp.: 57-102. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México, D.F.
- Giraldo-Cañas, D. (1995). Estructura y composición de un bosque secundario fragmentado en la Cordillera Central, Colombia. En: Churchill, S.P., H. Balslev, E. Forero y J.L. Luteyn (Eds.). *Biodiversity and conservation of neotropical montane forests*. pp.:159-167. New York Botanical Garden, Bronx, Nueva York.
- Gleason, H.A. (1917). The structure and development of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **44**:463-481.
- Gleason, H.A. (1937). The individualistic concept of the plant association. *American Midland Naturalist*, **21**:92-110.
- Gómez Pompa, A (1971). Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. *Biotropica*, **3**:125-135
- Gómez-Pompa, A. y B. Ludlow-Wiechers (1976). Regeneración de los ecosistemas tropicales y subtropicales. En: Gómez-Pompa, A., S. del Amo, C. Vázquez-Yanes y A. Butanda C. (Eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. I, pp:11-30. CECSA e Instituto Nacional de Recursos Bióticos, México, D.F.

- Gómez-Pompa, A. y C. Vázquez-Yanes (1976). Estudio sobre sucesión secundaria en los trópicos cálido-húmedos: El ciclo de vida de las especies secundarias. En: Gómez-Pompa, A., S. del Amo, C. Vázquez-Yanes y A. Butanda C.(Eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. I, pp.:579-593. CECSA e Instituto Nacional de Recursos Bióticos, México, D.F.
- González-Espinoza, M., P.F. Quintana-Ascencio, N. Ramírez-Marcial y P. Gaytán-Guzmán (1991). Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests in the highlands of Chiapas, México. *Journal of Vegetation Science*, 2:351-360.
- Hartshorn, G.S. (1980). Neotropical forest dynamics. *Biotropica* (suplemento), 12:23-30.
- Hernández X., E. (1959). La agricultura. En: Beltrán, E. (Ed.). *Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento*. pp.:3-57. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México, D.F.
- Hernández X., E. (1980). Agricultura tradicional y desarrollo. En: *Xolocotzia. Obras de Efraím Hernández Xolocotzi*. Tomo I, pp.:419-422. Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco.
- Herrera, R., C.F. Jordan, E. Medina y H. Klinge (1981). How human activities disturb the nutrient cycles of a tropical rain forest in Amazonia. *Ambio*, 10:109-114.
- Hill, M.O. (1979). *TWINSPAN: a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes*. Cornell University, Ithaca, Nueva York.
- INEGI (1992). *Resultados definitivos del XI Censo General de Población y Vivienda*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes.
- Jongman, R.H.G., C.J.F. Ter Braak y O.F.R. van Tongeren (1987). *Data analysis in community and landscape ecology*. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- López-Paniagua, J. y Urbán, L.G. (1992). Ordenamiento ecogeográfico de una zona cálido húmeda: la región de Tuxtepec, Oaxaca. En: Anta Fonseca S. (Ed.). *Ecología y manejo integral de recursos naturales en la región de la Chinantla*. pp:17-42. Friedrich Ebert Stiftung, México, D.F.
- Martínez-Ramos, M. (1994). Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 54:179-224.
- Matteucci, S. y A. Colma (1982). *Metodología para el estudio de la vegetación*. Secretaría General de la Organización de Estados Americanos, Washington, D.C.
- McIntosh, R.P. (1980). The relationship between succession and the recovery process in ecosystems. En: Cairns, J. (Ed.). *The recovery process in damaged ecosystems*. pp.:11-62. Ann Arbor Science, Ann Arbor, Michigan.

- McIntosh, R.P. (1981). Succession and ecological theory. En: West, D.C., H.H. Shugart y D.B. Botkin (Eds.). *Concepts and application*. pp.:10-23. Springer-Verlag, Nueva York.
- Meave, J., C. Gallardo, A. Rincón, A. Otero y G. Ibarra-Manríquez (1994). La vegetación de la Chinantla, Oaxaca, México. En: *Libro de Resúmenes, VI Congreso Latinoamericano de Botánica*. p.:749. Mar del Plata, Argentina.
- MICROSOFT CO., (1989-1994). Microsoft ACCESS Versión 2.00. Microsoft Co. Washington, D.C.
- Miles, J. (1987). Vegetation succession: past and present perceptions. Capítulo I. En: Gray, A.J., M.J. Crawley y P.J. Edwards (Eds.) *Colonization, succession and stability*. pp.:1-29. Blackwell Scientific, Oxford.
- Miranda, F. y E. Hernández X. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **28**:29-79.
- Oldeman, R.A.A. (1983). Tropical rain forest architecture, silvigenesis and diversity. En: Sutton, S.L., T.C. Whitmore y A.C. Chadwick (Eds.). *Tropical rain forest: ecology and management*. pp:139-150. Blackwell. Oxford.
- Purata, S.E. (1986). Floristic and structural changes during old-field succession in the mexican tropics in relation to site history and species availability. *Journal of Tropical Ecology*, **2**:257-276.
- Richards, P.W. (1963). What the tropics can contribute to ecology. *Journal of Ecology*, **51**:231-241.
- Rico-Bernal, M y Gómez-Pompa, A (1983). Estudio de las primeras etapas sucesionales de una selva alta perennifolia en Veracruz, México. En: Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes, S. del Amo R. y A. Butanda C. (Eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas en Veracruz, México*. Vol. I, pp: 112-202. CECSA e Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. México, D.F.
- Rodrigo A., L. (1994). *Geografía general del estado de Oaxaca*. 2ª ed. Carteles Editores, Oaxaca.
- Rojas-Rabiela, T. (1991). La agricultura en la época prehispánica. En: *La agricultura mexicana desde sus orígenes hasta nuestros días*. CNCA-Grijalbo, México, D.F.
- Rojas-Rabiela, T. (1997). De las muchas maneras de cultivar el maíz: técnicas agrícolas prehispánicas. *Arqueología Mexicana*, **5**:24-33.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. LIMUSA, México, D.F.
- Rzedowski, J y Palacios-Chávez, R. (1977). El bosque de *Engelhardtia (Oreomunea) mexicana* en la región de la Chinantla (Oaxaca, México): una reliquia del Cenozoico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **36**:93-123.

- Sarukhán K., J. (1964). Estudio sucesional de un área talada en Tuxtepec, Oaxaca. **En: Comisión de estudios sobre la ecología de Dioscoreas.** pp.:107-172. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Secretaría de Agricultura y Ganadería, México, D.F.
- Smith, A.G. (1970). The influence of mesolithic and neolithic man on British vegetation: a discussion. **En: Walker, D. y R.G. West (Ed.).** *Studies in the vegetational history of the British Isles.* pp.:81-96. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sousa S., M. (1964). Estudio de la vegetación secundaria en la región de Tuxtepec, Oaxaca. **En: Comisión de estudios sobre la ecología de Dioscoreas.** pp.:91-105. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Secretaría de Agricultura y Ganadería, México, D.F.
- Spurr, S.H. (1952). Origin of the concept of forest succession. *Ecology*, **33**:426-427.
- Spurr, S.H. y B.V. Barnes (1980). *Ecología forestal.* AGT. México, D.F.
- STATSOFT, INC. (1996). *STATISTICA for Windows.* Manual Ver. 5.1. Tulsa, Oklahoma.
- Tansley, A.G. (1935). The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, **16**:284-307.
- Toledo, V.M. y M.J. Ordoñez (1993). The biodiversity scenario of Mexico: A review of terrestrial habitats. **En: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot y J. Fa. (Eds.).** *Biological diversity of Mexico. Origins and distribution.* Oxford University Press, Nueva York.
- Van der Wal, H y S. Caudillo C. (1995). La historia de uso de las tierras dedicadas a la agricultura de roza, tumba y quema en las comunidades chinantecas Santiago Tlapeusco y Santa Cruz Tepetotutla, municipio de San Felipe Usila, Oaxaca. **En: Libro de resúmenes. XIII Congreso Mexicano de Botánica.** Cuernavaca.
- Van der Wal, H. (1996). *Plan de manejo de los recursos naturales en dos comunidades chinantecas de Oaxaca.* Reporte final al World Wildlife Fund. Programa de Aprovechamiento Integral de Recursos y Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Vázquez-Dávila, M.A. (1995). *La tecnología agrícola tradicional.* Instituto Indígena Interamericano y Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. México, D.F.
- Velázquez-Rosas, N. (1997). *Características foliares de los árboles de bosques húmedos de montaña en la región de la Chinantla, Sierra Norte de Oaxaca.* Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Weitlaner, R.J. (1973). *Usila: morada de colibríes.* Instituto Nacional de Antropología e Historia. México, D.F.
- Whittaker, R.H. (1953). A consideration of climax theory: the climax as population and pattern. *Ecological Monographs*, **23**:41-78.

- Zar, J.H. (1984). *Biostatistical analysis*. 2ª ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, Nueva Jersey.
- Zavala-Hurtado, J.A. (1986). *Introducción al enfoque multivariado en estudios de vegetación*. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, A.C., Xalapa.

Apéndice I. Lista de especies de vegetación secundaria colectados en la selva húmeda de montaña de Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca.

La forma de crecimiento se indica para cada especie, con la siguiente nomenclatura: Ar= árbol, AE= árbol epífita, PI= palma, HA= helecho arborescente, Ab= arbusto, Hi= hierba, Ep= hierba epífita TH= trepadora herbácea, TL= trepadora leñosa y nd= no determinada.

CONIFEROPSIDA

Pinaceae

Pinus sp.

Ar

LILIOPSIDA

Araceae

Anthurium microspadix Schott

Ep

Monstera acuminata K.Koch

TH

Philodendron guttiferum Kunth

TH

P. hederaceum (Jacq.) Schott

TH

P. radiatum Schott

TH

P scandens K.Koch et Sello

TH

Philodendron sp. 1

TH

Philodendron sp. 2

TH

Spathiphyllum blandum Schott

Hi

S. cochlearispathum (Liebm.) Engl.

Hi

S. phryniifolium Schott

Hi

Spathiphyllum sp. 1

Hi

Syngonium chiapense Matuda

TH

S. podophyllum Schott

TH

Xanthosoma robustum Schott

Hi

Araceae 1

nd

Araceae 2

nd

Araceae 3

nd

Araceae 4

nd

Araceae 5

nd

Arecaceae

Astrocaryum mexicanum Liebm.

PI

Bactris mexicana Mart.

PI

Chamaedorea elegans Mart.

PI

C. pinnatifrons (Jacq.) Oerst.

PI

C. tepejilote Liebm.

PI

Chamaedorea sp. 1

PI

Chamaedorea sp. 2

PI

Chamaedorea sp. 3

PI

Chamaedorea sp. 4

PI

Arecaceae 1

PI

Cannaceae

Canna indica L.

Hi

Commelinaceae

Campelia zanonía (L.) Kunth

Hi

Tripogandra serrulata (Vahl) Handlos

Hi

Costaceae	
<i>Costus pictus</i> D.Don	Hi
Cyclanthaceae	
<i>Asplundia chiapensis</i> (Matuda) Harling	Hi
Cyperaceae	
<i>Rhynchospora radicans</i> (Schltdl. et Cham.) Pfeiff.	Hi
<i>Scleria secans</i> (L.) Urb.	Hi
<i>Scleria</i> sp.	Hi
<i>Uncinia hamata</i> (Sw.) Urb.	Hi
Dioscoreaceae	
<i>Dioscorea composita</i> Hemsl.	TH
<i>D. floribunda</i> M.Martens et Galeotti	TH
<i>D. mexicana</i> Guill.	TH
Haemodoraceae	
<i>Xiphidium caeruleum</i> Aubl.	Hi
Heliconiaceae	
<i>Heliconia uxpanapensis</i> Gutiérrez	Hi
<i>Heliconia</i> sp.	Hi
Liliaceae	
<i>Bomarea hirtella</i> (Kunth) Herb.	TH
Marantaceae	
<i>Calathea microcephala</i> (Poepp. et Endl.) Körn.	Hi
<i>C. ovandensis</i> Matuda	Hi
Marantaceae 1	nd
Marantaceae 2	nd
Orchidaceae	
<i>Arpophyllum giganteum</i> Harw. ex Lindl.	Ep
<i>Deiregyne</i> sp.	Hi
<i>Elleanthus cynarcephalus</i> (Rchb.f.) Rchb.f.	Ep
<i>Spiranthes</i> sp.	Hi
<i>Vanilla</i> sp.	TH
Poaceae	
<i>Homolepis aturensis</i> (Kunth) Chase	Hi
<i>Lasiacis procerrima</i> (Hack.) Hitchc.	Hi
<i>Panicum bulbosum</i> Kunth	Hi
<i>P. lepidulum</i> Hitchc. et Chase	Hi
<i>Panicum</i> sp.	Hi
<i>Paspalum caespitosum</i> Flügge	Hi
Poaceae 1	Hi
Poaceae 2	Hi
Poaceae 3	Hi
Poaceae 4	Hi
Poaceae 5	Hi
Poaceae 6	Hi
Poaceae 7	Hi
Poaceae 8	Hi

Poaceae 9	Hi
Poaceae 10	Hi
Poaceae 11	Hi
Poaceae 12	Hi
Smilacaceae	
<i>Smilax glauca</i> Walt.	TH
<i>S. lanceolata</i> L.	TH
<i>S. regelii</i> Killip et Morton	TL
<i>S. subpubescens</i> A.DC.	TL
<i>S. velutina</i> Killip et C.V.Morton	TH
<i>Smilax</i> sp. 1	TH
<i>Smilax</i> sp. 2	TH
<i>Smilax</i> sp. 3	TH
Zingiberaceae	
<i>Renealmia mexicana</i> Klotzsch ex Petersen	Hi
<i>R. occidentalis</i> (Sw.) Sweet	Hi
MAGNOLIOPSIDA	
Acanthaceae	
<i>Justicia</i> aff. <i>pectoralis</i> Jacq.	Hi
<i>Justicia</i> sp.	Hi
<i>Odontonema callistachyum</i> (Schltdl. et Cham.) Kuntze	Hi
Acanthaceae 1	nd
Actinidiaceae	
<i>Saurauia aspera</i> Turcz.	Ar
<i>S. conzattii</i> Buscal	Ar
<i>S. pringlei</i> Rose	Ar
<i>S. scabrida</i> Hemsl.	Ar
<i>Saurauia</i> sp. 1	Ar
<i>Saurauia</i> sp. 2	Ar
Amaranthaceae	
<i>Iresine celosia</i> L.	Hi
Annonaceae	
<i>Annona globiflora</i> Schltdl.	Ab
<i>A. reticulata</i> L.	Ar
<i>Annona</i> sp.	Ar
<i>Guatteria galeottiana</i> Triana et Planch.	Ar
Annonaceae 1	nd
Annonaceae 2	nd
Apocynaceae	
<i>Mandevilla subsagittata</i> (Ruiz et Pav.) Woodson	TH
<i>Mandevilla</i> sp. 1	TH
<i>Mandevilla</i> sp. 2	TH
<i>Prestonia mexicana</i> C.DC.	TL
<i>Thevetia ahouai</i> (L.) A.DC.	Ab
Apocynaceae 1	nd
Apocynaceae 2	nd
Apocynaceae 3	nd

Araliaceae	
<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. et Planch.	Ar
Aristolochiaceae	
Aristolochiaceae 1	nd
Asclepiadaceae	
<i>Gonolobus</i> sp.	TH
<i>Marsdenia</i> sp.	TH
Asteraceae	
<i>Baccharis trinervis</i> (Lam.) Pers.	Ab
<i>Calea integrifolia</i> (DC.) Hemsl.	Hi
<i>C. ternifolia</i> Kunth var. <i>ternifolia</i>	Hi
<i>C. aff. zacatechichi</i> Schldl.	Hi
<i>Clibadium arboreum</i> Donn.Sm.	Ab
<i>Elephantopus</i> sp.	Hi
<i>Eupatorium araliaefolium</i> Less.	Ab
<i>E. macrophyllum</i> L.	Hi
<i>E. pycnocephalum</i> Less.	Hi
<i>E. sexangulare</i> (Klatt) B.L.Robinson	Ab
<i>E. tuerckeimii</i> Klatt	Ab
<i>Eupatorium</i> sp. 1	Ab
<i>Eupatorium</i> sp. 2	Ab
<i>Eupatorium</i> sp. 3	Ab
<i>Eupatorium</i> sp. 4	Hi
<i>Eupatorium</i> sp. 5	Ab
<i>Galinsoga urticaefolia</i> (Kunth)Benth.	Hi
<i>Galinsoga</i> sp.	Hi
<i>Liabium discolor</i>	Hi
<i>Mikania cordifolia</i> (L.f.) Willd.	TH
<i>M. decora</i> Poeppig	TH
<i>M. micrantha</i> Kunth	TH
<i>M. pyramidata</i> Donn.Sm.	TH
<i>Schistocarpha platyphylla</i> Greenm.	Hi
<i>Senecio arborescens</i> Steetz	Ab
<i>Verbesina turbacensis</i> Kunth	Ab
<i>Vernonia argyropappa</i> Buck	Ab
<i>V. aschenborniana</i> Schauer	Ab
<i>V. patens</i> Kunth	Ab
<i>Vernonia</i> sp. 1	Hi
<i>Vernonia</i> sp. 2	Ab
Asteraceae 1	Ab
Asteraceae 2	Hi
Asteraceae 3	Hi
Asteraceae 4	Ab
Asteraceae 5	Hi
Begoniaceae	
<i>Begonia acutiloba</i> Liebm.	Hi
<i>B. glabra</i> Aubl.	Ep
<i>B. nelumbiifolia</i> Schldl. et Cham.	Hi

<i>B. rafa-el-torresii</i> Burt-Utley	Hi
<i>Begonia</i> sp.	Hi
Bignoniaceae	
<i>Amphitecna macrophylla</i> (Seem.) Miers ex Baill.	Ar
<i>Cydista aequinoctialis</i> (L.) Miers var. <i>aequinoctialis</i>	TL
<i>Cydista</i> sp.	TL
<i>Distictis laxiflora</i> (DC.) Greenm.	TL
<i>Macfadyena unguis-cati</i> (L.) A.H.Gentry	TL
Bignoniaceae 1	nd
Boraginaceae	
<i>Cordia spinescens</i> L.	Ab
<i>C. stellifera</i> I.M.Johnston	Ar
<i>Cordia</i> sp. 1	Ab
<i>Cordia</i> sp. 2	Ab
Boraginaceae 1	nd
Boraginaceae 2	nd
Boraginaceae 3	nd
Boraginaceae 4	nd
Brunelliaceae	
<i>Brunellia mexicana</i> Standl.	Ar
Burseraceae	
<i>Protium copal</i> (Schltdl. et Cham.) Engl.	Ar
Caesalpiniaceae	
<i>Senna multijuga</i> (Rich.) Irwin et Barneby ssp. <i>doylei</i> (Britt. et Rose) Irwin et Barneby	Ar
Cecropiaceae	
<i>Cecropia</i> sp.	Ar
Celastraceae	
<i>Perrottetia longistylis</i> Rose	Ar
Chloranthaceae	
<i>Hedyosmum mexicanum</i> Cordem.	Ab
Clethraceae	
<i>Clethra mexicana</i> A.DC.	Ar
<i>Clethra</i> sp.	Ar
Clethraceae 1	Ar
Combretaceae	
<i>Terminalia amazonia</i> (J.F.Gmel.) Exell	Ar
Convolvulaceae	
<i>Ipomoea</i> sp. 1	TH
<i>Ipomoea</i> sp. 2	TH
Erythroxylaceae	
<i>Erythroxylum tabascense</i> Britt.	Ar
Euphorbiaceae	
<i>Acalypha macrostachya</i> Jacq.	Ab
<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	Ar

<i>Cnidocolus multilobus</i> (Pax) I.M.Johnst.	Ab
<i>Croton draco</i> Schltldl.	Ar
<i>Croton</i> sp.	Ar
Euphorbiaceae 1	nd
Fabaceae	
<i>Aeschynomene</i> sp.	Hi
<i>Centrosema pubescens</i> Benth.	TH
<i>Centrosema</i> sp.	TH
<i>Clitoria</i> sp.	Hi
<i>Dalbergia</i> sp.	Ar
<i>Desmodium adscendens</i> (Sw.) DC.	Hi
<i>D. cinereum</i> (Kunth) DC.	Ab
<i>Desmodium</i> sp. 1	Hi
<i>Desmodium</i> sp. 2	Hi
<i>Lonchocarpus</i> sp.	Ar
<i>Machaerium floribundum</i> Benth.	TL
<i>Machaerium</i> sp. 1	TH
<i>Machaerium</i> sp. 2	TH
<i>Machaerium</i> sp. 3	TH
<i>Ormosia</i> sp.	Ar
<i>Pterocarpus</i> sp.	Ar
<i>Rhynchosia erythrinoides</i> Schltldl. et Cham.	Ab
<i>Swartzia</i> sp. 1	Ar
<i>Swartzia</i> sp. 2	Ar
<i>Teramnus labialis</i> (L. f.) Sprengel	TH
<i>Vigna</i> sp.	Hi
Papilionaceae 1	nd
Papilionaceae 2	nd
Fagaceae	
<i>Quercus</i> sp.	Ar
Flacourtiaceae	
<i>Casearia corymbosa</i> Kunth	Ar
<i>Casearia</i> sp. 1	Ar
<i>Casearia</i> sp. 2	Ar
<i>Xylosma</i> sp. 1	Ar
<i>Xylosma</i> sp. 2	Ar
<i>Xylosma</i> sp. 3	Ar
Flacourtiaceae 1	nd
Gentianaceae	
<i>Chelonanthus alatus</i> (Aubl.) Pulle	Hi
Gesneriaceae	
<i>Achimenes</i> sp.	Hi
<i>Besleria laxiflora</i> Benth.	Hi
<i>Besleria</i> sp.	Hi
<i>Moussonia deppeana</i> (Schldt. et Cham.) Hanst.	Hi
Gesneriaceae 1	nd
Guttiferae	
<i>Rheedia edulis</i> (Seem.) Triana et Planch.	Ar

<i>Vismia mexicana</i> Schltld.	Ar
Hamamelidaceae	
<i>Liquidambar macrophylla</i> Oerst.	Ar
Hippocrateaceae	
Hippocrateaceae 1	TL
<i>Salacia</i> sp.	TL
Lamiaceae	
<i>Hyptis atrorubens</i> Poit.	Hi
Lauraceae	
<i>Cinnamomum</i> sp.	Ar
<i>Licaria caudata</i> (Lundell) Kosterm.	Ar
<i>L. excelsa</i> Kosterm.	Ar
<i>L. guatemalensis</i> Lundell	Ar
<i>L. misantlae</i> (Brandeggee) Kosterm.	Ar
<i>L. peckii</i> (I.M.Johnston) Kosterm.	Ar
<i>Licaria</i> sp.	Ar
<i>Nectandra longicaudata</i> (Lundell) C.K.Allen	Ar
<i>N. salicifolia</i> (Kunth) Nees	Ar
<i>Ocotea helicterifolia</i> (Meisn.) Hemsl.	Ar
<i>O. henkewerffi</i> nov. (ined.)	Ar
Magnoliaceae	
Magnoliaceae 1	Ar
Malpighiaceae	
<i>Bunchosia lindeniana</i> A. Juss.	Ar
Malpighiaceae 1	nd
Malpighiaceae 2	nd
Malpighiaceae 3	nd
Malpighiaceae 4	nd
Malpighiaceae 5	nd
Malvaceae	
<i>Hibiscus uncinellus</i> DC.	Ab
Melastomataceae	
<i>Arthrostemma ciliatum</i> Pav. ex D.Don	TH
<i>Clidemia dentata</i> D.Don	Ab
<i>Conostegia caelestis</i> Standl.	Ab
<i>C. icosandra</i> (Sw.) Urb.	Ab
<i>C. xalapensis</i> (Kunth) G.Don ex DC.	Ab
<i>Conostegia</i> sp. 1	Ab
<i>Conostegia</i> sp. 2	Ab
<i>Heterocentron subtripplinervium</i> (Link et Otto) A.Braun et Bouche	Hi
<i>Miconia argentea</i> (Sw.) DC.	Ar
<i>M. gracilis</i> Triana	Ar
<i>M. ibaguensis</i> (Bonpl.) Triana	Ar
<i>M. laevigata</i> (L.) DC.	Ar
<i>M. minutiflora</i> (Bonpl.) DC.	Ar

<i>M. prasina</i> (Sw.) DC.	Ar
<i>M. aff. serrulata</i> (DC.) Naud.	Ar
<i>M. trinervia</i> (Sw.) D.Don. ex Laud.	Ar
<i>Miconia</i> sp. 1	Ar
<i>Miconia</i> sp. 2	Ar
<i>Miconia</i> sp. 3	Ar
<i>Miconia</i> sp. 4	Ar
<i>Miconia</i> sp. 5	Ar
<i>Miconia</i> sp. 6	Ar
<i>Miconia</i> sp. 7	Ar
<i>Miconia</i> sp. 8	Ar
Meliaceae	
<i>Guarea glabra</i> Vahl	Ar
<i>G. cf. grandifolia</i> DC.	Ar
Menispermaceae	
<i>Abuta panamensis</i> (Standl.) Krukoff et Barneby	TL
<i>Cissampelos pareira</i> L.	TL
<i>C. tropaeolifolia</i> DC.	TH
Mimosaceae	
<i>Calliandra grandiflora</i> (L'Hér.) Benth.	Ab
<i>C. houstoniana</i> (Mill.) Standl.	Ab
<i>Inga acrocephala</i> Steud.	Ar
<i>I. latibracteata</i> Harms	Ar
<i>I. pavoniana</i> Don	Ar
<i>Mimosa albida</i> Humb. et Bonpl. ex Willd.	Ab
<i>M. hondurana</i> Britt.	Ab
<i>M. somnians</i> Humb. et Bonpl. ex Willd.	Ab
<i>Mimosa</i> sp.	Ab
Monimiaceae	
<i>Mollinedia oaxacana</i> Lorence	Ab
<i>M. viridiflora</i> Tul.	Ab
<i>Siparuna andina</i> (Tul.) DC.	Ab
<i>S. austromexicana</i> Lorence	Ab
<i>Siparuna</i> sp.	Ab
Moraceae	
<i>Ficus</i> sp.	AE
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> Donn.Sm.	Ar
<i>P. spuria</i> (Sw.) Griseb.	Ar
Myricaceae	
<i>Myrica cerifera</i> L.	Ab
Myrsinaceae	
<i>Ardisia aff. paschalis</i> Donn.Sm.	Ab
<i>A. revoluta</i> Kunth	Ab
<i>Ardisia</i> sp.	Ab
<i>Myrsine coriaceae</i> (Sw.) J.Sieber ex Roem. et Schult.	Ar
<i>Rapanea ferruginea</i> (Ruiz et Pav.) Mez	Ar
Myrsinaceae 1	nd
Myrsinaceae 2	nd

Myrsinaceae 3	nd
Myrtaceae	
<i>Calyptranthes chytraculia</i> (L.) Sw. var. <i>americana</i> McVaugh	Ab
<i>Calyptranthes</i> sp.	Ab
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	Ab
Ochnaceae	
<i>Sauvagesia erecta</i> L.	Hi
Papaveraceae	
<i>Bocconia frutescens</i> L.	Ar
Passifloraceae	
<i>Passiflora cookii</i> Killip	TH
<i>Passiflora</i> sp. 1	TH
<i>Passiflora</i> sp. 2	TH
<i>Passiflora</i> sp. 3	TH
<i>Passiflora</i> sp. 4	TH
<i>Passiflora</i> sp. 5	TH
Phytolaccaceae	
<i>Phytolacca icosandra</i> L.	Hi
Piperaceae	
<i>Peperomia obtusifolia</i> (L.) A.Dietr.	Ep
<i>Peperomia</i> sp. 1	Ep
<i>Peperomia</i> sp. 2	Ep
<i>Peperomia</i> sp. 3	Ep
<i>Peperomia</i> sp. 4	Ep
<i>Piper aequale</i> Vahl	Ab
<i>P. calophyllum</i> C.DC.	Ab
<i>P. fragranum</i> Trel.	Ab
<i>P. hispidum</i> Sw.	Ab
<i>P. cf. luxii</i> C.DC.	Ab
<i>P. marginatum</i> Jacq.	Ab
<i>P. maxonii</i> C.DC.	Ab
<i>P. umbellatum</i> L.	Ab
<i>P. yzabalanum</i> C.DC.	Ab
<i>Piper</i> sp. 1	Ab
<i>Piper</i> sp. 2	Ab
<i>Piper</i> sp. 3	Ab
<i>Piper</i> sp. 4	Ab
<i>Piper</i> sp. 5	Ab
<i>Piper</i> sp. 6	Ab
<i>Piper</i> sp. 7	Ab
<i>Piper</i> sp. 8	Ab
Proteaceae	
<i>Roupala montana</i> Aubl.	Ar
Ranunculaceae	
<i>Clematis grossa</i> Benth.	TL
Rhamnaceae	
<i>Gouania lupuloides</i> (L.) Urb.	TL

<i>Rhamnus capreifolia</i> Schldl. var. <i>grandifolia</i> M.C.Johnst. et L.A.Johnst.	Ar
Rosaceae	
<i>Rubus urticaefolius</i> Poir.	Ab
<i>Rubus</i> sp. 1	Ab
<i>Rubus</i> sp. 2	Ab
Rubiaceae	
<i>Cephaelis elata</i> Sw.	Ab
<i>C. tomentosa</i> (Aubl.) Vahl	Ab
<i>Coccocypselum guianense</i> (Aubl.) Schum.	Hi
<i>Crusea calocephala</i> DC.	Hi
<i>Diodia sarmentosa</i> Sw.	Hi
<i>Faramea schultesii</i> Standl.	Ar
<i>F. stenura</i> Standl.	Ar
<i>Hoffmannia discolor</i> (Lem.) Hemsl.	Ab
<i>H. ixtlanensis</i> Lorence	Ab
<i>H. aff. tonduzii</i> Standl.	Ab
<i>Palicourea padifolia</i> (Willd. ex Roem. et Schult.)C.M.Taylor et Lorence	Ab
<i>Posoqueria coriacea</i> M.Martens et Galeotti	Ar
<i>Psychotria berteriana</i> DC.	Ab
<i>P. panamensis</i> Standl.	Ab
<i>Psychotria</i> sp. 1	Ab
<i>Psychotria</i> sp. 2	Ab
<i>Psychotria</i> sp. 3	Ab
<i>Psychotria</i> sp. 4	Ab
<i>Psychotria</i> sp. 5	Ab
<i>Rondeletia rufescens</i> Rob.	Ab
<i>R. aff. secundiflora</i> Rob.	Ab
<i>Sabicea mexicana</i> Wernham	Ab
<i>Sommeria arborescens</i> Schldl.	Ar
Rubiaceae 1	nd
Rubiaceae 2	nd
Rubiaceae 3	nd
Rubiaceae 4	nd
Rubiaceae 5	nd
Rubiaceae 6	nd
Rubiaceae 7	nd
Rubiaceae 8	nd
Rubiaceae 9	nd
Sapindaceae	
<i>Cupania</i> sp.	Ar
<i>Paullinia</i> sp. 1	Ar
<i>Paullinia</i> sp. 2	Ar
<i>Serjania</i> sp.	Ar
<i>Thouinidium</i> sp.	Ar
Scrophulariaceae	
<i>Russelia sarmentosa</i> Jacq.	Hi
<i>Uroskinnera hirtiflora</i> Hemsl. var. <i>hirtiflora</i>	Hi
Solanaceae	
<i>Cestrum</i> sp.	Ab

<i>Solanum hispidum</i> Pers.	Ab
<i>S. lanceifolium</i> Jacq.	TL
<i>S. schlechtendalianum</i> Walp.	Ab
<i>S. torvum</i> Sw.	Ab
<i>Solanum</i> sp. 1	nd
<i>Solanum</i> sp. 2	nd
<i>Solanum</i> sp. 3	nd
<i>Solanum</i> sp. 4	nd
<i>Witheringia solanacea</i> L'Hér.	Hi
Solanaceae 1	nd
Staphyleaceae	
<i>Turpinia occidentalis</i> (Sw.) G. Don	Ar
Sterculiaceae	
<i>Helicteres guazumaefolia</i> Pilg.	Ab
Ticodendraceae	
<i>Ticodendron incognitum</i> Gómez-Laur. et L.D. Gómez	Ar
Tiliaceae	
<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	Ar
<i>H. donnell-smithii</i> Rose	Ar
<i>Heliocarpus</i> sp. 1	Ar
<i>Heliocarpus</i> sp. 2	Ar
<i>Trichospermum mexicanum</i> Baill.	Ar
<i>Triumfetta grandiflora</i> Vahl	Ab
Ulmaceae	
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	Ar
Urticaceae	
<i>Phenax</i> sp.	Hi
<i>Urera elata</i> (Sw.) Griseb.	Ab
<i>Urera</i> sp.	Ab
Vitaceae	
<i>Cissus</i> aff. <i>microcarpa</i> Vahl	TH
<i>C. quinquefolia</i> Sol.	TH
<i>Cissus</i> sp.	TH
<i>Vitis popenoi</i> J.H. Fenell	TL
<i>Vitis</i> sp. 1	TL
<i>Vitis</i> sp. 2	TL
<i>Vitis</i> sp. 3	TL
Vitaceae 1	nd
POLYPODIOPSIDA	
Pteridaceae	
<i>Pteris biaurita</i> L.	Hi
<i>P. quadriaurita</i> Retz.	Hi
Aspleniaceae	
<i>Arachnoides denticulata</i> (Sw.) Ching	Hi
<i>Asplenium miradorensense</i> Liebm.	Hi
<i>A. salicifolium</i> L.	Hi

<i>A. uniseriale</i> Raddi	Hi
<i>Ctenitis excelsa</i> (Desv.) Proctor	Hi
<i>Polystichum mickelii</i> A.R.Smith	Hi
Blechnaceae	
<i>Blechnum divergens</i> (Kunze) Mettenius	Hi
<i>B. ensiforme</i> (Liebm.) C.Chr.	Ep
<i>B. glandulosum</i> Kaulf.	Hi
<i>B. occidentale</i> L. var. <i>pubirhachis</i> X <i>occidentale</i> Rosenst.	Hi
Cyatheaceae	
<i>Cyathea divergens</i> Kunze var. <i>tuerckheimii</i> (Maxon) R.M.Tryon	HA
<i>C. fulva</i> (M.Martens et Galeotti) Fée	HA
<i>C. myosuroides</i> (Liebm.) Domin.	HA
<i>C. salvinii</i> (Hook.) Domin.	HA
<i>C. schiedeana</i> (Presl) Domin.	HA
Dennstaedtiaceae	
<i>Hypolepis nigrescens</i> Hook.	Hi
<i>H. repens</i> (L.) Presl	Hi
<i>Lindsaea arcuata</i> Kunze	Hi
<i>Odontosoria schlechtendalii</i> (Presl) C.Chr.	Hi
<i>Pteridium arachnoideum</i> (Kaulf.) Maxon	Hi
<i>P. caudatum</i> (L.) Maxon	Hi
<i>P. feei</i> (W.Schaffn. ex Fée) Faulst.	Hi
Dryopteridaceae	
<i>Dryopteris pseudo-filix-mas</i> (Fée) Rothm.	Hi
<i>D. rosea</i> (Fourn.) Mickel et Beitel	Hi
<i>Lastreopsis effusa</i> (Sw.) Tindale	Hi
<i>Tectaria transiens</i> (Morton) A.R.Smith	Hi
Gleicheniaceae	
<i>Dicranopteris pectinata</i> (Willd.) Underwood	Hi
Hymenophyllaceae	
<i>Trichomanes</i> sp.	Ep
Lomariopsidaceae	
<i>Elaphoglossum sartorii</i> (Liebm.) Mickel	Hi
Marattiaceae	
<i>Danaea cuspidata</i> Liebm.	Hi
<i>Marattia weinmanniifolia</i> Liebm.	Hi
Polypodiaceae	
<i>Campyloneurum phyllitidis</i> (L.) Presl	Ep
<i>C. tenuipes</i> Maxon	Hi
<i>Niphidium crassifolium</i> (L.) Lellinger	Ep
<i>Pecluma plumula</i> (Humb. et Bonpl. ex Willd.) Price	Ep
<i>Phlebodium decumanum</i> (Willd.) J.Smith	Ep
<i>Polypodium longepinnulatum</i> E.Fourn.	Ep
<i>P. plebeium</i> Schldl. et Cham.	Ep
Thelypteridaceae	
<i>Thelypteris dentata</i> (Forssk.) E.P.St.John	Hi
<i>T. meniscioides</i> (Liebm.) C.F.Reed	Hi

<i>T. pilosohispida</i> (Hook.) Alston	Hi
<i>T. reticulata</i> (L.) Proctor	Hi
<i>T. thomsonii</i> (Jenman) Proctor	Hi
<i>T. torresiana</i> (Gaudich.) Alston	Hi

LYCOPODIOPSIDA

Selaginellaceae

<i>Selaginella galeottii</i> Spring	Hi
<i>S. martensii</i> Spring	Hi
<i>S. terapotensis</i> Baker	Hi

Indeterminadas

28 morfoespecies indeterminadas	nd
---------------------------------	----

Apéndice II. Riqueza taxonómica y número de especies por forma de crecimiento de cada transecto por acahual. F = familias, G = géneros, E = especies; Ar = árboles, Ab = arbustos, Hi = hierbas, Tr = plantas trepadoras y ND = no determinadas.

Acahual	Transecto	Nivel taxonómico			Forma de crecimiento (No. de E)				
		F	G	E	Ar	Ab	Hi	Tr	ND
A	A55	28	49	56	12	17	19	6	2
	A56	30	48	53	14	10	21	5	3
	A57	25	39	52	12	17	15	3	5
	A58	29	43	47	9	12	18	6	2
B	B59	25	38	45	10	11	17	6	1
	B60	16	29	33	6	9	12	6	
C	C51	27	37	42	11	8	17	5	1
	C52	16	25	26	4	5	12	5	
	C53	21	33	34	7	9	12	6	
	C54	18	25	27	8	7	11	1	
D	D30	21	31	32	10	9	10	3	
	D31	25	35	35	11	8	14	1	1
	D32	36	45	48	12	8	19	7	2
	D33	27	41	45	13	11	15	5	1
E	E08	22	28	31	12	9	6	4	
	E09	23	30	32	9	7	12	4	
	E10	27	36	40	12	7	13	5	3
	E11	18	22	23	8	4	8	3	
F	F50	33	46	51	21	12	12	4	2
G	G21	21	24	24	5	6	9	4	
	G22	19	28	32	5	13	10	4	
	G23	23	28	30	5	9	14	2	
	G24	16	19	21	4	4	9	3	1
H	H42	20	29	36	11	9	10	4	2
	H43	33	42	45	12	13	9	8	3
	H44	21	29	33	6	7	12	4	4
	H45	30	39	44	11	11	7	11	4
I	I26	28	38	41	9	11	16	3	2
	I27	18	22	23	6	3	8	3	3
	I28	30	39	42	12	9	16	4	1
	I29	18	23	25	6	5	7	7	
J	J25	23	28	28	7	8	7	4	2
K	K01	27	31	34	11	8	13	2	
	K02	25	28	28	8	5	12	3	

continúa...

..continúa.

Acahual	Transecto	Nivel taxonómico			Forma de crecimiento (No. de E)				
		F	G	E	Ar	Ab	Hi	Tr	ND
	<i>K03</i>	28	35	37	8	7	16	5	1
	<i>K04</i>	27	31	32	10	5	16	1	
<i>L</i>	<i>L34</i>	29	41	51	14	18	13	5	1
	<i>L35</i>	30	36	47	14	12	16	4	1
	<i>L36</i>	31	37	46	15	5	13	11	2
	<i>L37</i>	25	28	40	13	9	7	9	2
<i>M</i>	<i>M17</i>	28	39	44	14	10	15	4	1
	<i>M18</i>	23	28	30	4	7	15	3	1
	<i>M19</i>	25	32	38	13	8	11	3	3
	<i>M20</i>	27	35	41	13	7	9	6	6
<i>N</i>	<i>N16</i>	34	51	64	20	26	11	2	5
<i>O</i>	<i>O12</i>	23	30	36	11	8	12	3	2
	<i>O13</i>	23	33	40	11	8	15	3	3
	<i>O14</i>	20	32	38	10	12	11	4	1
	<i>O15</i>	19	27	36	11	11	9	2	3
<i>P</i>	<i>P38</i>	26	34	42	11	6	9	10	6
	<i>P39</i>	21	28	33	12	5	7	6	3
	<i>P40</i>	20	30	40	17	8	4	6	5
	<i>P41</i>	24	30	40	16	5	9	7	3
<i>Q</i>	<i>Q46</i>	16	21	26	14	4	3	4	1
	<i>Q47</i>	21	27	33	16	11	2	2	2
	<i>Q48</i>	23	30	32	11	5	5	7	4
	<i>Q49</i>	27	34	41	21	8	3	4	5
<i>R</i>	<i>R05</i>	14	17	18	7	4	3	3	1
	<i>R06</i>	13	21	25	7	6	6	3	3
	<i>R07</i>	14	20	24	2	8	6	3	5

Apéndice III. ...continúa

94

FAMILIA	ESPECIE	GRUPO																			
		I			II			III			IV										
		P	Q	R	F	M	O	J	K	G	H	L	N	E	A	B	C	D	I	F	C
Asple	Tect trans	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hi
Apocy	Thev ahoua	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ab
Sapin	Thou sp.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ar
Ticod	Tico incog	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ar
Hymen	Tric sp.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ep
Urtic	Urer sp.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ab
Vitac	Vitac 1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	nd
Arali	Dend arbor	1	1	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ar
Arace	Phil gutti	1	1	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	TH
Sapin	Serj sp.	1	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ar
Indet	Indet 25	1	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	nd
Menis	Abut panam	1	1	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	TL
Bigno	Amph macro	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ar
Arace	Arace 5	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	nd
Myrsi	Ardi sp.	1	1	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ab
Cycla	Aspl chiap	1	1	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hi
Flaco	Case sp. 1	-	1	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ar
Areca	Cham sp. 1	-	1	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	PI
Areca	Cham pinna	1	1	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	PI
Areca	Cham tepej	1	1	1	-	-	1	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	PI
Sapin	Cupa sp.	1	1	1	1	1	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	Ar
Melas	Mico sp. 5	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ar
Melas	Mico graci	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ar
Arace	Mons acumi	1	1	1	-	1	1	-	1	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	TH
Polyp	Niph crass	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ep
Celas	Perr tongi	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	Ar
Arace	Phil heder	1	1	-	1	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	TH
Piper	Pipe sp. 2	-	-	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ab
Piper	Pipe hispi	1	1	-	-	-	-	1	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ab
Piper	Pipe luxii	-	1	1	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ab
Rubia	Somm arbor	-	1	1	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	Ar
Arace	Syng podop	-	1	1	-	1	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	TH
Staph	Turp occid	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	Ar
Flaco	Xylo sp. 1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ar
Areca	Cham sp. 2	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	PI
Vitac	Ciss micro	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	TH
Cyath	Cyat diver	1	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	HA
Rubia	Fara schul	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ar
Denns	Hypo nigre	1	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hi
Laura	Lica excel	1	1	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ar
Malpi	Malpi 2	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	nd
Passi	Pass sp. 2	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	TH
Arace	Phil sp. 2	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	TH

continúa...

...continúa

FAMILIA	ESPECIE	GRUPO																			
		I			II			III			IV										
		P	Q	R	F	M	O	J	K	G	H	L	N	E	A	B	C	D	I	F	C
Piper	Pipe maxon	-	1	1	-	-	-	-	1	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	Ab
Burse	Prot copal	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	Ar
Rubia	Psyc sp. 1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	Ab
Actin	Saur pring	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	Ar
Zingi	Rene mexic	1	1	-	1	1	1	-	1	1	1	1	1	1	1	-	-	-	1	-	Hi
Rubia	Rond secun	-	1	1	1	-	1	1	1	-	1	1	-	-	-	-	-	1	-	-	Ab
Comme	Camp zanon	-	-	1	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hi
Monim	Moll oaxac	1	1	1	1	1	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	Ab
Urtic	Urer elata	-	-	1	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ab
Indet	Indet 1	1	-	-	-	1	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	nd
Cyath	Cyat schie	1	1	-	1	1	1	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	HA
Rubia	Fara stenu	1	1	1	1	1	1	-	1	1	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	Ar
Melas	Mico trine	1	1	-	1	1	1	-	1	1	-	1	1	1	1	-	-	-	-	-	Ar
Acant	Odon calli	-	-	1	-	1	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	Hi
Sapin	Paul sp. 1	-	-	1	-	-	1	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	Ar
Gesne	Besl sp.	1	-	-	1	1	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	Hi
Piper	Pipe calop	1	-	-	-	1	1	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	1	Ab
Rubia	Psyc berte	1	-	-	1	1	-	-	-	1	-	1	1	-	-	-	-	-	-	1	Ab
Rubia	Psyc panam	-	1	-	-	1	-	1	1	1	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-	Ab
Actin	Saur asper	-	-	-	1	1	-	1	-	1	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	Ar
Haemo	Xiph caeru	-	-	-	-	1	1	-	1	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-	1	Hi
Rubia	Pali padif	-	-	-	1	1	1	1	1	1	-	1	1	1	-	-	-	-	-	1	Ab
Indet	Indet 7	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	nd
Indet	Indet 19	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	nd
Acant	Acant 1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	nd
Annon	Anno globi	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ab
Apocy	Apocy 3	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	nd
Arace	Arace 1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	nd
Arace	Arace 2	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	nd
Arace	Arace 3	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	nd
Arace	Arace 4	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	nd
Asple	Aspl safic	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hi
Areca	Astr mexic	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	PI
Begon	Bego sp.	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hi
Begon	Bego rafae	-	-	-	-	1	1	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	Hi
Gesne	Besl laxif	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hi
Blech	Blec diver	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hi
Maran	Caia micro	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hi
Polyp	Camp phyll	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ep
Solan	Cest sp.	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ab
Areca	Cham sp. 4	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	PI
Genti	Chel alatu	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hi
Cleth	Clet sp.	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ar

continúa...

Apéndice III. ...continúa

FAMILIA	ESPECIE	GRUPO I		II			III			IV			I	F	C			
		P	Q	R	F	M	O	J	K	G	H	L				N	E	A
Cleth	Cleth 1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ar
Cyath	Cyat salvi	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	HA
Asple	Dryo pseud	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hi
Asple	Elap sarto	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hi
Gesne	Gesne 1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	nd
Melia	Guar glabr	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ar
Acant	Just pecto	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hi
Asple	Last effus	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hi
Papil	Lonc sp.	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ar
Mimos	Mimo sp.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	Ab
Mimos	Mimo hondu	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ab
Laura	Nect longi	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ar
Polyp	Pecl plumu	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ep
Piper	Pepe sp. 2	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ep
Polyp	Phle decum	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ep
Piper	Pipe sp. 5	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ab
Rubia	Poso coria	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ar
Rubia	Psyc sp. 2	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ab
Rubia	Psyc sp. 5	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ab
Adian	Pter quadr	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hi
Rubia	Rond rufes	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	Ab
Rubia	Rubia 5	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	nd
Solan	Sola sp. 1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	nd
Arace	Spat cochl	-	1	-	-	1	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	Hi
Arace	Syng chiap	1	-	-	1	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	TH
Thely	Thel pilos	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hi
Thely	Thel thoms	-	-	-	-	1	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	Hi
Vitac	Viti sp. 3	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	TL
Melas	Mico laevi	-	-	-	-	1	1	-	1	1	-	-	1	-	-	-	-	Ar
Costa	Cost pictu	-	-	-	1	-	1	-	1	1	1	-	1	-	-	-	1	Hi
Aster	Mika pyram	-	-	-	-	-	1	-	1	1	1	-	1	-	-	1	-	TH
Piper	Pipe aequa	-	-	1	-	1	1	-	-	1	1	1	1	-	-	1	-	Ab
Indet	Indet 26	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	nd
Apocy	Apocy 1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	nd
Begon	Bego acuti	-	-	-	1	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	Hi
Begon	Bego glabr	-	-	-	-	1	-	1	-	-	1	1	-	-	-	-	-	Ep
Eupho	Crot sp.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ar
Aster	Eupa macro	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	Hi
Aster	Eupa tuerc	-	-	-	-	1	-	1	-	-	1	1	-	-	-	-	-	Ab
Rubia	Hoff tondu	-	-	-	1	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	Ab
Rubia	Hoff ixtila	-	-	1	-	-	1	-	1	1	1	1	-	-	-	-	-	Ab
Papil	Mach sp. 1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	TH
Malpi	Matpi 4	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	nd

continúa...

...continúa

FAMILIA	ESPECIE	GRUPO I		II			III			IV			I	F	C			
		P	Q	R	F	M	O	J	K	G	H	L				N	E	A
Apocy	Mand sp. 2	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	TH
Melas	Mico prasi	-	-	-	-	1	1	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	Ar
Poace	Poace 2	-	-	-	1	-	-	1	-	1	-	-	1	-	-	-	-	Hi
Polyp	Poly plebe	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	Ep
Rubia	Psyc sp. 3	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	Ab
Adian	Pter biaur	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	Hi
Rhamn	Rham capre	-	-	-	1	1	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	Ar
Thely	Thel retic	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	Hi
Indet	Indet 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	nd
Indet	Indet 9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	nd
Indet	Indet 11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	nd
Indet	Indet 16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	nd
Indet	Indet 28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	nd
Gesne	Achi sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	Hi
Aster	Aster 3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	Hi
Aster	Aster 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	Ab
Aster	Aster 5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	Hi
Areca	Bact mexic	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	PI
Borag	Borag 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	nd
Polyp	Camp tenui	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	Hi
Canna	Cann indic	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	-	-	-	-	-	Hi
Flaco	Case sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	Ar
Borag	Cord sp. 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	Ab
Bigno	Cydi aequi	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	TL
Bigno	Dist laxif	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	TL
Aster	Eupa sp. 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	Hi
Eupho	Eupho 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	nd
Morac	Ficu sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	AE
Ascle	Gono sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	TH
Annon	Guat galeo	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	Ar
Aster	Liab disco	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	Hi
Malpi	Malpi 3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	nd
Malpi	Malpi 5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	nd
Melas	Mico sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	Ar
Aster	Mika micra	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1	-	TH
Monim	Moll virid	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	Ab
Myrsi	Myrsi 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	nd
Papil	Ormo sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	Ar
Piper	Pepe sp. 3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	Ep
Piper	Pepe sp. 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	Ep
Piper	Pepe obtus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	Ep
Phyto	Phyt icosa	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	Hi
Piper	Pipe sp. 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	Ab

continúa...

Apêndice III. ...continua

GRUPO		I					II					III					IV				
FAMILIA	ESPECIE	P	Q	R	F	M	O	J	K	G	H	L	N	E	A	B	C	D	I	F	C
Flaco	Case corym	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	Ar	
Cyper	Unci hamat	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	Hi	
Aster	Vern argyr	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	Ab	
Rubia	Rubia 3	1	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	1	1	nd		
Gutti	Vism mexic	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	1	1	1	1	1	1	1	-	Ar	
Eupho	Acal macro	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	1	1	-	-	-	Ab	
Menis	Ciss parei	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	1	1	-	-	-	-	TL	
Rubia	Sabi mexic	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	1	-	-	1	-	-	Ab	
Actin	Saur scabr	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	1	1	1	1	-	-	-	-	Ar	
Aster	Gali urtic	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	Hi	
Poace	Homo ature	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	Hi	
Diosc	Dios compo	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	1	1	1	-	1	TH		
Gesne	Mous deppe	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	1	-	1	1	-	-	Hi	
Aster	Vern paten	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1	1	1	1	1	1	1	1	Ab		
Aster	Bacc trine	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1	1	-	1	1	-	-	-	-	Ab	
Maran	Cala ovand	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	Hi	
Vitac	Ciss quinq	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	TH	
Aster	Gali sp.	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	Hi	
Convo	Ipom sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	TH	
Melas	Mico sp. 3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	Ar	
Aster	Mika cordi	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	TH	
Urtic	Phen sp.	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	Hi	
Blech	Blec occid	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	Hi	
Cyath	Cyat fulva	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	HA	
Bigno	Cydi sp.	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	1	1	TL		
Passi	Pass sp. 1	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	1	1	1	TH		
Poace	Poace 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	Hi	
Melas	Cono sp. 2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	Ab	
Smila	Smil sp. 1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	TH	
Melas	Mico sp. 6	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	Ar	
Myrsi	Myrsi 3	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	nd		
Piper	Pipe sp. 3	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	Ab	
Cleth	Clet mexic	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1	-	-	Ar	
Myrsi	Rapa ferru	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	1	1	-	1	1	Ar		
Aster	Verb turba	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	1	1	1	1	1	Ab		
Denns	Odon schle	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	1	-	1	1	1	1	Hi		
Poace	Poace 3	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	1	1	-	1	1	1	1	Hi		
Hamam	Liqu macro	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	Ar	
Apocy	Mand subsa	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	1	1	1	1	-	-	TH	
Prote	Roup monta	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	1	1	-	1	-	-	Ar	
Cyper	Scle sp.	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	1	1	1	-	-	Hi	
Borag	Cord steli	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	1	-	-	Ar	
Melas	Mico sp. 8	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	1	-	-	Ar	

continua...

...continua

GRUPO		I					II					III					IV											
FAMILIA	ESPECIE	P	Q	R	F	M	O	J	K	G	H	L	N	E	A	B	C	D	I	F	C							
Mimos	Mimo albid	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	1	1	1	1	-	Ab				
Poace	Poace 5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	-	1	-	Hi				
Denns	Pter arach	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	Hi				
Indet	Indet 3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	nd				
Indet	Indet 10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	nd			
Aster	Cale zacat	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	Hi			
Asple	Cten excel	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	Hi			
Orchi	Elle cynar	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	Ep			
Sterc	Heli guazu	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	Ab			
Papil	Mach sp. 3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	TH			
Apocy	Mand sp. 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	TH			
Ascle	Mars sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	TH			
Melas	Mico argen	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	Ar			
Melas	Mico minut	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	Ar			
Arace	Phil radia	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	TH			
Poace	Poace 11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	Hi			
Actin	Saur sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	Ar			
Selag	Sela terap	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	Hi			
Caesa	Senn multi	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	Ar			
Solan	Sola sp. 3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	nd			
Begon	Bego nelum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	1	Hi			
Mimos	Call grand	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	Ab		
Acant	Just sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	Hi		
Poace	Poace 9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	Hi		
Aster	Aster 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	Hi		
Melas	Clid denta	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	Ab		
Denns	Pter cauda	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	Hi		
Cyper	Rhyn radic	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	Hi	
Indet	Indet 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	nd	
Indet	Indet 5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	nd	
Indet	Indet 13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	nd	
Indet	Indet 14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	nd	
Indet	Indet 15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	nd	
Indet	Indet 17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	nd	
Indet	Indet 18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	nd	
Papil	Aesc sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	Hi	
Annon	Anno retic	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	Ar	
Apocy	Apocy 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	nd	
Arist	Arist 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	nd	
Melas	Arth cilia	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	TH
Blech	Blec gland	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	Hi
Papav	Bocc frute	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	Ar
Lilia	Boma hirte	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	TH

continua...

Apéndice III. ...continúa

FAMILIA	ESPECIE	GRUPO																			
		I			II			III			IV										
		P	Q	R	F	M	O	J	K	G	H	L	N	E	A	B	C	D	I	F	C
Borag	Borag 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	nd
Borag	Borag 3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	nd
Borag	Borag 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	nd
Aster	Cale integ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	Hi
Aster	Cale terni	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	Hi
Mimos	Call houst	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	Ab
Papil	Cent pubes	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	TH
Vitac	Ciss sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	TH
Ranun	Clem gross	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	TL
Aster	Clib arbor	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	Ab
Papil	Clit sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	Hi
Rubia	Cocc guian	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	1	-	1	-	-	Hi
Melas	Cono sp. 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	Ab
Melas	Cono icosa	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	Ab
Melas	Cono xalap	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	1	1	1	-	-	Ab
Borag	Cord sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	Ab
Rubia	Crus caloc	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	Hi
Orchi	Deir sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	Hi
Papil	Desm sp. 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	Hi
Papil	Desm adsce	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	Hi
Papil	Desm ciner	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	Ab
Gleic	Dicr pecti	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	Hi
Diosc	Dios mexic	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	TH
Aster	Eupa sp. 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	Ab
Aster	Eupa sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	Ab
Aster	Eupa sp. 3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	Ab
Aster	Eupa sp. 5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	Ab
Aster	Eupa pycno	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	Hi
Helic	Heli sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	1	1	-	-	-	Hi
Tilia	Heli sp. 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	-	-	Ar
Tilia	Heli sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	Ar
Melas	Hete subtr	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	1	-	-	Hi
Malva	Hibi uncin	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	Ab
Lamia	Hypt atror	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	Hi
Convo	Ipom sp. 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	TH
Poace	Lasi proce	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	-	-	Hi
Laura	Lica pecki	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	Ar
Bigno	Macf ungis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	TL
Maran	Maran 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	nd
Melas	Mico sp. 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	Ar
Mimos	Mimo somni	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	Ab
Myric	Myri cerif	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	Ab
Myrsi	Myrs coria	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	Ar

continúa...

...continúa

FAMILIA	ESPECIE	GRUPO																				
		I			II			III			IV											
		P	Q	R	F	M	O	J	K	G	H	L	N	E	A	B	C	D	I	F	C	
Myrsi	Myrsi 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	nd
Poace	Pani sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	Hi
Poace	Pani lepid	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	Hi	
Poace	Pasp caesp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	Hi	
Passi	Pass sp. 5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	TH	
Pinac	Pinu sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	Ar	
Piper	Pipe sp. 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	Ab	
Piper	Pipe umbel	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	Ab	
Poace	Poace 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	Hi	
Poace	Poace 7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	1	1	-	Hi	
Poace	Poace 8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	Hi	
Denns	Pter feei	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	Hi	
Fagac	Quer sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	Ar	
Rosac	Rubu sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	Ab	
Rosac	Rubu urtic	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	Ab	
Actin	Saur conza	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	Ar	
Ochna	Sauv erect	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	Hi	
Smila	Smil glauc	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	TH	
Solan	Sola sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	nd	
Solan	Sola sp. 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	nd	
Solan	Sola torvu	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	Ab	
Papil	Tera labia	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	TH	
Scrop	Uros hirti	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	Hi	
Orchi	Vani sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	TH	
Aster	Vern sp. 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	Hi	
Aster	Vern asche	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	1	1	-	Ab	
Papil	Vign sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	Hi	
Vitac	Viti sp. 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	TL	
Flaco	Xylo sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	Ar	
Papil	Cent sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	TH	
Melas	Cono caele	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1	Ab	
Rubia	Diod sarme	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	Hi	
Aster	Elep sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	Hi	
Melas	Mico ibagu	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	1	Ar	
Poace	Poace 6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	Hi	
Actin	Saur sp. 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	Ar	