



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

PATRONES DE DIVERSIDAD FLORÍSTICA EN
EL PAISAJE AGRÍCOLA DE LOS ALTOS DE
CHIAPAS, MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

B I Ó L O G O .

P R E S E N T A :

CARLOS ALBERTO MONTES AVELAR

DIRECTOR: DR. MARIO GONZÁLEZ ESPINOSA



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

290313



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.



SECRETARÍA NACIONAL
DE EDUCACIÓN PÚBLICA
MÉXICO

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:
" Patrones de diversidad florística en el paisaje
agrícola de los Altos de Chiapas, México "
realizado por **Carlos Alberto Montes Avelar**
con número de cuenta 95576398 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Mario González Espinosa

Propietario

M. en C. Luis Galindo Jaimes

Propietario

Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo

Suplente

Biól. Eduardo Alberto Pérez García

Suplente

Dra. Silvia Castillo Argüero

FACULTAD DE CIENCIAS
U. N. A. M.

Consejo Departamental de Biología

Edna María Suárez Díaz

Dra. Edna María Suárez Díaz



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGÍA

GRATITUDES

Agradezco a Mario González Espinosa por haberme permitido incorporarme a su proyecto de investigación, más por su apoyo invaluable para ubicar y precisar las líneas teóricas y metodológicas desde las cuales intenté de acercarme a comprender la diversidad florística de Los Altos de Chiapas. A Luis Galindo por la oportunidad de sus observaciones y correcciones, por su confianza y su solidaridad. A los pobladores de las comunidades donde se llevo a cabo el trabajo de campo.

Deseo agradecer el enorme esfuerzo y la cordial disposición de Alfonso Luna, Miguel Icó, Ada Chamé y Pedro Gómez, que además de su extensa sabiduría compartieron conmigo una grata amistad. Además, mantengo mi gratitud por Susana Ochoa, Neptalí Ramírez, Pedro Quintana, Duncan Golicher, Angélica Camacho, Luis García y Fabiola López por sus correctas intervenciones a lo largo del desarrollo de este trabajo

Agradezco también a Brent Berlin, Mario Guillen, Mario Ishiki y a todo el personal de ECOSUR que de una u otra forma contribuyeron en la realización de esta tesis.

Quiero agradecer a Eduardo Pérez, Silvia Castillo y Jorge Meave por permitirme un espacio en su valioso tiempo y depurar este trabajo con sus validas interpretaciones.

Finalmente, tengo una deuda insoslayable con mis padres y mi hermano, a quienes debo el placer de seguir disfrutando de una amena vida. Aprecio en especial a Jacqueline por ese sabroso amor, y a todos mis amigos por su bondadosa confianza.

CONTENIDO

1. Resumen	1
2. Introducción	2
2.1. Agrohábitats, unidades del paisaje agrícola	4
2.2. Uso del suelo y paisaje en Los Altos de Chiapas	6
2.3. Diversidad florística en paisajes agrícolas	9
2.3.1 Los gradientes abióticos	10
2.3.2 El disturbio antrópico	12
2.3.3 La sucesión secundaria	13
2.3.4 La fragmentación forestal	15
2.4. Objetivo general	16
2.4.1 Objetivos particulares	16
2.5. Hipótesis	17
3. Materiales y métodos	18
3.1. Área de estudio	18
3.2. Factores evaluados	21
3.3. Diseño de muestreo	22
3.4. Inventarios florísticos	22
3.4.1 Inventario del estrato bajo	24
3.4.2 Inventario del estrato alto	26
3.5. Determinación botánica	26
3.6. Análisis	28
4. Resultados	30

4.1. Composición florística	30
4.1.1 Composición florística del estrato bajo	35
4.1.2 Composición florística del estrato alto	37
4.2. Similitud florística	38
4.3. Diversidad florística	40
4.3.1 Riqueza de familias (<i>Fam</i>)	45
4.3.2 Riqueza de especies (<i>S_i</i>)	45
4.3.3 Diversidad del estrato bajo	49
4.3.4 Diversidad del estrato alto	54
5. Discusión y Conclusiones	57
5.1. Composición florística en agrohábitats de Los Altos de Chiapas	57
5.2. Patrones de diversidad florística en el paisaje agrícola de Los Altos de Chiapas	60
5.2.1 Efecto de la sucesión secundaria en la diversidad florística	61
5.2.2 Implicaciones de la fragmentación forestal en la diversidad florística	63
5.2.3 Relaciones entre la diversidad florística y la elevación altitudinal	64
5.3. Consideraciones de conservación en Los Altos de Chiapas	66
6. Referencias	70
Anexo 1. Listado florístico	86
Anexo 2. Cuadro de valores	103

1. RESUMEN

La región agrícola de Los Altos de Chiapas presenta una problemática debida a la expansión de los terrenos silvoagropecuarios y a la intensificación de sus prácticas productivas, que en consecuencia ha tendido a simplificar la heterogeneidad de las diversas comunidades vegetales mantenidas por la agricultura tradicional, favoreciendo a su vez el predominio de especies pioneras de la sucesión ecológica en la vegetación local. Este estudio estimó la riqueza, diversidad, equidad y dominancia de la flora vascular de 109 hábitats agrícolas. Dichos atributos, se obtuvieron en función del estado seral, el tipo de suelo, la posición altitudinal y la clase de matriz adyacente más o menos arbolada de cada hábitat, y fueron evaluados en 5 m² del estrato bajo (< 1.6 m) y 200 m² del estrato alto (> 1.5 m). Los resultados mostraron que la etapa sucesional, la altitud y la matriz se distinguieron como los factores que ejercieron los efectos estadísticamente más significativos sobre tales atributos florísticos. Las hierbas fueron la forma de crecimiento que aportó más especies en todos los agrohábitats. Los matorrales en promedio registraron la mayor diversidad, lo cual lleva a suponer que este agrohábitat representa una etapa transitoria entre estados avanzados e incipientes de la sucesión secundaria regional. Los agrohábitats relativamente menos perturbados exhibieron en promedio una alta riqueza en su estrato bajo cuando estuvieron bordeados por una matriz arbolada. Las milpas y barbechos, agrohábitats que no desarrollan un dosel arborecente que impida el efecto severo de las heladas sobre el estrato bajo, albergaron una mayor riqueza de especies vegetales en altitudes bajas que en altitudes elevadas. Entender cómo son alterados los ecosistemas por efecto del hombre y desarrollar estrategias que aprovechen los componentes bióticos y sus interacciones ecológicas dentro de cada agrohábitat y entre ellos, son acciones cruciales para darle continuidad a la producción agrícola e impedir el deterioro de los recursos naturales.

2. INTRODUCCIÓN

Ya en los comienzos del siglo XX, la expansión e intensificación de los sistemas productivos fueron reconocidas como actividades humanas de gran influencia sobre el medio, ocasionando consecuencias negativas al nivel local y regional, tales como la erosión de suelos, la contaminación de cuerpos de agua y la pérdida de biodiversidad original (Meyer y Turner II, 1992; Matson *et al* , 1997). La transformación de los ecosistemas provocada por efecto antrópico conduce a la simplificación de su estructura biótica (Hobbs *et al.*, 1993; Lacher *et al.*, 1999), iniciando o manteniendo procesos de sucesión secundaria con cambios en la composición florística (Woodwell, 1970; Miles, 1987; González-Espinosa *et al.*, 1991). Los factores que afectan la diversidad florística en áreas agrícolas son complejos y variados. Los cambios en la cobertura vegetal varían según los regímenes de disturbio (Hobbs y Huenneke, 1992, Dale *et al.*, 2000). Además, los patrones de respuesta de la vegetación después de cualquier perturbación se relacionan con las condiciones ambientales, tanto físicas (material edáfico, humedad, altitud, etc.), como ecológicas (etapa sucesional, disponibilidad de propágulos y de agentes dispersores, etc.; Pickett, 1976; Brown, 1988; Collins, 1990; Marshall y Hopkins, 1990, Turner y Corlett, 1996; Pakeman *et al.*, 1998).

La región montañosa de Los Altos de Chiapas ha presenciado cambios drásticos en su cobertura vegetal en las últimas cinco décadas, provocados particularmente por un elevado crecimiento demográfico rural, la escasez de empleos no agrícolas, la frecuente invasión de tierras, la expansión de la frontera agrícola, la deforestación y la fragmentación forestal (Parra-Vázquez, 1989; González-Espinosa *et al.*, 1991; Parra-Vázquez y Díaz-Hernández, 1997; De Jong *et al.*, 1999, Ochoa-Gaona y González-Espinosa, 2000). Dichos cambios han creado un paisaje complejo bajo el cual los sistemas agrícolas tradicionales y los sistemas pecuarios

avanzan sobre los pocos remanentes de vegetación relativamente madura (Miranda, 1952; Berlin *et al.*, 1974; Breedlove, 1981; González-Espinosa *et al.*, 1997) y sobre la amplia gama de comunidades vegetales secundarias (Ochoa-Gaona y González-Espinosa, 2000). Esta dinámica del uso del suelo no parece ser sustentable. El rápido deterioro edáfico, como resultado del acotamiento de los períodos de descanso y la extensión de los períodos de cultivo a consecuencia de la escasez de terrenos fértiles (Pool-Novelo, 1997), ha obligado al agricultor a utilizar mayores cantidades de fertilizantes químicos, plaguicidas y herbicidas para mantener en buen rendimiento sus parcelas (Parra-Vázquez, 1989).

Conocer la diversidad de especies es elemental para evaluar el efecto que producen los factores ambientales físicos y las actividades humanas sobre el estado estructural y funcional de las comunidades naturales (Kempton, 1979; Magurran, 1988; Halffter y Ezcurra, 1992) y sobre la sustentabilidad de los sistemas productivos (Gliessman, 1990; Main, 1993, Bengtsson *et al.*, 2000). En años recientes, la investigación ecológica en Los Altos de Chiapas ha documentado la respuesta de comunidades y algunas especies arbóreas en estados serales intermedios y maduros ante desórdenes producidos por ramonco (Quintana-Ascencio *et al.*, 1992; Ramírez-Marcial *et al.*, 1996), extracción de leña y madera (Tena-Morelos, 1996; González-Espinosa *et al.*, 1999; Ramírez-Marcial *et al.*, 2001) e incremento demográfico y fragmentación forestal (Ochoa-Gaona y González-Espinosa, 2000). Sin embargo, hasta ahora se conoce poco sobre la composición y la estructura de las comunidades sucesionales tempranas en áreas perturbadas por el hombre, y acerca de cómo dichas comunidades responden, en diferentes escenarios espaciales, a lo largo de procesos ecológicos como la sucesión secundaria y la fragmentación forestal (Ochoa-Gaona, 2000). Así, este estudio pretende detectar el efecto del tipo de suelo, la altitud, el grado de deforestación y la edad seral como posibles factores determinantes de la diversidad florística en las principales unidades del paisaje agrícola de Los Altos de Chiapas.

2.1 Agrohábittats, unidades del paisaje agrícola

El presente trabajo utiliza el término “agrohábittat” como una unidad o un componente del paisaje que se genera con la creación de un sistema productivo, de cultivo (milpa) para este caso, desarrollando una comunidad vegetal fisonómicamente similar a otras bajo el mismo uso del suelo y el estado sucesional en turno. Este concepto fue inicialmente desarrollado en torno a un panorama agroecosistémico (Ponce y Cuanalo-De la Cerda, 1977), definido como una superficie de dimensiones variables con condiciones ambientales que se mantienen más o menos estables, siendo las determinantes productivas que impone el productor las que moldean sus componentes abióticos y bióticos. Años después el mismo concepto fue adoptado en otros estudios (Arias-Reyes, 1980), aunque algunos lo ocuparon con diferente connotación (García-Barrios *et al.*, 1991). En consideración con el argumento anterior, se hace notar que en el paisaje de Los Altos de Chiapas se presentan varios agrohábittats que se muestran en diferentes estados de disturbio y de madurez sucesional (Ramírez-Marcial, 1989; González-Espinosa *et al.*, 1991, 1997; Quintana-Ascencio *et al.*, 1992), los que pueden identificarse básicamente como:

- a) Milpas (ML): Son terrenos agrícolas con producción de maíz (*Zea mays* L.) intercalados por lo regular con frijol bóttil (*Phaseolus coccineus* L.), chilacayote (*Cucurbita ficifolia* Bouche) y calabaza (*Cucurbita pepo* L.), creados a partir de la roza, tumba y quema de rodales forestales o de la roza y quema de matorrales, barbechos o pastizales (Collier, 1976; Pool-Novelo, 1997). Su estrato rasante lo dominan plantas arvenses anuales.
- b) Barbechos (BR): Terrenos agrícolas en descanso o sin cultivo de uno a tres años después de haber sido milpas. Son comunidades secundarias donde dominan las especies herbáceas. Su superficie es comúnmente utilizada para pastoreo.
- c) Pastizales inducidos (PS): Campos utilizados como áreas de pastoreo por ganado bovino, ovino y pocas veces caprino (Nahed-Toral, 1999). Se caracterizan por la dominancia de

gramíneas. Son áreas de pendiente leve o moderada que originalmente fueron desmontadas para cultivo.

- d) Matorrales (MT). Terrenos dominados por poblaciones de arbustos, usualmente por *Baccharis vaccinioides* Kunth. Son comunidades secundarias que presentan una densa vegetación rasante de composición similar a la de los pastizales. Es usual encontrar secuelas de pastoreo y ramoneo en estos agrohábitats, aunque en menor grado que en los pastizales. Su desarrollo varía de cinco a diez años dependiendo de la parcela abandonada. Si la sucesión procede de una milpa, entonces el desarrollo será más rápido. Por el contrario, se retrasará si la sucesión proviene del abandono de un pastizal.
- e) Acahuales (AC): Son bosques incipientes o comunidades forestales secundarias de 15 a 25 años de edad después del abandono de milpas o pastizales. Muestran una alta diversidad de árboles jóvenes y un dosel semicerrado (> 80%) compuesto principalmente por individuos no reproductivos de *Pinus* spp. y *Quercus* spp., con alturas entre 5 y 15 m. Es usual observar pequeños árboles y arbustos ramoncados en su interior. Ocasionalmente se colecta leña y madera a partir de sus ramas y troncos.
- f) Bosques sucesionalmente intermedios o maduros: Son rodales forestales con 40 a 60 años de edad después del abandono de milpas o pastizales. Presentan un dosel semicerrado (70 - 80%) con dominancia de árboles entre los 20 y los 45 m de altura, frecuentemente representados por individuos reproductivos de *Pinus* spp. y *Quercus* spp. La altura de los árboles del interior oscila entre 8 y 15 m. Es común encontrar plantas epífitas recubriendo las cortezas de los troncos y ramas de los árboles. Usualmente proporcionan leña y madera a la población local.

La descripción de estos agrohábitats pretende establecer algunas bases que los identifique con propiedades específicas de cobertura vegetal y de uso del suelo. Al mismo tiempo, cabe

destacar que los agrohábittats antes descritos no son los únicos que se presentan en el paisaje agrícola de la región, pero sí los más representativos. Existen otros agrohábittats con cultivos de papa, haba, trigo, café y col; huertos familiares; y corrales de gallinas, cerdos y borregos. Además, muchos productos y servicios tradicionales maderables y no maderables como medicinas, alimentos, condimentos, ornamentos y otros, son extraídos de toda la gama de agrohábittats (Soto-Pinto, 1997) cuya distribución, por cierto, no es equitativa para toda la superficie de la región. Hasta 1990 se estimó, con base en la interpretación de imágenes de satélite (De Jong *et al.*, 1999), que Los Altos de Chiapas contaban con una superficie de vegetación secundaria (matorrales y acahuales) del 51%, el 24 % estaba cubierto por campos en cultivo, 20% por bosques maduros y medianamente maduros, y un 5% por pastizales.

2.2. Uso del suelo y paisaje en Los Altos de Chiapas

El ecosistema forestal templado húmedo de Los Altos de Chiapas ha sido manejado y perturbado por los sistemas agrícolas trashumantes de roza, tumba y quema que han empleado evolutivamente los pueblos mayas (*tzotziles*, *tzoltales* y *tojolabales*) como medio de subsistencia desde el momento en que colonizaron la región hace aproximadamente 1500 años (Lee-Whiting, 1994). Estos sistemas agrícolas migratorios, entendidos como sistemas de explotación de la tierra no permanentes (Watters, 1971), comprendían *grosso modo*, primero, la roza del estrato arbustivo y el derribo de árboles (tumba) en una área de vegetación no mayor a una hectárea. Después, sucedía la incineración (quema) de la vegetación rozada y tumbada, anteriormente expuesta al sol. Continuaba entonces un período con cultivo de maíz hasta que el rendimiento se volvía insostenible, ya fuera por el agotamiento de los nutrimentos del suelo y(o) por competencia de las poblaciones de arvenses. Por último, se dejaba reposar la parcela para que el

suelo recuperara de nuevo sus elementos, mientras se repetía el ciclo en otro fragmento de bosque primario o bosque secundario maduro (Collier, 1976).

De aquel período precolombino al actual aparecieron en la región nuevos elementos que modificaron la dinámica en el uso del suelo propiciando la fragmentación del paisaje (Fig. 1). El crecimiento desmedido de la población rural en los últimos 50 años motivó la expansión de la frontera agrícola (Parra-Vázquez, 1989; Parra-Vázquez y Díaz-Hernández, 1997; Ochoa-Gaona y González-Espinosa, 2000), ocasionando la reducción en menos de dos décadas (1975-1991) de un poco más de la mitad de la superficie arbolada cerrada (De Jong *et al.*, 1999). Al mismo tiempo, el consecuente proceso de deforestación en la región ha simplificado y disminuido la diversidad biológica de las comunidades forestales (González-Espinosa *et al.*, 1995) y el proceso tradicional de roza, tumba y quema ha mudado a sistemas continuos menos productivos, donde los periodos de descanso se han acortado o ya no se aplican, cayendo en decadencia la agricultura tradicional (Pool-Novelo, 1997).

En el presente, el paisaje en Los Altos de Chiapas es dinámicamente complejo. Ahí permanece el campesino expandiendo e intensificando los agrohábitats pecuarios, de cultivo y de aprovechamiento forestal sobre extensas comunidades secundarias y pequeños rodales de bosques maduros, la mayoría severamente degradados. Esta multitud de componentes del paisaje o agrohábitats se distinguen básicamente como milpas, pastizales y parcelas abandonadas. Estas últimas presentan una variada estructura y composición vegetal que dependen tanto del tiempo de desarrollo de la sucesión secundaria (González-Espinosa *et al.*, 1991), como de la intensidad del disturbio al que hayan sido sometidas a lo largo de esta secuencia, siendo las principales causas de tal alteración el ramoneo (Quintana-Ascencio *et al.*, 1992; Ramírez-Marcial *et al.*, 1996) y la extracción de leña y madera (Tena-Morelos, 1996; González-Espinosa *et al.*, 1999; Ramírez-Marcial *et al.*, 2001).

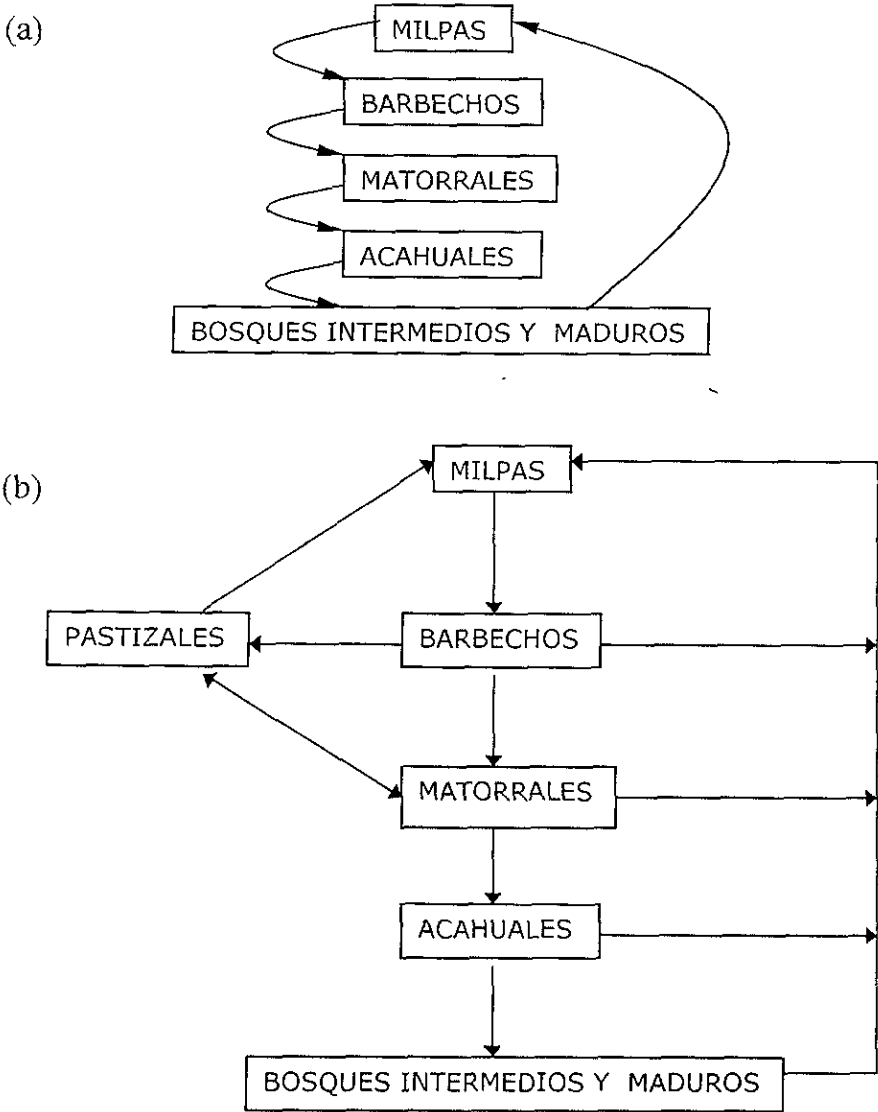


Fig. 1. Vías en el uso del suelo en Los Altos de Chiapas. (a) Dinámica hipotética precolombina, la cual permitía a la tierra tiempos de descanso suficientes para recuperar sus componentes edáficos y vegetales (basada en Collier, 1976). (b) Dinámica actual donde los lapsos de descanso se han acortado o ya no se aplican (con base en Pool-Novelo, 1997; observaciones personales)

2.3. Diversidad florística en paisajes agrícolas

La variedad de formas biológicas de cualquier sitio refleja un balance entre los efectos de las más recientes perturbaciones y el grado de regeneración de las especies a través de la colonización y la especiación (Brown, 1988). Los paisajes agrícolas están conformados por múltiples agrohábitats. Una equilibrada distribución y representación de éstos dentro de cualquier paisaje agrícola será un aspecto de gran relevancia, particularmente en el intercambio y la perpetuación de las especies (Turner, 1989; Noss, 1991; Main, 1993; Olson y Francis, 1995; Marshall y Hopkins, 1995).

La diversidad de un sistema se mide a partir del número de sus elementos. Entre más diverso biológicamente sea un sistema, puede haber un mejor reparto de los recursos entre las especies que lo conforman (Dale *et al.*, 2000). Este hecho, incrementa la aparición de más especies con mayores cualidades para utilizar los recursos eficientemente y facilitar la explotación a otras especies, lo que al final contribuye positivamente con la funcionalidad del sistema (Patchey, 2000).

Aspectos trascendentales que determinan la riqueza de especies vegetales en los agrohábitats son la disponibilidad tanto de propágulos en áreas adyacentes (Shmida y Wilson, 1985; Purata, 1986; Dunning *et al.*, 1992), como los medios para su dispersión (Macdonald y Smith, 1990). La sobrevivencia de las especies, una vez que hayan podido desplazarse, estará determinada por la posibilidad de encontrar sitios favorables para establecerse y coexistir con otras especies (Grubb, 1977; Harper, 1977). Así, un gran flujo de semillas de distintas especies incrementará la diversidad florística del agrohábitat. No obstante, no todos los flujos son benéficos, pues la introducción de especies exóticas puede perjudicar significativamente la abundancia de las especies nativas, modificando su distribución y abundancia (Richardson y Bond, 1991; Hobbs y Huenneke, 1992; Hobbs *et al.*, 1993; Richardson, 1998; Dale *et al.*, 2000).

Sin embargo, al transcurrir la sucesión, dependiendo del tipo de ecosistema, puede ocurrir que en algún momento estas especies invasoras sean desplazadas por individuos propios de ambientes más mésicos (Gibson *et al.*, 2000).

Las características estructurales de un paisaje particular son el resultado conjunto de las condiciones físicas del medio (tipo de suelo, clima, topografía), los procesos ecológicos (dispersión, establecimiento, competencia, sucesión) y los disturbios naturales o los ocasionados por el hombre (Ricklefs, 1987; Olson, 1995; Dale *et al.*, 2000). A continuación se organiza la información ecológica en cuatro procesos que tienen implicaciones en la composición y la estructura florística de los paisajes agrícolas. Los procesos se presentan de manera separada, aunque todos están ampliamente relacionados.

2.3.1 Los gradientes abióticos

La evolución de las especies y su diversidad son producto de los factores ambientales, los cuales ocurren en una gama de escalas espaciales y temporales (Ricklefs, 1987; Collins, 1990). La heterogeneidad ambiental se ve reflejada en gradientes de variación, los cuales modifican la abundancia y distribución de los seres vivos en los paisajes naturales y agrícolas (Olson, 1995; Dale *et al.*, 2000). Diferentes comunidades vegetales en el mismo paisaje comprenden gradientes abióticos particulares, ante los cuales las especies se adaptan desigualmente en función de sus aptitudes fisiológicas e historias de vida, ocupando diferentes posiciones a lo largo de uno o varios de ellos (Whittaker, 1972; Pickett, 1976).

Desde sus inicios como disciplina científica, la ecología ha explorado los patrones y causas de la diversidad de las especies. En el siglo XIX ya se había notado una composición florística distinta de los trópicos a los polos (Pannier, 1975; Brown, 1988; Wallace, 1878 *vide* Scheiner y Rey-Benayas, 1994). En el siglo XX diversos estudios demostraron

convincientemente las relaciones de cambio florístico con respecto a fluctuaciones altitudinales y edáficas en el ambiente (Whittaker, 1965; Beals, 1969; Aide *et al.*, 1996; Lovett, 1996).

El establecimiento de las especies vegetales en zonas altitudinales elevadas está determinado fundamentalmente por el descenso de la temperatura (Humphrey, 1962; Chapin y Körner, 1996). La temperatura afecta a las plantas influyendo en sus procesos químicos, modificando principalmente el crecimiento, la respiración, la tasa fotosintética, los períodos de floración y la germinación (Daubenmire, 1974; Billings, 1977; Barbour *et al.*, 1987). Otros factores como la precipitación y la humedad operan al mismo tiempo que la temperatura al restringir el establecimiento de las especies. La ocurrencia de heladas es también un factor determinante en la distribución altitudinal de las especies (Humphrey, 1962, Barbour *et al.*, 1987).

El suelo es el medio en el que crecen las plantas terrestres. Su génesis se constituye esencialmente por una interacción del clima con la vegetación, factores que van modificando las capas superficiales del material parental a lo largo del tiempo (Humphrey, 1962; Barbour *et al.*, 1987). Generalmente, los suelos que aparecen en áreas húmedas y frías, donde crecen los bosques de coníferas y latifoliadas, son Podzoles (Fitzpatrick, 1978; Driesssen y Dudal, 1989). Esta clase de suelos arenosos pueden presentar diversos tipos que varían de acuerdo a su composición de elementos ácidos y básicos. Los Luvisoles son moderadamente ácidos con baja saturación de bases; son arcillosos, poco fértiles, y de color café grisáceo, con una profundidad de 30 a 70 cm. Las Rendzinas, por su parte, son suelos poco profundos (20 - 50 cm), pedregosos, de menor productividad que los Luvisoles; su horizonte superficial va de color negro a café oscuro, con valores de pH cercanos a neutros (Fitzpatrick, 1978; Driesssen y Dudal, 1989).

2.3.2 El disturbio antrópico

Los disturbios varían en tiempo y espacio, pudiendo generar parches en los sistemas naturales con cambios en la dinámica de sus elementos (Sousa, 1979, 1984). Antes de la aparición de la agricultura y de la ganadería, la vegetación secundaria no estaba probablemente tan ampliamente distribuida, pues sólo algunos factores naturales como los huracanes y tormentas la promovían cuando ocasionaban incendios, derribo de árboles e inundaciones. En la actualidad la vegetación secundaria de áreas agrícolas muestra una amplia variedad de estrategias ecológicas que aprovechan la variedad de espacios creados cuando la inestabilidad ambiental mantiene la vegetación en un estado transitorio (Gómez-Pompa, 1971, Miles, 1979; Altieri, 1988).

Cuando un fragmento de bosque es convertido a un campo agrícola, generalmente la vegetación original es destruida y el sitio está sujeto a una perturbación continua (Brown y Lugo, 1990). Aunque la diversidad de especies incrementa gradualmente conforme la comunidad secundaria se desarrolla (Ramakrishnan, 1988; Gliessman, 1990; Olson, 1995; Fujisaka *et al.*, 2000), la velocidad de este proceso depende del grado de destrucción (Sousa, 1984), de los propágulos de vegetación original que aún subsistan en el área contigua y en el banco de semillas del mismo sitio (Shmida y Wilson, 1985; Purata, 1986; Dunning *et al.*, 1992; Ramírez-Marcial *et al.*, 1992) y de los vectores de dispersión (Macdonald y Smith, 1990; Marshall y Hopkins, 1990). En esos sitios las especies pioneras dominan la comunidad vegetal (Gómez-Pompa, 1971; Grubb, 1987; Caamal y Del Amo, 1986; Altieri, 1988; Espinosa-García y Sarukhán, 1997) y se aclimatan al ambiente, balanceando la distribución de sus recursos y energía entre los procesos fisiológicos y los componentes de biomasa a lo largo de su historia de vida (Holt, 1988; Bazzaz, 1996).

La introducción de animales de pastoreo en una región que nunca antes había estado sujeta a ese tipo de herbivoría constituye otro tipo de disturbio que puede reducir también la diversidad de especies nativas (Hobbs y Huenneke, 1992; Pakeman *et al.*, 1998). Lo mismo puede ocurrir con el uso intensivo de agroquímicos en áreas de cultivo (Toky y Ramakrishnan, 1983; Boutin y Jobin, 1998).

Los disturbios pueden mantener o incrementar la diversidad biológica al nivel de paisaje (Dale *et al.*, 2000). La diversidad será mayor cuando los patrones y las frecuencias de los disturbios ocurran en medidas similares a las de su historia de perturbación (Sousa, 1984; Hobbs y Huenneke, 1992; Given, 1994). Muchas especies necesitan de un lapso suficientemente amplio para reproducirse; si otro disturbio llega antes de que las especies alcancen esa etapa de su vida, entonces no existirán los propágulos necesarios para recolonizar el sitio. Como resultado, la permanencia de las especies pioneras se extenderá, ya que el período de latencia como semillas así lo asegura (Grime, 1973; Saxena y Ramakrishnan, 1984). Pocas especies podrán persistir frente a disturbios frecuentes e intensos, mientras que otras pocas se mantendrán a falta de disturbios. Por el contrario, una región que comprenda hábitats en diversos estados sucesionales, mantenidos por una frecuencia e intensidad intermedia de disturbios, estará constituida por una elevada cantidad de especies pioneras, intermedias y tardías de la sucesión (Grime, 1977; Connell, 1978; Hobbs y Huenneke, 1992).

2.3.3 La sucesión secundaria

La sucesión secundaria es un proceso ecológico de particular relevancia en áreas agrícolas (Dale *et al.*, 2000), puesto que ella da lugar a diversos agrohábitats en estados transitorios, entre etapas tempranas y maduras de regeneración. Esta variedad de estados serales provoca un complejo gradiente de condiciones físicas y biológicas (Olson y Francis, 1995). Al

igual que en los sistemas naturales, la expresión de la sucesión en paisajes agrícolas es una función de la naturaleza del disturbio (Sousa, 1984), de la disponibilidad de especies y sus vectores de dispersión (Purata, 1986; Macdonald y Smith, 1990), del desarrollo diferencial de las mismas (Drury y Nisbet, 1973; Miles, 1979) y de las condiciones físicas del medio (Collins, 1990).

El proceso de sucesión ecológica se entiende usualmente como el cambio o reemplazo, a través del tiempo, en la composición de especies en una comunidad dada después de haber sido perturbada (Drury y Nisbet, 1973; Connell y Slatyer, 1977; Margalef, 1978). El recambio de especies, cuando el hábitat es productivo, empieza por una comunidad dominada en su mayoría de plantas herbáceas, seguida por una vegetación arbustiva y concluyendo en bosques de árboles maduros (Bazzaz, 1996; Ricklefs y Miller, 2000). Conforme progresa la sucesión, el estrés ambiental disminuye, se incrementa la diversidad estructural y funcional, aumentan las especies con ciclos de vida más largos, y el sistema adquiere mayor resiliencia (Odum, 1969; Whittaker, 1975; Pickett, 1976; Grime, 1977). Sin embargo, cuando las comunidades están dominadas por unas pocas especies, como sucede en los bosques de clima templado (Auclair y Goff, 1971; Pickett, 1976; Margalef, 1978), la diversidad de especies puede alcanzar su punto más alto en aquellas comunidades serales intermedias donde existe una combinación de organismos tolerantes e intolerantes a la sombra (Bazzaz, 1975, 1996; Zobel, 1992).

La tolerancia fisiológica, la historia de vida y la competencia limitan la amplitud de condiciones sucesionales que puede ocupar cada especie (Miles, 1979). En agrohábitats sucesionalmente jóvenes, las poblaciones de hierbas de afinidad sucesional pionera o temprana (Grime, 1977) pueden alterar las condiciones desfavorables del medio (Chacón y Gliessman, 1982; Altieri, 1988) y permitir a las especies menos tolerantes invadir e iniciar el proceso de facilitación o de reemplazo florístico hacia comunidades maduras, donde las relaciones de

competencia juegan un papel importante (Connell y Slatyer, 1977; Ramírez-Marcial *et al.*, 1998). Por otro lado, durante las fases iniciales de la sucesión pueden establecerse algunas especies primarias, que conforme avanza el tiempo tomarán el dominio del hábitat y de sus recursos (Egler, 1954 *vide* Drury y Nisbet, 1973; Connell y Slatyer, 1977).

2.3.4 La fragmentación forestal

La fragmentación en un paisaje agrícola es una consecuencia de los disturbios producidos por las actividades productivas de los humanos (Mann y Plummer, 1993). El hábitat original es reducido a pequeños fragmentos o remanentes, que de una u otra forma se van aislando en una matriz de campos manejados intensivamente (Harris, 1984; Opdam, 1990; Saunders *et al.*, 1991, Ochoa-Gaona, 2000). Los distintos agrohábittats generados por la fragmentación mantienen condiciones físicas y bióticas que están relacionadas con el régimen del disturbio recurrente (Dale *et al.*, 2000). Sus elementos biológicos y físicos continuamente van alterando su organización estructural, obligando a las especies a migrar o establecerse de acuerdo a sus rasgos evolutivos (Pickett, 1976).

La fragmentación del paisaje es un factor importante en la riqueza regional de especies (Quinn y Harrison, 1988). El tamaño, la forma y la relación espacial entre los diferentes agrohábittats son factores que influyen en la dinámica del paisaje, determinando la perpetuación de las especies residentes, ya que alteran los eventos de reproducción y dispersión (Turner, 1989; Bunce y Howard, 1990; Saunders *et al.*, 1991; Freidenburg, 1998). Un paisaje agrícola comprenderá una mezcla de especies favorecidas por el actual uso de suelo con remanentes de especies favorecidas por ambientes previos. Estas últimas especies pueden estar representadas sólo por individuos maduros y no regenerarse bajo el actual uso del suelo (Wilson, 1990).

La diversidad biológica no necesariamente declina con la fragmentación del paisaje. Un paisaje compuesto de varios agrohábitats puede mantener más especies y una alta diversidad de procesos ecológicos que una gran área conformada por agrohábitats iguales (Burnett *et al.*, 1998; Nichols *et al.*, 1998). Además, la diversidad puede potencialmente incrementarse en sistemas fragmentados donde las especies invasoras y de borde pueden establecerse (Hobbs y Huenneke, 1992). Sin embargo, seguramente la diversidad original disminuirá (Saunders *et al.*, 1991).

2.4. Objetivo general

Documentar las relaciones de la vegetación de los agrohábitats en Los Altos de Chiapas y analizar algunos factores físicos y ecológicos que pudieran determinar su diversidad.

2.4.1. Objetivos particulares

1. Estimar valores y detectar patrones espacio-temporales de la riqueza (S), la diversidad (H'), la equidad (J') y la dominancia (D) florística en función del agrohábitat (milpa, barbecho, pastizal, matorral o acahual), su tipo de suelo (Luvisol o Rendzina), su posición altitudinal (1770 - 2150 m o 2240 - 2530 m) y su matriz adyacente más o menos arbolada (agrícola o forestal).
2. Establecer un posible gradiente de relación florística entre los agrohábitats a través del cálculo de índices de similitud.
3. Proponer estrategias que incorporen principios ecológicos en las prácticas de uso del suelo en Los Altos de Chiapas, con el fin de contribuir a la sustentabilidad de los sistemas productivos y de los recursos naturales.

2.5. Hipótesis

Si la composición y la estructura biológica de un paisaje agrícola es un producto de las interacciones entre los factores ambientales y los regímenes del disturbio antrópico, entonces se esperan diferencias marcadas en la riqueza, la diversidad, la equidad y la dominancia florística de un agrohábitat a otro dependiendo de: (1) su uso del suelo y edad seral, (2) las afinidades fisiológicas y de historias de vida de las plantas para responder a diferencias altitudinales y edáficas, y (3) al aporte de propágulos generados por el tipo de matriz circundante. Por lo tanto, es de esperar que: (1) la diversidad florística será mayor en los agrohábitats donde la influencia del hombre no es permanente, como los barbechos, matorrales y acahuales. Las milpas y pastizales donde los deshierbes y el pastoreo, respectivamente, determinan la sobrevivencia de las especies vegetales habrán de consistir de una diversidad menor (Hobbs y Huenneke, 1992); (2) la composición florística será menos diversa en los agrohábitats ubicados a mayor altitud, y más diversa en los agrohábitats localizados en altitudes menores, donde la magnitud y la frecuencia de heladas disminuye (Humphrey, 1962; Barbour *et al.*, 1987); (3) la diversidad florística de agrohábitats ubicados en Luvisoles será mayor que la de agrohábitats localizados en suelos réndzicos, pues los primeros suelos contienen mayor cantidad de materia orgánica y son menos propensos a erosionarse que los segundos (Driessen y Dudal 1989); (4) la diversidad florística de los agrohábitats adyacentes a matrices forestales será mayor que la diversidad en agrohábitats inmersos en matrices agrícolas, donde seguramente la dispersión de semillas de especies forestales no tendrán alcance sobre estos espacios (Shmida y Wilson, 1985; Purata, 1986; Dunning *et al.*, 1992); y (5) la diversidad florística varíe si ocurren efectos asociados entre las posibles combinaciones de niveles de los cuatro factores escogidos.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en 21 comunidades pertenecientes a cinco municipios del centro de Los Altos de Chiapas: San Cristóbal de Las Casas, Tenejapa, Oxchuc, Huistán y Teopisca (Cuadro 1). Las comunidades se localizaron entre los paralelos 16° 35' y 16° 49' de latitud norte y entre los meridianos 92° 21' y 92° 39' de longitud oeste (Fig. 2).

Al igual que en las demás regiones fisiográficas del estado, la región de Los Altos de Chiapas incluye una gran diversidad de elementos físicos y biológicos, producto de la irregularidad del relieve, la posición latitudinal y la continentalidad con respecto a los océanos Pacífico y Atlántico (Ramos-Maza, 1994). A esta región (1500 - 2850 m) se le caracteriza como un altiplano con valles intermontanos, con un paisaje cárstico de topografía montañosa y accidentada (Müllerried, 1957; Mera-Ovando, 1989), constituida primordialmente de roca caliza del Terciario cubierta por suelos arcillosos (principalmente Luvisoles, Rendzinas y Acrisoles) no muy profundos (30 - 100 cm). La composición de la cobertura vegetal estuvo integrada originalmente por bosques de encino, pino, pino-encino, pino-encino-liquidambar y bosques de neblina (Miranda, 1952; Berlin *et al.*, 1974; Broedlove, 1981; González-Espinosa *et al.*, 1995). Se ubica en el centro de Chiapas (paralelos 16° 30' - 17° latitud norte y meridianos 92° - 93° latitud oeste), ocupa una superficie aproximada de 11000 km², y presenta el clima templado subhúmedo Cwbg (García, 1987) con una temperatura media anual de 13 - 17°C y una precipitación media anual de 1100 - 1600 mm. Este clima se define como estacional con una época de lluvias (más del 85% de las lluvias ocurren entre mayo y octubre) y una de secas entre los meses de invierno y primavera (noviembre - abril), durante los cuales pueden ocurrir heladas nocturnas (noviembre-febrero).

Cuadro 1. Número en mapa (ver Fig. 2), tipo de suelo, altitud, localización geográfica y número de agrohábitats evaluados por comunidad.

No.	Municipio	Comunidad	Suelo	Altitud (m)	Latitud	Longitud	Agrohábitats
1	Huistán	Adolfo López Mateos	Rendzina	2200	16°45'	92°26'	3
2	Huistán	Buenavista	Rendzina	2090	16°44'	92°23'	2
3	Huistán	Cabecera Huistán	Luvisol	1950	16°43'	92°27'	3
4	Huistán	Carmen Yalchuch	Luvisol	2070	16°38'	92°21'	17
5	Huistán	Jocosic	Luvisol	2380	16°46'	92°27'	2
6	Huistán	Los Pozos	Luvisol	2300	16°37'	92°26'	3
7	Huistán	Naakil	Rendzina	2040	16°44'	92°21'	12
8	Huistán	Oquem	Luvisol	2330	16°44'	92°29'	1
9	Huistán	Rancho Merced Bazom	Luvisol	2390	16°45'	92°29'	17
10	Huistán	San Andrés Puerto Rico	Luvisol	1870	16°46'	92°26'	3
11	Huistán	Tzá Aquilom	Luvisol	1810	16°42'	92°25'	1
12	Huistán	Zitim	Luvisol	2260	16°39'	92°22'	2
13	Oxchuc	Pacbilná	Rendzina	1860	16°49'	92°22'	8
14	San Cristóbal de Las Casas	Mitzitón	Rendzina	2440	16°39'	92°32'	21
15	San Cristóbal de Las Casas	San Andrés Buenavista	Rendzina	2270	16°40'	92°39'	3
16	San Cristóbal de Las Casas	Yashtinín	Luvisol	2350	16°39'	92°27'	1
17	Tenejapa	Winiktón	Luvisol	2070	16°49'	92°29'	2
18	Teopisca	Balhuitz	Rendzina	2400	16°37'	92°29'	1
19	Teopisca	Campo Grande	Rendzina	1870	16°35'	92°34'	2
20	Teopisca	Chichihuistán	Rendzina	2030	16°36'	92°34'	3
21	Teopisca	Tzajalhá	Rendzina	2390	16°36'	92°27'	2

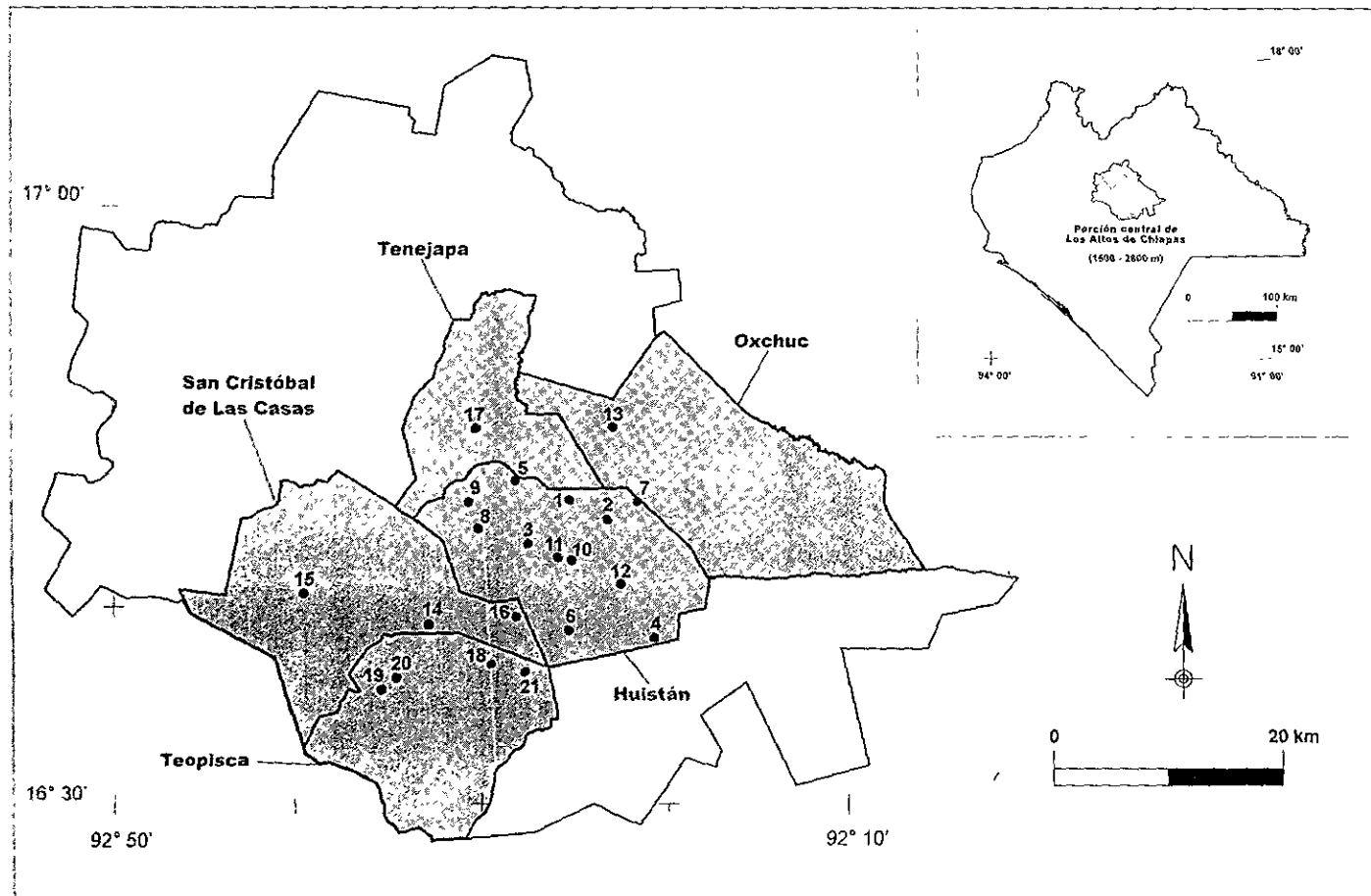


Fig. 2. Comunidades rurales de la porción central de Los Altos de Chiapas donde se efectuaron los levantamientos florísticos (ver detalles en Cuadro 1).

3.2. Factores evaluados

Se seleccionaron cuatro factores: el agrohábitat, con cinco niveles (milpa, barbecho, pastizal, matorral y acahual), la altitud, con dos bandas altitudinales como niveles (1770 - 2150 m y 2240 - 2530 m), la matriz adyacente a cada parcela, más o menos arbolada (agrícola y forestal) y el tipo de suelo (Luvisoles y Rendzinas). Los cinco niveles del factor agrohábitat fueron distinguidos por el reconocimiento fisonómico de sus comunidades vegetales según su edad seral. La posición altitudinal se estableció a través de un altímetro marca Thommen. Los dos niveles del factor edáfico fueron definidos en mapas escala 1:250000 (INEGI, 1994). Aunque existen otros suelos en la región (Acrisoles, Regosoles, Litosoles y Andosoles; Pool-Novelo, 1997), los dos tipos elegidos en este trabajo son los de más amplia distribución. Finalmente, la clase de matriz adyacente a cada parcela o agrohábitat se obtuvo de forma cualitativa bajo los siguientes criterios: un recorrido alrededor de la parcela de interés permitió observar el o los tipos de agrohábitats que la limitaban. La matriz fue considerada como forestal si la mayor parte (3/4) de los agrohábitats fronterizos eran matorrales, acahuals y(o) bosques sucesionalmente intermedios o maduros con una extensión de por lo menos 100 m desde el borde de la parcela. Por el contrario, si la parcela a evaluar estaba circundada en su mayoría por agrohábitats de edad sucesional temprana (cultivos, pastizales, barbechos), por solares y(o) por asentamientos humanos, entonces la matriz era identificada como agrícola. Para corroborar la clase de matriz asignada se trazó sobre fotografías aéreas del INEGI de 1991 y 1996 (escala 1:75000) un área circular centrada en cada parcela con un radio de 200 m, cubriendo una superficie aproximada de 4 ha alrededor de ella. De esta manera se pudo evaluar el porcentaje de cobertura arbolada que contenía el área circundante a cada agrohábitat. Si el área arbolada comprendida dentro de dicha superficie circular rebasaba el 50 %, entonces se confirmaba su

clasificación de campo como matriz forestal. Un porcentaje menor a 50% confirmaba una matriz agrícola.

3.3. Diseño de muestreo

El muestreo empleado siguió un diseño factorial, el cual permite el análisis de la información revelando qué tan independientes o dependientes son los efectos de un factor en relación a los efectos de otro u otros factores (Steel *et al.*, 1997; Underwood, 1997). El diseño de muestreo incluyó las 40 posibles combinaciones de los niveles de los cuatro factores, representados por 2 ó 3 repeticiones independientes (sólo tres combinaciones del agrohábitat barbecho y todas las del agrohábitat matorral tuvieron dos repeticiones en lugar de tres) que sumaron un total de 109 parcelas evaluadas. La combinación de los factores (tratamientos) aseguraron la ortogonalidad del diseño (Cuadro 2), que es la propiedad de que cada nivel de un factor esté presente en el diseño en combinación con cada nivel de otro factor, o con cada combinación de niveles de otros factores si hay más de dos factores (Underwood, 1997).

La mayor parte de las parcelas fueron localizadas con el apoyo de los pobladores pertenecientes a las zonas de estudio y del personal técnico de ECOSUR. También se utilizaron fotografías aéreas del INEGI (escala 1:75000) de 1991 y 1996, mapas topográficos escala 1:50000 (INEGI, 1994) y un mapa construido con el programa ARC VIEW GIS (versión 3.1), que sobrepuso los dos niveles de altitud y los dos tipos de suelo a partir de cartas topográficas y edafológicas de la región.

3.4. Inventarios florísticos

Los atributos considerados para evaluar la composición y la estructura florística de cada parcela de estudio en su estrato bajo y en su estrato alto fueron la riqueza, la cobertura y la

Cuadro 2. Combinaciones de tratamientos que demuestra la ortogonalidad entre los niveles de los factores de estudio. Suelo (Luvisol o Rendzina), Altitud (1770 - 2150 m o 2240 - 2530 m), Matriz (Agrícola o Forestal) y Agrohábitat (Milpa, Barbecho, Pastizal, Matorral o Acahual).

Agrohábitat	(1) Luvisol				(2) Rendzina			
	(1) 1770 - 2150 m		(2) 2240 - 2530 m		(1) 1770 - 2150 m		(2) 2240 - 2530 m	
	(1) Agrícola	(2) Forestal	(1) Agrícola	(2) Forestal	(1) Agrícola	(2) Forestal	(1) Agrícola	(2) Forestal
(1) Milpa	1111	1121	1211	1221	2111	2121	2211	2221
(2) Barbecho	1112	1122	1212	1222	2112	2122	2212	2222
(3) Pastizal	1113	1123	1213	1223	2113	2123	2213	2223
(4) Matorral	1114	1124	1214	1224	2114	2124	2214	2224
(5) Acahual	1115	1125	1215	1225	2115	2125	2215	2225

frecuencia de las especies (Barbour *et al.*, 1987; Magurran, 1988). El número de especies diferentes en cada parcela representó la riqueza (S). La cobertura se estimó visualmente con cinco categorías porcentuales, de acuerdo a la tabla de clases de cobertura-abundancia de Braun-Blanquet (Shimwell, 1971; Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Las cinco categorías empleadas en cada cuadro de muestreo por parcela comprendieron de 0 - 5 %, 6 - 25 %, 26 - 50 %, 51 - 75 % y 76 - 100 % de cobertura. La frecuencia de las especies por parcela se obtuvo al dividir el número de cuadros de muestreo donde apareció cada especie entre el total de cuadros dentro de la parcela.

3.4.1 Inventario del estrato bajo

El muestro en este estrato incluyó todas las especies de hierbas, pastos, helechos, bejucos (herbáceos y leñosos) y plántulas e individuos juveniles de arbustos y árboles menores de 1.6 m de altura. Para evaluar los atributos de riqueza, cobertura y frecuencia de las especies en cada parcela se muestro un área total de 5 m² dividida en 20 cuadros de 0.5 x 0.5 m (Fig. 3), buscándose un muestro representativo de la parcela. Los 20 cuadros de muestro estuvieron repartidos equitativamente en cuatro grupos lineales con una distancia mínima entre cada grupo de 5 m (generalmente > 10 m). A su vez, los cinco cuadros incluidos en cada grupo lineal estuvieron separados 0.5 m entre sí. El arreglo de los grupos lineales fue subjetivo en función del tamaño de la parcela y la representatividad de la composición de especies. El muestro se ubicó en la parte central de la parcela, dejando como mínimo 10 m de distancia al borde para evitar registrar las especies del ecotono.

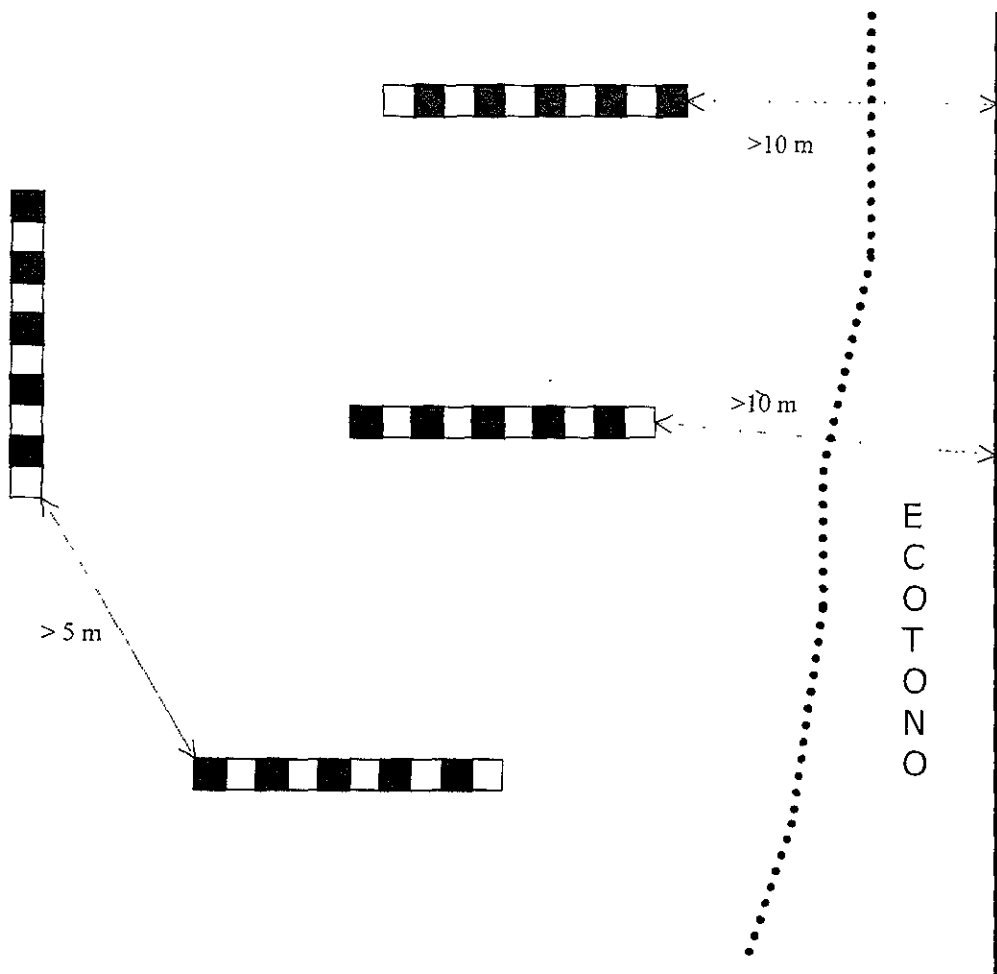


Fig. 3. Disposición espacial de los cuadros de muestreo (áreas sombreadas, 0.5 x 0.5 m) en el estrato bajo. El esquema ejemplifica una parcela de un agrohábitat cualquiera. La línea más extrema a la derecha representa el borde de la parcela. El ecotono se define como una zona de transición entre dos o más hábitats con una extensión por lo común más angosta que las áreas de los hábitats adyacentes.

3.4.2 Inventario del estrato alto

Aquí se registraron las especies de todos los árboles y arbustos, además de los helechos, bejucos y hierbas mayores de 1.5 m de altura. Se muestrearon cuatro cuadros de 5 x 10 m con una distancia mínima entre cada uno de 5 m (Fig. 4). La ubicación de los cuadros de muestreo y la lejanía mínima al borde dentro de cada parcela fue similar a la empleada para el caso del estrato bajo.

3.5. Determinación botánica

El muestreo se realizó durante los meses de agosto a noviembre de 1999, período del año en el cual gran parte de las especies herbáceas muestran sus estructuras florales bien desarrolladas, necesarias para una adecuada determinación botánica. Gran parte de las especies registradas en el estudio estuvieron previamente representadas por ejemplares de herbario en El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. Muchas especies fueron determinadas en el campo con el apoyo del personal técnico de ECOSUR, tomando como base dos listados florísticos (Breedlove, 1986; González-Espinosa *et al.*, 1997). La determinación de plántulas, individuos juveniles e individuos adultos de las especies fue posible debido a la familiaridad de los técnicos con la flora de la región. Se prepararon pequeños catálogos, formados con láminas de papel filtro sobre las cuales se montaron hojas y flores de las especies desconocidas o morfotipos de las parcelas de cada agrohábitat de estudio. Los catálogos se trasladaron al herbario de ECOSUR o al Herbario Nacional (MEXU) en la UNAM, donde posteriormente fueron determinados los morfotipos con cotejo de material de herbario por expertos botánicos o utilizando claves (Standley, 1920 – 1926; Standley y Steyermark, 1946 – 1966; Standley y Williams, 1961 – 1975; Sánchez-Sánchez, 1969; Hitchcock, 1971; Gentry y Standley, 1974; Nash y Williams, 1976; Rzedowski y Calderón-De Rzedowski, 1979,

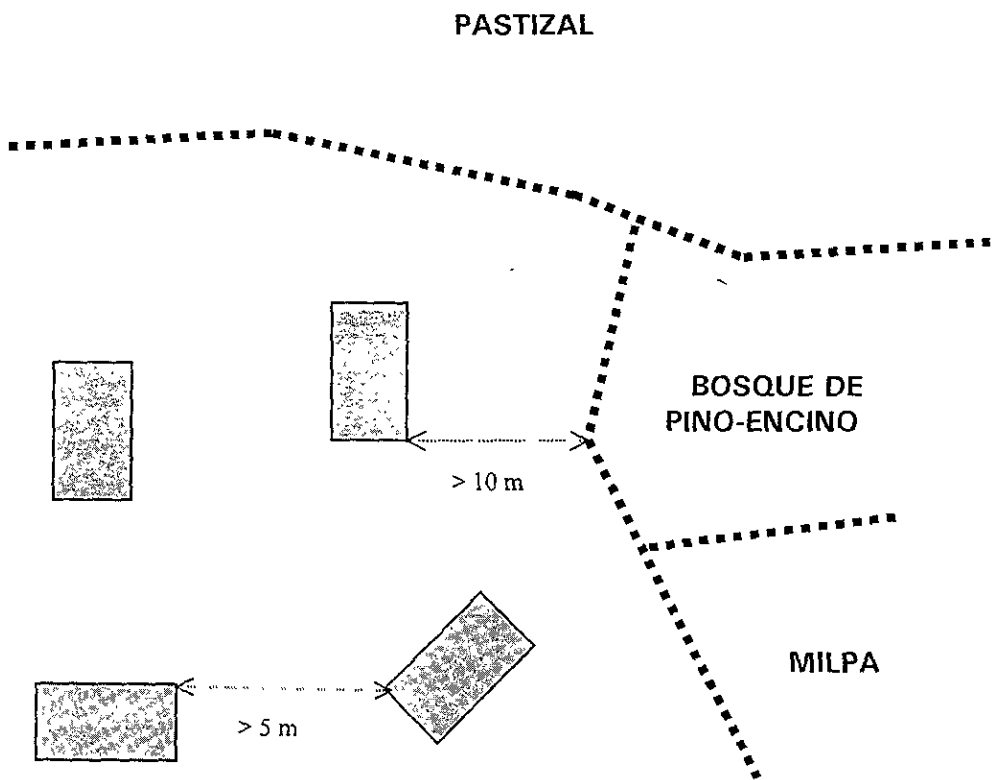


Fig. 4. Disposición espacial de los cuadros de muestreo (áreas sombreadas, 5 x 10 m) para el estrato alto. La figura representa un matorral rodeado por otros agrohábittats, cada uno con su borde particular.

1985 y 1990; Smith, 1981; Davidse *et al.*, 1994; Espinosa-García y Sarukhán, 1997). Las especies de Pinaceae fueron reconocidas con base en Farjon y Styles (1997), mientras que la sinonimia de *Quercus* spp. fue indicada por el Dr. Dennis E. Breedlove (com. pers.). La información sobre nomenclatura, gremio y el origen (exótica o no) fue corroborado con la literatura arriba citada y con González-Espinosa *et al.* (1997). Además, se consultó el estado en peligro de extinción de cada especie en Walker y Gillett (1998).

3.6. Análisis

Se crearon nueve matrices de similitud florística utilizando el índice de Jaccard de presencia-ausencia de especies (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974; Magurran, 1988). Una matriz se construyó con los datos del total de especies registradas por agrohábitat. Cuatro matrices se elaboraron con las especies totales registradas en cada clase de matriz circundante y en cada banda altitudinal por agrohábitat, y las otras cuatro matrices fueron producidas sólo con el total de especies herbáceas (anuales o bienales y perennes) de cada agrohábitat correspondiente a cada una de las dos condiciones de altitud y de las dos clases de matriz adyacente. Además, se aplicó la prueba de hipótesis no paramétrica de Wilcoxon-Mann-Whitney (Siegel y Castellan, 1995) a las medias de similitud florística del total de especies y del total de especies herbáceas de los agrohábitats de las condiciones del factor altitud y de las condiciones del factor matriz. El propósito fue definir si existían diferencias significativas de similitud florística entre las condiciones de cada factor.

Por otro lado, la categoría de cobertura de cada especie por cuadro de muestreo fue reemplazada por su valor intermedio correspondiente (0 – 5 % = 2.5 %, 6 – 25 % = 15 %, 26 – 50 % = 37.5 %, 51 – 75 % = 62.5 %, 76 – 100 % = 87.5 %; Daubenmire, 1968). Después, se sumaron los valores de cobertura y de frecuencia de todas las especies para estimar el valor

absoluto de cobertura (CB) y el valor absoluto de frecuencia (FR) de cada especie por parcela. Con estos dos valores se obtuvo el valor de importancia absoluto ($VI = CB + FR / 2$) para cada especie por parcela. Sobre este valor se estimaron los índices de diversidad ($H' = -\sum p_i \ln p_i$) y de equidad ($J' = H' / \ln S$) de Shannon y el índice de dominancia de Simpson ($D = \sum p_i^2$) por parcela (Pielou, 1975; Magurran, 1988; Krebs, 1999).

La riqueza de familias (Fam) y la riqueza de especies (S_i) reuniendo ambos estratos, más la riqueza de especies (S) y los índices de H' , J' y D para cada estrato se analizaron estadísticamente por medio del análisis de varianza (ANDEVA) factorial para detectar un posible efecto de interacción o efecto principal entre los cuatro factores (Steel *et al.*, 1997; Underwood, 1997). Posteriormente, se efectuaron comparaciones múltiples con las medias de los datos de los agrohábittats con el uso de la prueba de Tukey. Los análisis estadísticos fueron realizados con el paquete SPSS, version 10.

4. RESULTADOS

4.1. Composición florística

El estrato bajo y el estrato alto en los sitios evaluados comprendieron un total de 90 familias, 313 géneros y 571 especies (Cuadro 3). El Anexo 1 muestra la lista completa de especies por familia incluyendo 25 morfotipos que fue imposible identificar al nivel de especie, 10 de ellos al nivel de género y uno al nivel de familia.

Las Dicotyledoneae incluyeron más familias (74), más géneros (228) y más especies (424) que las Monocotyledoneae (10 familias, 72 géneros, 125 especies), las Pteridophyta (4 familias, 10 géneros, 13 especies) y las Gymnospermae (2 familias, 3 géneros, 9 especies; Anexo 1). Aunque únicamente el grupo Gymnospermae no apareció en las milpas, probablemente debido a las prácticas agrícolas de desmonte y a las nulas o escasas capacidades de rebrote de sus especies, el resto de los grupos sí estuvieron presentes en todos los agrohábitats.

Se reconocieron además las especies ubicuas en todos los agrohábitats, conjunto mayor (95 especies) que los conformados por las especies exclusivas en cada agrohábitat (Cuadro 3). La mayor parte de este total de ubicuidad correspondió a las hierbas perennes (63%) y a las plantas anuales y bienales (23%), destacando las especies *Dichondra sericea*, *Oxalis corniculata*, *Hedyotis serpyllacea*, *Cyperus hermaphroditus*, *Aegopogon cenchroides*, *Dichanthelium laxiflorum*, *Gnaphalium americanum*, *C. chartaceum* y *Prunella vulgaris* con promedios del VIR mayores al 1% en por lo menos tres agrohábitats (Anexo 1). Los acahuales mostraron más especies únicas (74) que los matorrales (47), las milpas (38), los barbechos (38) y los pastizales (21, Cuadro 3). Las hierbas anuales, bienales y perennes representaron la mayor proporción de las especies exclusivas de los pastizales, milpas y barbechos (90, 88 y 84%, respectivamente), mientras que los gremios de arbustos, árboles del interior o subdosel y árboles del dosel

Cuadro 3 Composición florística en agrohábitats de la porción central de Los Altos de Chiapas.

Conjunto Florístico	Milpa	Barbecho	Pastizal	Matorral	Acahual	Total
Familias	60	56	44	69	75	90
Géneros	197	197	139	209	212	313
Especies	277	290	195	321	328	571
Especies en el estrato bajo	277	290	195	270	281	521
Especies en el estrato alto	—	—	—	119	144	177
Especies exóticas	17	13	15	12	8	24
Especies exclusivas	38	38	21	47	74	218
Especies ubicuas	95	95	95	95	95	95

completaron el 55% y el 66% de las especies exclusivas correspondientes a matorrales y acahuales, respectivamente. Se encontró además que las hierbas perennes fueron el gremio más abundante (43% del total de especies), sobresaliendo primordialmente en barbechos (Cuadro 4). Resaltaron después los arbustos (21%), especialmente en acahuales y matorrales; las hierbas anuales o bienales (19%) en milpas; los árboles del interior (6%) en acahuales; los bejucos (5%) en matorrales, acahuales y milpas; los árboles del dosel (4%) en acahuales; y finalmente los helechos (2%) en barbechos, matorrales y acahuales.

Las familias que incluyeron un mayor número de especies (Cuadro 5) fueron Asteraceae (116), Poaceae (64), Fagaceae (35), Lamiaceae (24), Cyperaceae (21), Rosaceae (17), Rubiaceae (15), Euphorbiaceae (14), Solanaceae (14) y Apiaceae (12), las cuales comprendieron el 57% del total de especies reportadas. Ninguna familia de Gymnospermac mostró un solo género, mientras que 24 de las 27 familias monogenéricas encontradas correspondieron al grupo Dicotyledonac (Anexo I).

El número de especies por familia fue distinto en cada agrohábitat (Cuadro 5). En general, las familias Asteraceae, Poaceae, Fabaceae y Lamiaceae comprendieron la mayor parte de la riqueza de especies en todos los agrohábitats. Además, la familia Cyperaceae contuvo más especies en los pastizales. Las milpas incluyeron más especies de las familias Fabaceae, Apiaceae, Caryophyllaceae, Commelinaceae, Brassicaceae y Convolvulaceae. Por su parte, las familias Poaceae, Euphorbiaceae y Polypodiaceae mantuvieron más especies en los barbechos. Dentro de los matorrales las familias representadas con más especies fueron Asteraceae y Rosaceae. En los acahuales las familias Rosaceae, Rubiaceae, Solanaceae, Fagaceae, Pinaceae y Ericaceae concentraron la mayor riqueza de especies.

Cuadro 4. Frecuencia de gremios por cada agrohábitat estudiado

Gremio	Milpa	Barbecho	Pastizal	Matorral	Acahual	Total
Anuales y bienales	78	66	51	52	40	109 (19%)
Hierbas perennes	138	156	120	132	129	247 (43%)
Bejucos	17	13	7	17	17	30 (5%)
Helechos	5	8	3	7	7	13 (2%)
Arbustos	28	33	11	78	88	118 (21%)
Arboles del interior o subdosel	7	7	1	23	30	35 (6%)
Arboles del dosel	4	7	2	12	17	19 (4%)
Total	277	290	195	321	328	571 (100%)

Cuadro 5 Número de especies de las familias mejor representadas (> 5 especies en total) por agrohábitat.

Familia	Milpa	Barbecho	Pastizal	Matorral	Acahual	Total
Asteraceae	56	63	42	79	75	116
Poaceae	33	41	30	28	31	64
Fagaceae	22	19	15	20	18	35
Lamiaceae	15	14	8	13	15	24
Cyperaceae	5	9	10	8	7	21
Rosaceae	7	10	8	14	14	17
Rubiaceae	8	8	4	9	10	15
Euphorbiaceae	7	11	6	9	5	14
Solanaceae	5	6	1	5	9	14
Apiaceae	8	6	5	6	7	12
Polypodiaceae	2	5	2	4	4	9
Verbenaceae	5	3	3	5	5	9
Commelinaceae	7	6	4	5	2	9
Iridaceae	5	6	4	4	4	9
Pinaceae	0	3	1	4	6	7
Caryophyllaceae	7	5	6	5	2	8
Scrophulariaceae	4	4	3	2	2	8
Liliaceae	4	5	3	4	5	8
Fagaceae	3	4	1	5	7	7
Convolvulaceae	5	4	3	2	2	6
Brassicaceae	5	2	1	0	0	6
Ericaceae	0	2	0	4	5	6
Onagraceae	3	4	3	4	4	6
Total	216	240	163	239	239	430

4.1.1 Composición florística del estrato bajo

En el estrato bajo se hallaron 521 especies. Los matorrales y los acahuales en este estrato registraron en total 270 y 281 especies, respectivamente; cifras similares a la de barbechos (290 especies) y milpas (277 especies; Cuadro 3).

Se detectaron las especies más importantes (promedio del VIR > 1%) dentro de este estrato por cada agrohábitat. En las milpas se encontraron 26 especies importantes (en orden descendente a partir de cada sinusia): 13 hierbas anuales y bienales (*Galinsoga quadriradiata*, *Jaegeria hirta*, *Gnaphalium americanum*, *Drymaria villosa*, *Simsia amplexicaulis*, *Gnaphalium chartaceum*, *Bidens bicolor*, *Conyza coronopifolia*, *Bidens pilosa*, *Castilleja arvensis*, *Poa annua*, *Commelina coelestis* var. *bourgaeaui* y *Daucus montanus*), 12 hierbas perennes (*Tripgandra purpurascens*, *Oxalis corniculata*, *Arthraxon quartianus*, *Oxalis alpina*, *Aegopogon cenchroides*, *Cyperus hermaphroditus*, *Dichondra sericea*, *Spilanthes oppositifolia*, *Hypoxis decumbens*, *Hedyotis serpyllacea*, *Lobelia sartorii* y *Alchemilla pringlei*) y una Pteridophyta (*Pteridium aquilinum*).

En los barbechos se identificaron 25 especies importantes (el mismo orden descendente que en las milpas): ocho hierbas anuales y bienales (*Gnaphalium chartaceum*, *G. americanum*, *Conyza coronopifolia*, *Commelina coelestis* var. *bourgaeaui*, *Bidens pilosa*, *Galinsoga quadriradiata*, *Simsia amplexicaulis* y *Conyza canadensis*), 14 hierbas perennes (*Hedyotis serpyllacea*, *Aegopogon cenchroides*, *Lepechinia schiedeana*, *Oxalis corniculata*, *Dichanthelium laxiflorum*, *Cyperus hermaphroditus*, *Dichondra sericea*, *Ambrosia cumanensis*, *Panicum sphaerocarpon* var. *sphaerocarpon*, *Setaria geniculata*, *Hypoxis decumbens*, *Alchemilla pringeli*, *Plantago australis* y *Stipa ichu*), un bejuco (*Phaseolus coccineus*), un helecho (*Pteridium aquilinum*) y un arbusto (*Desmodium amplifolium*).

Por su parte, fueron importantes 28 especies en los pastizales (en orden descendente a partir de cada sinusia, al igual que en los otros agroh bitats). cinco hierbas anuales y bienales (*Fimbristylis dichotoma*, *Prunella vulgaris*, *Tagetes filifolia*, *Gnaphalium americanum* y *Drymaria villosa*), 22 hierbas perennes (*Axonopus ater*, *Hedyotis serpyllaceae*, *Pennisetum clandestinum*, *Dichondra sericea*, *Trifolium amabile*, *Arthraxon quartinianus*, *Sporobolus indicus*, *Aegopogon cenchroides*, *Oxalis corniculata*, *Viola nannei*, *Setaria gemculata*, *Paspalum jaliscanum*, *Kyllinga odorata*, *Spilanthes oppositifolia*, *Plantago australis*, *Cuphea aequipetala*, *Hypoxis decumbens*, *Ranunculus petiolaris*, *Axonopus furcatus*, *Dichanthelium laxiflorum*, *Bulbostylis juncoides* y *Alchemilla pringlei*) y un bejuco (*Cologania broussonettii*).

En los matorrales 26 especies tuvieron importancia considerable (en orden descendente a partir de cada sinusia): cinco herb ceas anuales y bienales (*Vulpia bromoides*, *Prunella vulgaris*, *Gnaphalium americanum*, *G. chartaceum* y *Crotalaria quercetorum*), 18 hierbas perennes (*Hedyotis serpyllacea*, *Dichanthelium laxiflorum*, *Axonopus ater*, *Dichondra sericea*, *Aegopogon cenchroides*, *Sporobolus indicus*, *Panicum sphaerocarpon* var. *sphaerocarpon*, *Setaria gemculata*, *Fragaria vesca*, *Cyperus hermaphroditus*, *Oxalis corniculata*, *Lepechinia schiedeana*, *Stipa ichu*, *Stevia jorullensis*, *Cuphea aequipetala*, *Trifolium amabile*, *Scleria hirtella* y *Arthraxon quartinianus*), un bejuco (*Cologania broussonettii*), un helecho (*Pteridium aquilinum*) y un arbusto (*Eupatorium aschenbornianum*).

Finalmente, 23 especies fueron importantes en los acahuales (el mismo orden descendente que en los matorrales). una hierba bienal (*Prunella vulgaris*), 15 hierbas perennes (*Micropleura renifolia*, *Hedyotis serpyllacea*, *Stevia jorullensis*, *Salvia cinnabarina*, *Hydrocotyle umbellata*, *Fragaria vesca*, *Bidens chiapensis*, *Piqueria trinervia*, *Cyperus hermaphroditus*, *Senecio doratophyllus*, *Brachypodium mexicanum*, *Muhlenbergia montana*, *Desmodium venustum*, *Axonopus ater* y *Dichanthelium laxiflorum*), un bejuco (*Cologania*

broussonettii) y seis arbustos (*Eupatorium mairetianum*, *Calliandra grandiflora*, *Rhus terebinthifolia*, *Gaultheria chiapensis*, *Eupatorium aschenbornianum* y *Fuchsia microphylla*)

Adicionalmente, se identificaron 24 especies exóticas (Cuadro 3), todas pertenecientes al estrato bajo: 17 de ellas en las milpas (cinco cultivadas), 15 en los pastizales, 13 en los barbechos (una cultivada), 12 en los matorrales y ocho en los acahuales. Las especies exóticas más importantes (promedio del VIR > 1%) fueron gramíneas. *Arthraxon quartinianus* apareció principalmente en milpas, pastizales y matorrales; *Poa annua* obtuvo mayor importancia en milpas y *Pennisetum clandestinum* en pastizales (Anexo 1). Otras especies exóticas importantes fueron *Daucus montanus* (Apiaceae) en milpas; *Fragaria vesca* (Rosaceae) en matorrales y acahuales; *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) en pastizales, matorrales y acahuales; y *Oxalis corniculata* (Oxalidaceae) en todos los agrohábitats, excepto en acahuales.

4.1.2 Composición florística del estrato alto

El estrato alto incluyó 177 especies, con 144 especies en acahuales y 119 especies en matorrales (Cuadro 3). Se distinguieron las siguientes 29 especies en los matorrales con un elevado VIR (promedio > 1%, Anexo 1), en orden de importancia descendente a partir de cada sinusia: dos hierbas perennes (*Salvia lavanduloides* y *Alloispermum integrifolium*), un helecho (*Pteridium aquilinum*), 18 arbustos (*Baccharis vaccinioides*, *Calliandra grandiflora*, *Eupatorium ligustrinum*, *Vernonia leiocarpa*, *Solanum lanceolatum*, *Baccharis serraefolia*, *Rubus coriifolius*, *Eupatorium aschenbornianum*, *Verbesina turbacensis*, *Monnina xalapensis*, *Rubus eriocarpus*, *R. sapidus*, *Litsea glumescens*, *Senecio cobanensis*, *Salvia chiapensis*, *Desmodium sumichrasti*, *Gaultheria odorata* y *Eupatorium mairetianum*), un árbol del interior (*Myrica cerifera*), y siete árboles del dosel (*Quercus segoviensis*, *Q. crispipilis*, *Q. crassifolia*, *Alnus acuminata* ssp. *arguta*, *Pinus tecunumanii*, *Quercus rugosa* y *Q. laurina*).

Treinta y un especies fueron importantes en los acahuales (el mismo orden descendente que en los matorrales): una hierba perenne (*Salvia lavanduloides*), una Pteridophyta (*Pteridium aquilinum*), 20 arbustos (*Eupatorium ligustrinum*, *Monnina xalapensis*, *Calliandra grandiflora*, *Fuchsia microphylla*, *Rhus terebinthifolia*, *Baccharis vaccinioides*, *Vernonia leiocarpa*, *Rubus coriifolius*, *Eupatorium mairetanum*, *Randia aculeata*, *Cestrum guatemalense*, *Rhus schiedeana*, *Acacia angustissima*, *Ilex vomitoria*, *Eupatorium aschenbornianum*, *Rhamnus mucronata*, *Litsea glaucescens*, *Fuchsia thymifolia*, *Malvaviscus arboreus* var. *arboreus* y *Solanum nigricans*), dos árboles del interior (*Prunus serotina* ssp. *capuli* y *Crataegus pubescens*) y siete árboles de dosel (*Quercus segoviensis*, *Q. crispipilis*, *Q. crassifolia*, *Q. laurina*, *Pinus tecunumanii*, *Quercus rugosa* y *Alnus acuminata* ssp. *arguta*).

4.2. Similitud florística

El Cuadro 6 presenta la matriz basada en las comparaciones pareadas de similitud entre la flora de cada agrohábitat. Los valores intermedios del índice (40 – 44.5%) se presentaron entre los pastizales y los barbechos, entre las milpas y los matorrales, y entre los barbechos y los acahuales. Las menores similitudes (27 – 37.5%) se encontraron para las comparaciones entre los agrohábitats más distanciados sucesionalmente como los pastizales y los matorrales, los pastizales y los acahuales, y las milpas y los acahuales. Contrariamente, los mayores valores de similitud florística (44.5 – 52.5%) fueron hallados entre los pastizales y las milpas, entre las milpas y los barbechos, entre los barbechos y los matorrales, y entre los matorrales y los acahuales, agrohábitats relacionados por su menor intervalo sucesional.

Cuadro 6. Porcentajes de similitud florística entre los cinco agrohábitats evaluados y su media ± 1 e.e

Agrohábitat	Pastizal	Milpa	Barbecho	Matorral	Acahual
Pastizal	—	44.6	43.2	36.3	27.0
Milpa	44.6	—	52.4	44.5	37.2
Barbecho	43.2	52.4	—	48.4	40.1
Matorral	36.3	44.5	48.4	—	49.3
Acahual	27.0	37.2	40.1	49.3	—
$\bar{X} \pm 1$ e.e.	37.8 ± 4.0	44.7 ± 3.1	46.0 ± 2.7	44.6 ± 3.0	38.4 ± 4.6

Las pruebas de hipótesis entre las medias de similitud del total de especies (Cuadro 7) y de las especies con crecimiento herbáceo (Cuadro 8) de los agrohábitats adyacentes a cada una de las dos clases de matriz evaluadas, señalaron que existe una mayor similitud florística ($p = 0.0476$) en matrices de tipo forestal que en matrices agrícolas. Con respecto a las pruebas entre las medias de similitud del total de especies (Cuadro 9) y de las especies herbáceas (Cuadro 10) de los agrohábitats establecidos en cada banda altitudinal, éstas no presentaron diferencias significativas ($p > 0.27$)

4.3. Diversidad florística

El Anexo 2 muestra la riqueza de familias y la riqueza total de especies; y los valores de la riqueza, diversidad, equidad y dominancia de los estratos bajo y alto por cada parcela muestreada.

La baja certidumbre que la clasificación cartográfica ofreció al nivel de parcela, al indicar el tipo de suelo presente, sugirió realizar los análisis finales sin la consideración de tal factor edáfico. Además, información obtenida a partir de análisis estadísticos preliminares pudo constatar que este factor implicaba resultados confusos. No obstante, lo anterior no indica que el factor edáfico debe descalificarse dentro de las posibles limitantes que condicionan la diversidad de especies en los hábitats agrícolas de Los Altos de Chiapas. Por el contrario, en futuros estudios habría que considerarlo con un análisis y una determinación más precisa, ya que bajo el método utilizado en este estudio los resultados obtenidos no alcanzaron una resolución similar a la lograda con los otros factores. La exclusión del factor suelo del análisis de todas las variables permitió que las interpretaciones de los resultados fueran más sencillas y directas.

Cuadro 7. Porcentajes de similitud florística del total de especies entre los agrohábítats (PS Pastizal, ML = Milpa, BR = Barbecho, MT = Matorral, AC = Acahual) y su media ± 1 e.e. (a) Agrohábítats adyacentes a una matriz de tipo agrícola y (b) adyacentes a una matriz de tipo forestal.

(a)

Agrohábítat	PS	ML	BR	MT	AC
PS	—	39.7	39.2	29.9	20.7
ML	39.7	—	45.5	44.7	33.1
BR	39.2	45.5	—	36.0	27.4
MT	29.9	44.7	36.0	—	42.8
AC	20.7	33.1	27.4	42.8	—
$\bar{X} \pm 1$ e.e.	32.4 ± 4.5	40.7 ± 2.8	37.0 ± 3.8	38.3 ± 3.4	31.0 ± 4.7

(b)

Agrohábítat	PS	ML	BR	MT	AC
PS	—	42.9	41.5	38.4	25.4
ML	42.9	—	47.5	41.4	32.0
BR	41.5	47.5	—	50.8	39.6
MT	38.4	41.4	50.8	—	48.1
AC	25.4	32.0	39.6	48.1	—
$\bar{X} \pm 1$ e.e.	37.0 ± 4.0	40.9 ± 3.2	44.8 ± 2.6	44.7 ± 2.9	36.3 ± 4.9

Cuadro 8. Porcentajes de similitud de especies herbáceas entre los agrohábítats (PS = Pastizal, ML = Milpa, BR = Barbecho, MT = Matorral, AC = Acahual) y su media \pm 1 e.e.
 (a) Agrohábítats adyacentes a una matriz de tipo agrícola y (b) adyacentes a una matriz de tipo forestal

(a)

Agrohábítat	PS	ML	BR	MT	AC
PS	—	46.6	43.6	41.6	33.2
ML	46.6	—	48.3	53.9	38.7
BR	43.6	48.3	—	43.9	33.9
MT	41.6	53.9	43.9	—	44.1
AC	33.2	38.7	33.9	44.1	—
$\bar{X} \pm 1$ e.e.	41.3 \pm 2.5	46.9 \pm 2.7	42.4 \pm 2.6	45.9 \pm 2.4	37.5 \pm 2.2

(b)

Agrohábítat	PS	ML	BR	MT	AC
PS	—	47.1	48.8	50.3	36.5
ML	47.1	—	50.2	50.9	38.1
BR	48.8	50.2	—	57.0	45.9
MT	50.3	50.9	57.0	—	49.5
AC	36.5	38.1	45.9	49.5	—
$\bar{X} \pm 1$ e.e.	45.7 \pm 3.1	46.6 \pm 2.9	50.5 \pm 2.4	51.9 \pm 1.7	42.5 \pm 3.1

Cuadro 9. Porcentajes de similitud florística del total de especies entre los agrohábbitats (PS = Pastizal, ML = Milpa, BR = Barbecho, MT = Matorral, AC = Acahual) y su media ± 1 e.e. (a) Agrohábbitats ubicados entre los 1770 - 2150 m de altitud y (b) entre los 2240 - 2530 m.

(a)

Agrohábbitat	PS	ML	BR	MT	AC
PS	—	41.1	39.4	33.2	24.4
ML	41.1	—	50.0	44.3	33.0
BR	39.4	50.0	—	43.0	34.4
MT	33.2	44.3	43.0	—	42.3
AC	24.4	33.0	34.4	42.3	—
$\bar{X} \pm 1$ e.e.	34.5 ± 3.8	42.1 ± 3.5	41.7 ± 3.3	40.7 ± 2.5	33.5 ± 3.7

(b)

Agrohábbitat	PS	ML	BR	MT	AC
PS	—	42.2	40.6	33.9	23.8
ML	42.2	—	42.4	29.0	24.1
BR	40.6	42.4	—	40.1	35.1
MT	33.9	29.0	40.1	—	50.5
AC	23.8	24.1	35.1	50.5	—
$\bar{X} \pm 1$ e.e.	35.1 ± 4.2	34.4 ± 4.7	39.5 ± 1.6	38.4 ± 4.6	33.4 ± 6.3

Cuadro 10. Porcentajes de similitud de especies herbáceas entre los agrohábitats (PS = Pastizal, ML = Milpa, BR = Barbecho, MT = Matorral, AC = Acahual) y su media \pm 1 e.e.
 (a) Agrohábitats ubicados entre los 1770 - 2150 m de altitud y (b) entre los 2240 - 2530 m.

(a)

Agrohábitat	PS	ML	BR	MT	AC
PS	—	47.7	43.3	43.4	35.3
ML	47.7	—	50.0	50.0	38.7
BR	43.3	50.0	—	48.6	39.9
MT	43.4	50.0	48.6	—	45.7
AC	35.3	38.7	39.9	45.7	—
$\bar{X} \pm 1 \text{ e.e.}$	42.4 ± 2.6	46.6 ± 2.7	45.5 ± 2.3	46.9 ± 1.5	39.9 ± 2.2

(b)

Agrohábitat	PS	ML	BR	MT	AC
PS	—	44.5	45.1	47.7	35.1
ML	44.5	—	47.0	40.9	32.6
BR	45.1	47.0	—	44.3	41.6
MT	47.7	40.9	44.3	—	50.5
AC	35.1	32.6	41.6	50.5	—
$\bar{X} \pm 1 \text{ e.e.}$	43.1 ± 2.8	41.3 ± 3.1	44.5 ± 1.1	45.9 ± 2.1	40.0 ± 4.0

4.3.1 Riqueza de familias (F_{am})

El ANDEVA reveló que los factores agrohábitat y altitud, como efectos principales, tuvieron un efecto significativo sobre la riqueza de familias (Cuadro 11). Cada agrohábitat incluyó distinto número de familias, siendo la cifra mayor en matorrales y acahuales (Fig. 5a). En orden decreciente, las milpas, los barbechos y los pastizales tuvieron menor número de familias. Con respecto al factor altitud, se encontró una relación inversamente proporcional entre el número de familias y la elevación, resultando en promedio con más familias las parcelas ubicadas en la banda altitudinal baja de 1770 - 2150 m (Fig. 5b).

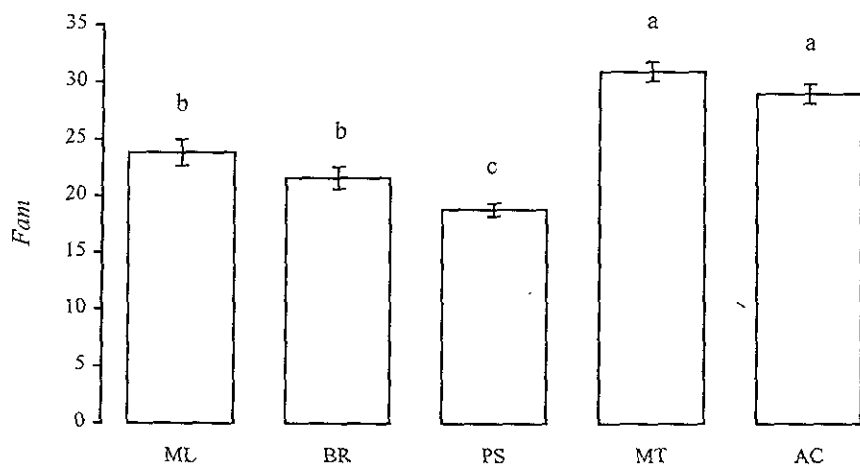
4.3.2 Riqueza de especies (S_i)

La S_i mostró cambios significativos en relación con las interacciones H x A y H x M (Cuadro 11). Los sitios en altitudes entre los 1770 - 2150 m aportaron en promedio más especies que los ubicados en altitudes entre los 2240 - 2530 m (Fig. 6a), siendo eminente este efecto en milpas y barbechos (Fig. 6d). Las comparaciones múltiples entre las medias de la S_i de los distintos agrohábitats registraron tres grupos ($p < 0.05$) con distinta magnitud de riqueza (Fig. 6b). El grupo con más especies lo representaron los matorrales. Las milpas, barbechos y acahuales conformaron otro grupo de riqueza intermedia, mientras que el grupo formado por los pastizales fue el más pobre. En general, la S_i fue mayor en las parcelas dentro de matrices forestales que dentro de matrices agrícolas (Fig. 6c). En los matorrales este efecto fue evidente (Fig. 6c).

Cuadro 11. ANDEVA de la riqueza de familias (Fam) y de especies (S_i). Fuente de variación = FV (H = agrohábitat, M = matriz, A = altitud), gl = grados de libertad, SC = suma de cuadrados.

FV	gl	Fam			S_i		
		SC	F	P	SC	F	P
H	4	2120.70	33.33	0.0005	14091.80		
M	1	26.64	1.67	0.199	917.38		
A	1	179.70	11.30	0.001	3685.16		
H x M	4	51.86	0.82	0.519	1320.66	2.97	0.024
H x A	4	107.65	1.69	0.159	2299.91	5.17	0.001
M x A	1	43.38	2.73	0.102	19.26	0.17	0.678
H x M x A	4	85.06	1.34	0.263	689.49	1.55	0.195
Error	89	1415.92			9897.18		
Total	108	4030.91			32920.84		

(a)



(b)

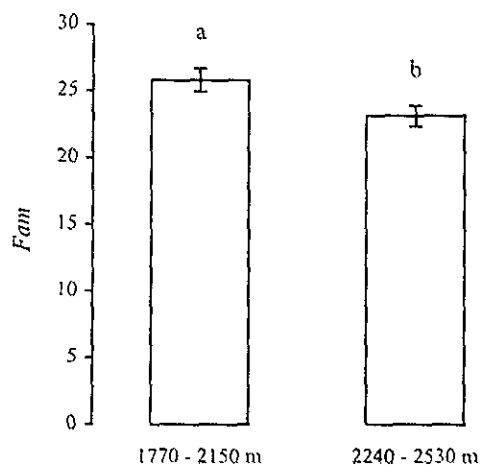


Fig. 5. Riqueza total de familias (*Fam*: media \pm 1 e.e.), en función de: (a) el agrohábitat (ML = milpa, BR = barbecho, PS = pastizal, MT = matorral y AC = acahual) y (b) la altitud.

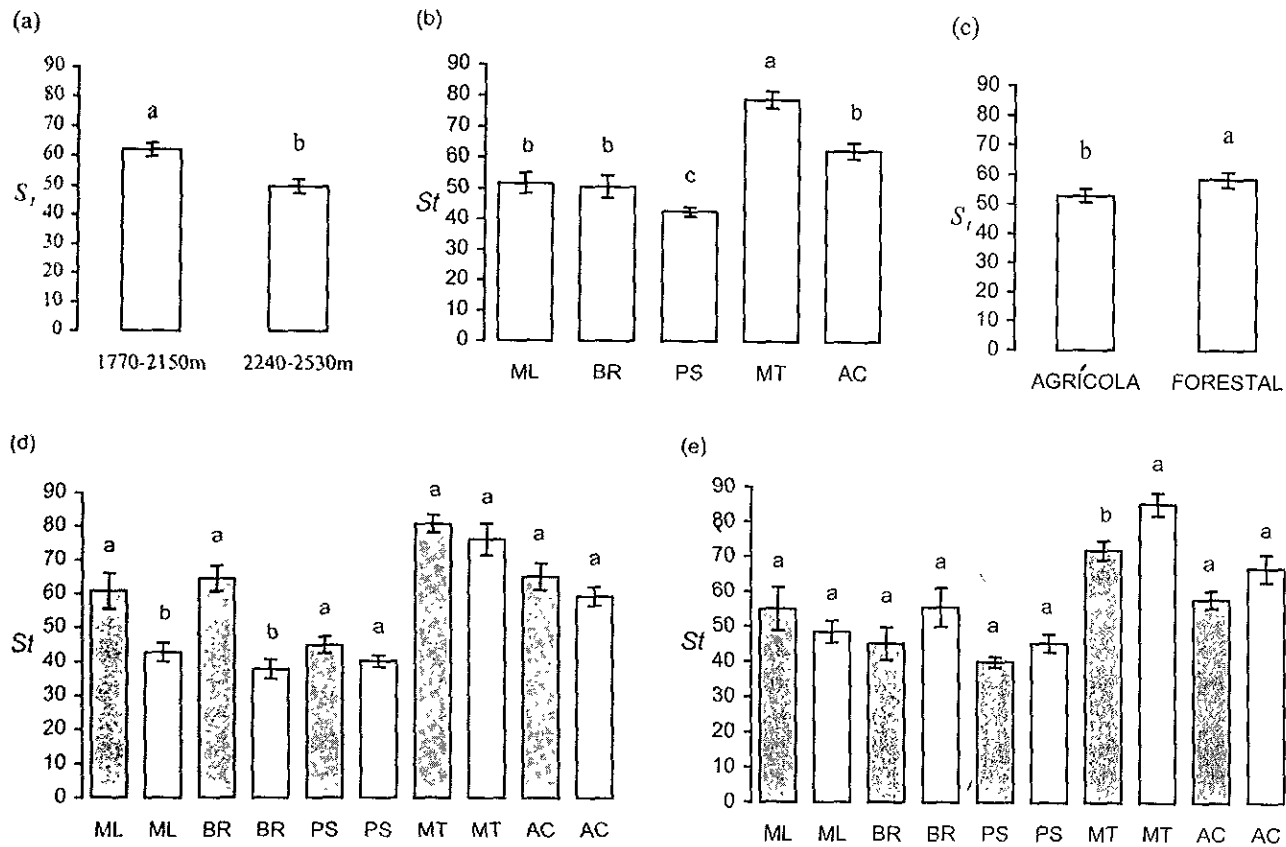


Fig. 6. Riqueza de especies (S_t ; media \pm 1 e.e.) en relación con. (a) la altitud, (b) el agrohábitat (ML = milpa, BR = barbecho, PS = pastizal, MT = matorral, AC = acahual), (c) la matriz, (d) el agrohábitat y la altitud (1770-2150 m, barras oscuras; 2240-2530 m, barras blancas) y (e) el agrohábitat y la matriz (agrícola, barras oscuras; forestal, barras blancas).

4.3.3 Diversidad del estrato bajo

Las interacciones H x A y H x M tuvieron efectos significativos sobre la riqueza de especies en el estrato bajo (Cuadro 12). En general, hubo una mayor riqueza en las parcelas localizadas entre los 1770 y los 2150 m (Fig. 7a). La interacción H x A indicó que sobre estas altitudes las milpas y los barbechos incrementaron su riqueza de especies (Fig. 7d). La tendencia resultante de las comparaciones múltiples de medias de riqueza de agrohábitats formaron tres grupos (Fig. 7b). Los matorrales formaron el grupo de mayor riqueza; y descendientemente, las milpas, los barbechos y los acahuales formaron el segundo grupo con riquezas intermedias. Los pastizales formaron el grupo con la menor riqueza de especies. A su vez, el tipo de matriz adyacente demostró en promedio una riqueza mayor en las parcelas ubicadas dentro de matrices forestales (Fig. 7c), lo cual se manifestó en matorrales (Fig. 7e).

Sobre la diversidad del estrato bajo, se encontró que el efecto del factor principal matriz y la interacción de primer orden entre el agrohábitat y la altitud tuvieron efectos significativos (Cuadro 12). En general, la diversidad florística de las parcelas fue mayor entre los 1770 y los 2150 m (Fig. 8a). Los barbechos evidenciaron este patrón (Fig. 8d). Las comparaciones múltiples entre las medias de diversidad de los agrohábitats presentaron dos grupos (Fig. 8b). Los barbechos, acahuales, milpas y pastizales conformaron el grupo de menor diversidad, mientras que los matorrales constituyeron el grupo de mayor diversidad. Además, el tipo forestal de matriz aldeaña como efecto principal denotó valores superiores de diversidad (Fig. 8c).

La equidad florística demostró responder significativamente ante la interacción H x A y ante el factor matriz como efecto principal (Cuadro 12). La altitud en relación con el agrohábitat produjo una mayor equidad en barbechos y acahuales posicionados entre los 1770 y los 2150 m (Fig. 9a). En los pastizales esta tendencia fue contraria, presentando su mayor equidad dentro la

Cuadro 12. ANDEVA de la riqueza (S_r), diversidad (H'_r), equidad (J'_r) y dominancia (D_r) del estrato bajo. Fuente de variación = FV (H = agrohábitat, M = matriz, A = altitud), gl = grados de libertad, SC = suma de cuadrados

FV	gl	S_r			H'_r			J'_r			D_r		
		SC	F	P	SC	F	P	SC	F	P	SC	F	P
H	4	4812.47			2.48			2.5E-02			8.3E-03		
M	1	767.96			0.84	11.64	0.001	1.2E-01	10.25	0.002	4.4E-03	9.75	0.002
A	1	3747.98			1.57			3.3E-03			3.2E-03		
H x M	4	1177.69	2.66	0.038	0.47	1.63	0.174	6.6E-03	1.42	0.234	6.5E-04	0.36	0.838
H x A	4	2271.79	5.13	0.001	1.06	3.67	0.008	1.6E-02	3.52	0.010	5.2E-03	2.85	0.028
M x A	1	11.27	0.10	0.750	0.03	0.37	0.544	9.1E-04	1.42	0.378	1.8E-04	0.39	0.533
H x M x A	4	680.51	1.54	0.199	0.31	1.09	0.368	2.3E-03	0.50	0.733	1.3E-03	0.73	0.576
Error	89	9856.18			6.41			1.0E-01			4.0E-02		
Total	108	23325.86			13.160			2.8E-01			6.4E-02		

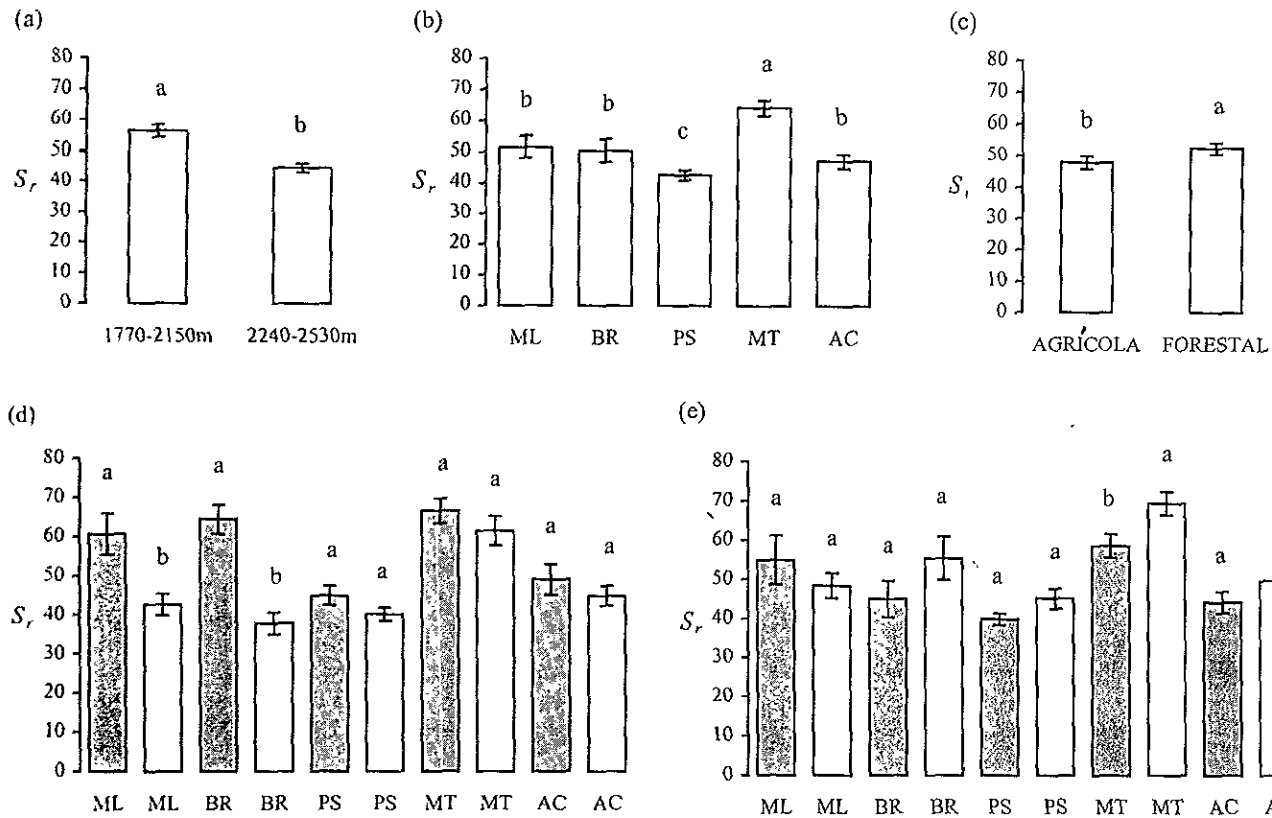


Fig. 7. Riqueza de especies del estrato bajo (S_r ; media ± 1 e.e.) en relación con: (a) la altitud, (b) el agrohábitat (ML = milpa, BR barbecho, PS = pastizal, MT = matorral, AC = achual), (c) la matriz, (d) el agrohábitat y la altitud (1770 - 2150 m, barras oscuras; 2240 - 2530 m, barras blancas) y (e) el agrohábitat y la matriz (agrícola, barras oscuras; forestal, barras blancas).

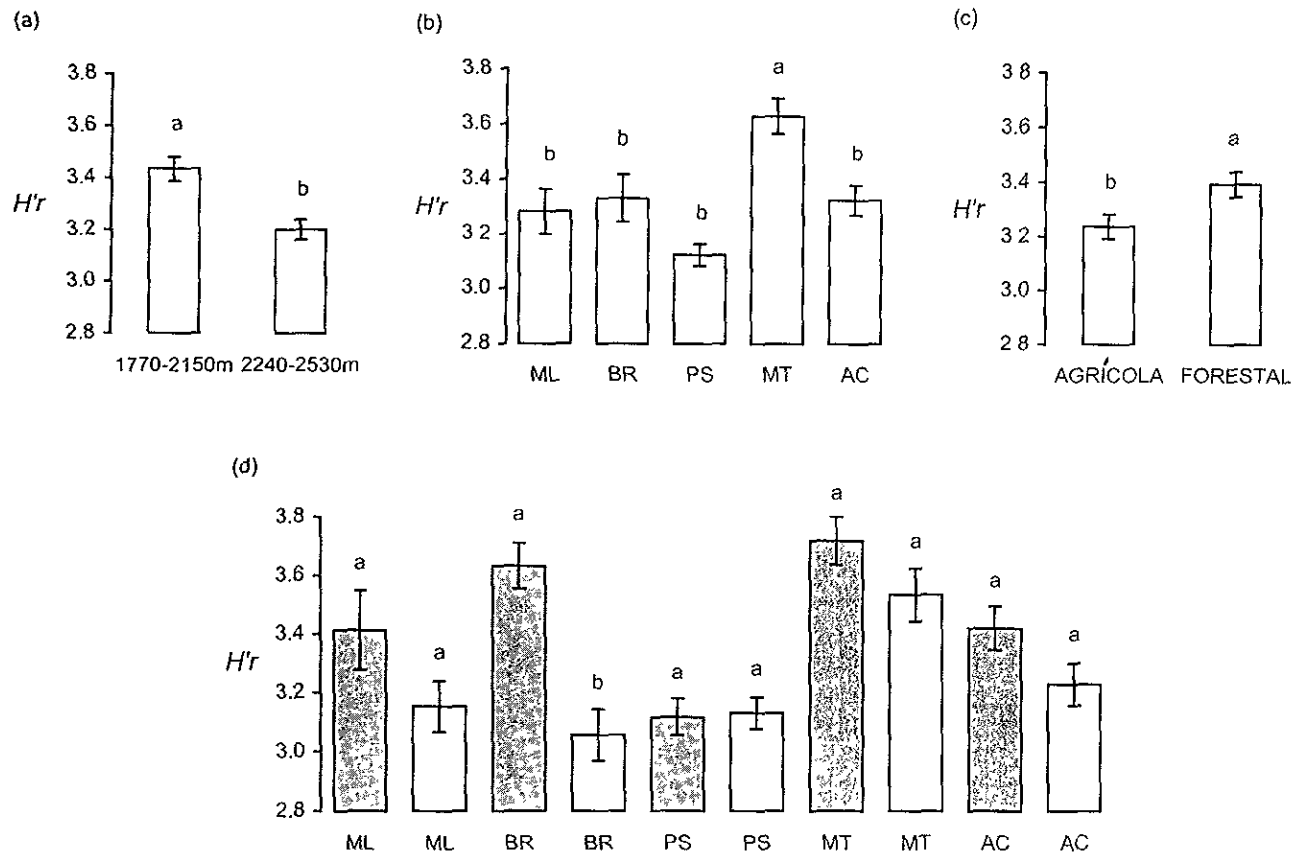


Fig. 8. Diversidad del estrato bajo ($H'r$; media \pm 1 e.e.) en relación con: (a) la altitud, (b) el agrohábitat (ML = milpa, BR = barbecho, PS = pastizal, MT = matorral, AC = acahual), (c) la matriz, y (d) el agrohábitat y la altitud (1770 - 2150 m, barras oscuras; 2240 - 2530 m, barras blancas).

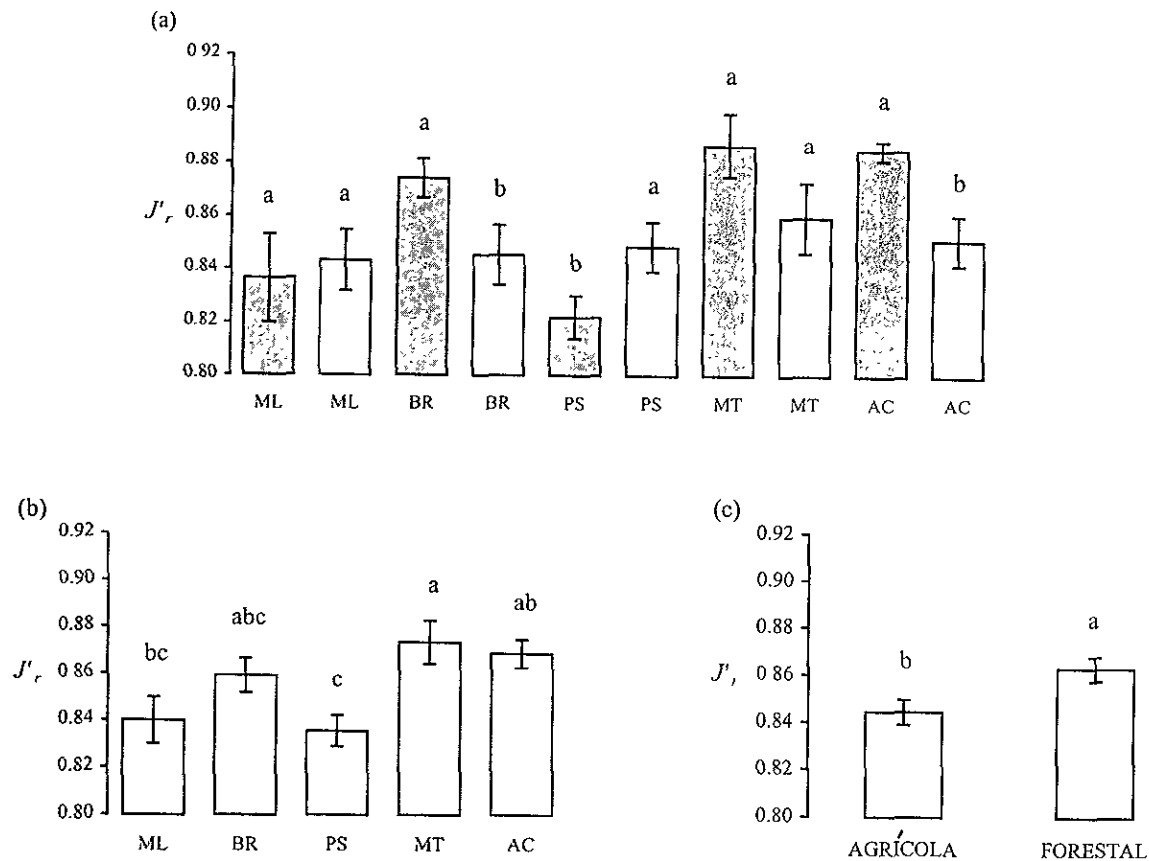


Fig. 9. Equidad del estrato bajo (J'_r ; media \pm 1 e.e.) en relación con: (a) el agrohábitat y la altitud (1770 - 2150 m, barras oscuras; 2240 - 2530 m, barras blancas), (b) el agrohábitat (ML = milpa, BR = barbecho, PS = pastizal, MT = matorral, AC = acahual) y (c) la matriz.

banda altitudinal que va de 2240 a 2530 m. Las comparaciones múltiples de las medias de equidad de los cinco agrohábittats produjeron tres grupos (Fig. 9b). Los pastizales, milpas y barbechos integraron el grupo de menor equidad. Las milpas, barbechos y acahuales constituyeron el grupo intermedio, mientras que los barbechos junto con los acahuales y los matorrales formaron el grupo de mayor equidad. Por su parte, las parcelas adyacentes a matrices de tipo forestal establecieron en promedio mayores valores de equidad que las adyacentes a matrices agrícolas (Fig. 9c).

La dominancia mostró efectos significativos en relación con el factor principal matriz y con la interacción H x A (Cuadro 12). En promedio, la dominancia fue mayor en parcelas ubicadas entre los 2240 y los 2530 m (Fig. 10a). Los barbechos y acahuales marcaron claramente este patrón (Fig. 10d). Las comparaciones múltiples entre las medias de los valores de dominancia de los agrohábittats establecieron dos grupos. El grupo de mayor dominancia lo conformaron pastizales, milpas, acahuales y barbechos, mientras que el grupo de menor dominancia fue formado por acahuales, barbechos y matorrales (Fig. 10b). En general, las parcelas circundadas por matrices agrícolas presentaron mayores valores de dominancia que las inmersas en matrices forestales (Fig. 10c).

4.3.4 Diversidad del estrato alto

El análisis de la riqueza (S_i), diversidad (H'_i), equidad (J'_i) y dominancia (D_i) del estrato alto no detectó significancia con ninguna interacción o factor principal (Cuadro 13); sin embargo, se encontraron efectos de altitud marginalmente no significativos ($0.05 < p < 0.10$) para H'_i , J'_i y D_i , y de agrohábittat para D_i .

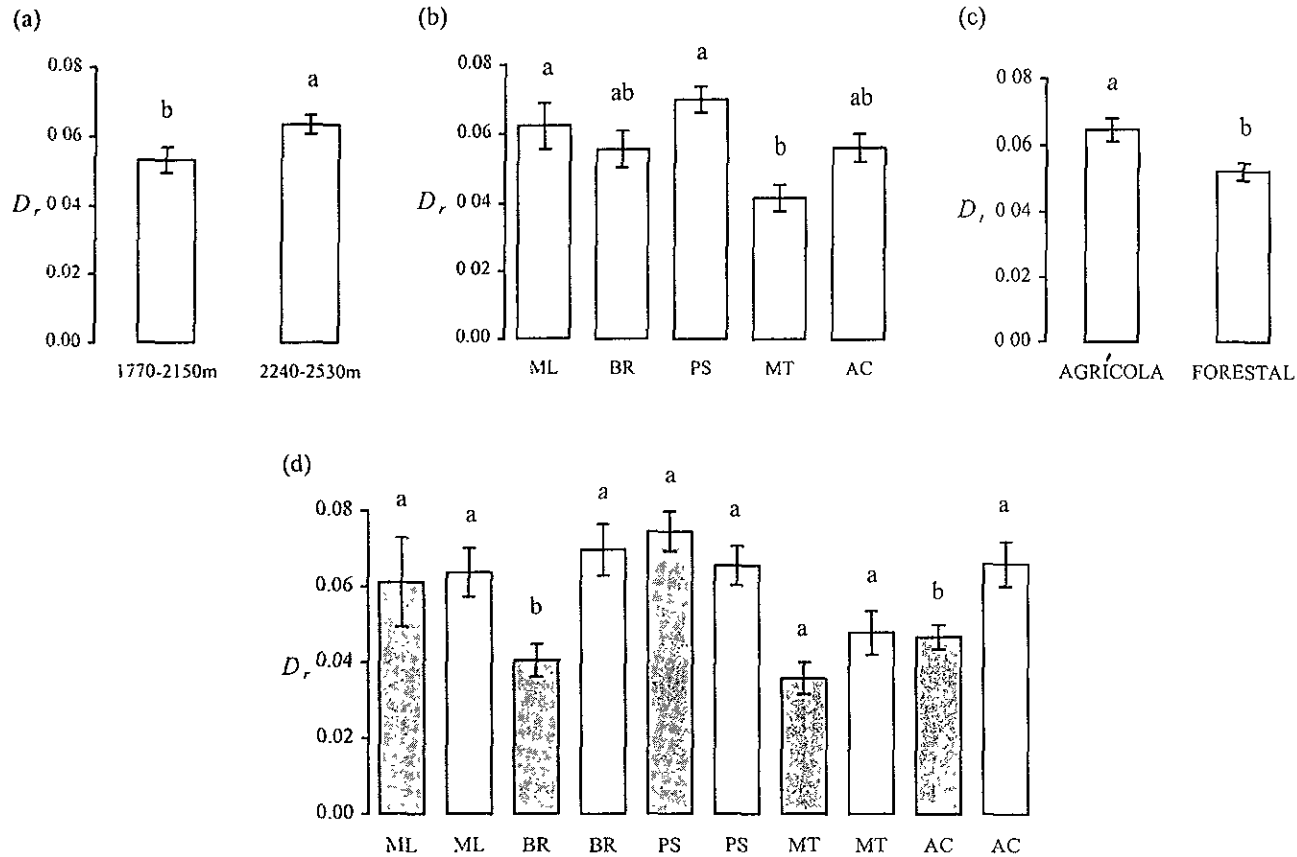


Fig. 10. Dominancia del estrato bajo (D_r ; media \pm 1 e.e.) en relación con: (a) la altitud, (b) el agrohábitat (ML = milpa, BR = barbecho, PS = pastizal, MT = matorral, AC = acahual), (c) la matriz y (d) el agrohábitat y la altitud (1770 - 2150 m, barras oscuras; 2240 - 2530 m, barras blancas).

Cuadro 13. ANDEVA de la riqueza (S_l), diversidad (H'_l), equidad (J'_l) y dominancia (D_l) del estrato alto. Fuente de variación = FV (H = agrohábitat, M = matriz, A = altitud), gl = grados de libertad, SC = suma de cuadrados.

FV	gl	S_l			H'_l			J'_l			D_l		
		SC	F	P	SC	F	P	SC	F	P	SC	F	P
H	1	56.07	1.43	0.241	0.19	2.62	0.115	1.6E-03	2.33	0.137	2.7E-03	4.03	0.053
M	1	104.02	2.65	0.114	0.14	1.94	0.173	1.1E-04	0.16	0.688	1.0E-03	1.53	0.225
A	1	77.07	1.96	0.171	0.27	3.76	0.061	2.6E-03	3.90	0.057	2.7E-03	4.05	0.053
H x M	1	2.02	0.51	0.822	0.003	0.04	0.843	4.2E-09	0.001	0.998	4.3E-05	0.06	0.802
H x A	1	1.07	0.27	0.870	0.02	0.24	0.626	6.6E-04	0.98	0.329	1.3E-03	1.92	0.175
M x A	1	70.42	1.79	0.190	0.05	0.67	0.419	1.8E-04	0.26	0.614	3.5E-05	0.05	0.821
H x M x A	1	22.82	0.58	0.452	0.05	0.64	0.643	6.4E-04	0.94	0.339	3.3E-04	0.48	0.492
Error	32	1257.83			2.29			2.2E-02			2.2E-02		
Total	39	1591.30			3.004			2.7E-02			3.0E-02		

5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los Altos de Chiapas muestran una decadencia en su uso del suelo similar a otras regiones agrícolas intertropicales establecidas sobre ecosistemas boscosos templados, donde los sistemas de cultivo tradicionales han sido relegados a zonas menos productivas (Hamilton *et al.*, 1995; Matias-Alonso, 1997; Fox *et al.*, 2000). La mayor problemática de éstos sistemas se basa en la intensificación del suelo con períodos de descanso acortados, siendo factores incidentes el incremento demográfico poblacional y la carestía de terrenos fértiles donde cultivar (Parra-Vázquez, 1989; Parra-Vázquez y Díaz-Hernández, 1997). La diversa gama de comunidades sucesionales mantenida por los cultivos de roza, tumba y quema tiende a simplificarse dada la creciente permanencia de los sistemas agropecuarios (Quintana-Ascencio *et al.*, 1992). Como consecuencia, la gran variedad biológica de las comunidades forestales es severamente vulnerada año tras año por la continua fragmentación forestal y la interrupción de la sucesión ecológica (González-Espinosa *et al.*, 1991, 1995, 1999; Ramírez-Marcial *et al.*, 1996, 2001; Ochoa-Gaona y González-Espinosa, 2000). Este estudio ha intentado así, hallar los patrones mayores de diversidad florística entre los principales componentes del paisaje de la región y algunos factores ambientales físicos y ecológicos, considerados relevantes en la determinación de la composición y la estructura de la vegetación.

5.1 Composición florística en agrohábitats de Los Altos de Chiapas

En los últimos 50 años la composición florística original de Los Altos de Chiapas se ha visto reducida y simplificada debido al incesante avance de la frontera agrícola (González-Espinosa *et al.*, 1991; De Jong *et al.*, 1999), la cual paulatinamente va presentando una ascendente dominancia de especies de pinos en los sitios arbolados (González-Espinosa *et*

al., 1991; Galindo-Jaimes *et al.*, 2000) y de vegetación secundaria en los sitios abiertos (Ramírez-Marcial *et al.*, 1992).

Dentro de los agrohábittats estudiados, las familias que contribuyeron con más especies (Asteraceae, Poaceae y Fabaceae) fueron las mismas que se registraron como las más importantes en un estudio sobre composición florística y abundancia de especies en el banco y en la lluvia de semillas en ocho comunidades sucesionales derivadas de la agricultura de milpa en la misma región (Ramírez-Marcial *et al.*, 1992). La familia Asteraceae esta bien diversificada en el estado de Chiapas (Villaseñor, 1993) y fue ésta familia botánica la que incluyó más especies, particularmente en los matorrales.

Las hierbas perennes fueron el gremio que aportó más especies en todos los agrohábittats. Su enorme contribución en milpas, barbechos, pastizales y matorrales responde a la falta de un dosel forestal cerrado, el cual, cuando existe, restringe la incidencia lumínica, impidiendo el desarrollo de estas especies pioneras o tempranas de la sucesión (Fujisaka *et al.*, 2000). Bajo este fenómeno ecológico es posible explicar la menor cantidad de especies herbáceas encontrada en los acahuals. No obstante, dicha porción no fue menos apreciable, pues representó aproximadamente la mitad de su riqueza total de especies. Esta proporción puede interpretarse tanto por una consecuencia de la permanente dispersión de propágulos desde otros agrohábittats incipientes, como un reflejo de la capacidad de las semillas para permanecer por largos periodos en latencia hasta que las condiciones climáticas sean favorables para su germinación y consecuentemente su crecimiento (Holt, 1988; Ramírez-Marcial, 1989).

El agrohábittat que mantuvo el mayor número de especies anuales fue el de las milpas, lo cual es un resultado esperado. Este agrohábittat de cultivo suele someterse por lo regular a una o dos prácticas de deshierbe en su uso del suelo (Collier, 1976), actividad antrópica que puede limitar en gran parte el desarrollo de las especies con ciclos de vida más largos (Uhl *et al.*, 1982).

El carácter fisonómico de los barbechos, constituido principalmente por hierbas perennes, es favorecido probablemente por el reposo que dedica el campesino al hábitat antes de comenzar el siguiente período de cultivo. Cuanto más extenso se vuelve el tiempo de reposo o descanso, la sucesión secundaria ejerce sus procesos ecológicos y las especies con ciclos de vida más largos van tomando dominio del agrohábitat en regeneración (Grime, 1977).

Las milpas y barbechos mostraron una amplia similitud florística de hierbas, siendo ésta relación la más acentuada entre los agrohábitats. Los matorrales demostraron ser el agrohábitat mejor equilibrado florísticamente, ya que presentaron la mayor riqueza de familias botánicas, de especies en total y de especies del estrato bajo, así como también la mayor diversidad y equidad del estrato bajo y la menor dominancia del mismo estrato. Además, todas los gremios vegetales registraron una crecida proporción de especies en esta unidad del paisaje. Cabe resaltar que dicho agrohábitat manifiesta un estado de transición hacia comunidades arboladas. Poco menos de la mitad de la flora de los matorrales fue también registrada en los acahuales. Su tipo de vegetación, predominantemente arbustiva, confiere condiciones especiales de sombra y de iluminación favorables para el establecimiento de varias especies tolerantes a la luz y de otras especies adaptadas a la sombra. Zobel (1992) y Bazzaz (1996) han argumentado que las comunidades vegetales en las que es posible el establecimiento de especies primarias, intermedias y maduras de la sucesión contendrán una mayor riqueza de especies (ver también Huston, 1994). Para el caso de la sucesión secundaria en ésta región, según lo expuesto en ésta investigación, los matorrales parecen representar a las comunidades vegetales a las cuales se refieren dichos autores. Finalmente, la gran riqueza de especies de árboles del dosel y del interior o subdosel, de arbustos, de bejucos y de helechos definió la condición florística que aproxima a los acahuales hacia comunidades forestales maduras, dentro de las cuales se incrementa el número de especies con ciclos de vida más largos (Drury y Nisbet, 1973).

Gran parte de las especies identificadas como ubicuas (86 %) pertenecieron a la forma de crecimiento herbácea. Las especies exóticas aparecieron mayoritariamente en milpas y pastizales. Ambos agrohábittats productivos interrumpen la sucesión secundaria, permitiendo a las especies no nativas dominar las comunidades por largos períodos (Dale *et al.*, 2000). Los resultados de Ramírez-Marcial *et al.* (1992) señalan a las gramíneas *Poa annua* y *Pennisetum clandestinum* como componentes exóticos con una elevada abundancia de semillas en las etapas iniciales de la sucesión secundaria en Los Altos de Chiapas. Las mismas especies exóticas, más *Arthraxon quartinianus*, *Prunella vulgaris*, *Daucus montanus* y *Oxalis corniculata* fueron detectadas como importantes (ver Resultados) en estos agrohábittats de cultivo y de pastoreo. Sin embargo, en los agrohábittats más desarrollados sucesionalmente (matorrales y acahuales) se fueron suprimiendo las especies exóticas y adquiriendo más especies exclusivas propensas a ambientes méxicos. Gibson *et al.* (2000) documentaron la misma tendencia en su estudio sobre el análisis de la sucesión secundaria a partir del abandono de un parque natural recreativo, realizado en el centro-norte de los Estados Unidos, en las montañas del sur de Illinois.

5.2 Patrones de diversidad florística

Comenzamos a reconocer las relaciones entre el ambiente y la diversidad florística de Los Altos de Chiapas. Queda claro que tanto las variantes físico-químicas como los procesos ecológicos alteran la diversidad florística de cualquier región agrícola (Brown, 1988; Olson, 1995; Turner y Corlett, 1996; Dale *et al.*, 2000). Al mismo tiempo que la sucesión secundaria modifica las relaciones de competencia entre las especies, la fragmentación forestal altera el flujo de los propágulos. Mientras tanto, la temperatura como factor físico, condicionada por la elevación topográfica, establece los límites geográficos de colonización de las especies.

5.2.1 Efecto de la sucesión secundaria en la diversidad florística

Entender la sucesión post-agrícola es crítico para un buen planeamiento del uso del suelo y para la restauración forestal en zonas agrícolas (Gómez-Pompa y Bainbridge, 1995). En una escala local, una elevada diversidad florística en una región agrícola es especialmente importante durante las fases de reorganización de la vegetación (Ricklefs, 1987), ya que ésta variedad contribuirá con la sustentabilidad de los sistemas agrícolas y la perpetuación del entorno natural (Bengtsson *et al.*, 2000; Porani *et al.*, 2000). El desarrollo sucesional de un agrohábitat es un proceso influyente en su diversidad de especies (Dale *et al.*, 2000). Los mecanismos relacionados con los cambios en la diversidad de especies a lo largo de la sucesión secundaria en zonas meridionales y septentrionales están más o menos definidos (Saxena y Ramakrishnan, 1984; Bazzaz, 1996; Richards, 1995). La complejidad estructural y la variedad de especies vegetales en un agrohábitat incrementan con el paso del tiempo. A la vez, numerosos procesos, incluyendo la continua invasión de especies, la estabilidad climática del sitio y la ocupación de más espacios aparecen conforme se desarrolla la sucesión secundaria del sitio (Drury y Nisbet, 1973; Pickett, 1976).

El patrón general de la diversidad florística dentro del proceso sucesional secundario de bosques templados se caracteriza por un incremento hasta niveles intermedios del desarrollo. Subsecuentemente la diversidad descende en comunidades arboladas maduras o medianamente maduras. Bazzaz (1975) así lo demostró en su estudio en el centro-norte de los Estados Unidos, lo cual concuerda con lo encontrado en el presente estudio. La riqueza, la diversidad y la equidad florística del estrato bajo incrementaron sus valores desde las milpas hasta los matorrales. En los acahuales estos atributos comenzaron a descender, lo cual pudo deberse al cambio de condiciones climáticas entre los matorrales y los acahuales. Como se mencionó anteriormente, el dosel forestal se cierra abruptamente en los acahuales, restringiendo el paso de

la luz y limitando la permanencia de las especies intolerantes a la sombra. En bosques de coníferas ubicados en el NE de los Estados Unidos, Auclair y Goff (1971) encontraron este mismo patrón sucesional, aunque la diversidad de especies disminuyó hasta las etapas serales maduras.

Por su parte, la riqueza, la diversidad y la equidad florística fueron menores en los pastizales, posiblemente porque son éstos los terrenos que mantienen constantemente en estrés ambiental a las especies por medio del continuo pastoreo. La dominancia de pocas especies observada en este agrohábitat sostiene lo anterior. Whittaker (1972) ya había notado este mismo hecho, discutiendo sus repercusiones en la diversidad de especies. Otro agrohábitat que también mostró altos valores de dominancia fueron las milpas. Tal efecto es un posible resultado de la fuerte competencia entre los cultivos y las poblaciones de plantas arvenses, provocando la exclusión competitiva de algunas especies, tal y como lo argumentan Altieri (1988) y Gliessman (1990).

Hay que señalar que aunque la composición florística de los bosques de esta región presenta elementos de afinidad neotropical y holártica (Quintana-Ascencio y González-Espínosa, 1993), su patrón sucesional de diversidad se asemeja al de bosques templados nórdicos de afinidad holártica. En los ecosistemas intertropicales con elementos de tipo neotropical, la diversidad no decrece en estados intermedios de la sucesión como en los ecosistemas templados, sino sigue ascendiendo hasta etapas maduras o "climax" (Richards, 1995), donde consecutivamente algunos disturbios naturales de baja intensidad, como la caída de árboles viejos por tormentas y huracanes, mantienen la diversidad de especies en niveles superiores más o menos constantes (Connell, 1978; Hobbs y Huenneke, 1992).

5.2.2 Implicaciones de la fragmentación forestal en la diversidad florística

El efecto que produce la intermediación de una área forestal como masa generadora de propágulos sobre la regeneración de agrohábitats incipientes, ha sido un aspecto ecológico poco estudiado en México (Purata, 1986; Romero-Romero, 1999) y en el resto del mundo (Lovejoy *et al.*, 1984; Shmida y Wilson, 1985). Gómez-Pompa y Bainbridge (1995) sugieren que éste aspecto pudo ser importante entre los sistemas agrícolas y los recursos forestales que manejaban los mayas prehispánicos de la península de Yucatán, de la Selva Lacandona y del Petén. La región bajo estudio fue analizada por Ochoa-Gaona y González-Espinosa (2000) con una investigación que en parte evaluó el tamaño, la forma y la relación espacial entre los diferentes parches de vegetación en dos municipios con distinto número poblacional rural, con el propósito de comprender los procesos del paisaje agrícola de Los Altos de Chiapas.

Algunas especies vegetales, de acuerdo a sus capacidades fisiológicas, pueden establecerse solamente en parches recién perturbados o en hábitats en estados serales avanzados o intermedios (Miles, 1979). La diversidad florística de las especies leñosas estará determinada por la composición vegetal de los agrohábitats contiguos, ya que los propágulos de las áreas adyacentes son más accesibles que los de las áreas lejanas. Los propágulos podrán desplazarse de un agrohábitat a otro u otros si existen los vectores adecuados para su dispersión, y podrán sobrevivir en los terrenos vecinos si éstos poseen condiciones climáticas favorables para su establecimiento, germinación y crecimiento. Si no existen dichos vectores y los agrohábitats adyacentes no presentan tales condiciones, entonces la extinción de las especies será probable, y por tanto la diversidad florística disminuirá (Purata, 1986; Brown y Lugo, 1990; Marshall y Hopkins, 1990; Dunning *et al.*, 1992; Dale *et al.*, 2000).

Los resultados obtenidos en esta investigación evidencian que existe en promedio una mayor riqueza, diversidad y equidad florística del estrato bajo en agrohábitats adyacentes a una

matriz arbolada, y una mayor dominancia de pocas especies en las parcelas circundadas por matrices predominantemente agrícolas. El constante flujo de propágulos de los hábitats arbolados hacia los agrohábitats incipientes más cercanos produjo un mayor aporte de especies y un mejor equilibrio entre el número de sus individuos. Este hecho, a su vez, influyó en la baja dominancia específica. La influencia de áreas forestales cercanas y el relativamente menor manejo antrópico al que son sometidos los matorrales, generó una mayor riqueza de especies en su estrato bajo, fueran éstas hierbas o plántulas de especies leñosas.

Puede sugerirse que el desarrollo sucesional de los agrohábitats bordeados por matrices forestales tomará menos tiempo. Purata (1986) encontró en la selva de Los Tuxtlas que el perímetro o borde forestal es un factor importante en el desarrollo de una composición florística más rica y más parecida a las comunidades maduras, además de influir en la velocidad de la sucesión. Bajo ello se concibe un mayor agrupamiento de especies y se facilita la reaparición de elementos edáficos fértiles, necesarios para nuevamente integrar el agrohábitat a la producción agrícola.

5.2.3 Relaciones entre la diversidad florística y la altitud

El gradiente altitudinal incluye modificaciones en la temperatura ambiental que pueden constituir un impedimento físico para la colonización de ciertas especies no adaptadas a ellas. El resultado se traduce en un descenso de la diversidad a lo largo de un gradiente de menor favorabilidad ambiental, es decir, de temperaturas más frías hacia mayores elevaciones (Beals, 1969; Whittaker y Niering, 1975).

Esta investigación pudo detectar que la posición altitudinal constituye un factor esencial en la distribución de las especies en el paisaje agrícola de la región. La riqueza de especies en el estrato bajo depende de la posición altitudinal y de la presencia de un dosel o un estrato superior

resistente que proteja o impida la exclusión de las especies intolerantes por efecto de las heladas. La mayor riqueza de especies observada en milpas y barbechos (agrohábítats con un solo estrato vertical) localizados en altitudes menores a los 2150 m de elevación, donde las temperaturas no son tan extremas, concuerda con lo anterior.

El efecto que producen las heladas al impedir la permanencia de algunas especies del estrato bajo en agrohábítats abiertos, desprovistos de un dosel protector, probablemente no es tan severo como el efecto provocado por el pastoreo que ejercen los diversos hatos sobre las especies, motivo por el cual la riqueza y la diversidad de especies no parecen responder ante tal variación en los pastizales evaluados. Algunas propuestas ecológicas como la de Connell y Slatyer (1977) aseguran que el estrés ambiental, en este caso por pastoreo, representa un factor de gran importancia en la determinación de la diversidad de las especies en un hábitat dado, incluso en mayor grado que la competencia entre las especies y las modificaciones climáticas generadas por la sucesión del hábitat.

Resulta claro entender que el aumento de la dominancia florística en un agrohábítat dado es una consecuencia que se relaciona de forma proporcionalmente inversa con el descenso de la diversidad florística. Whittaker (1965) así lo aseveró, y los barbechos, matorrales y acahuals ubicados en zonas por arriba de los 2240 m en este trabajo también lo sugieren. La riqueza y diversidad florística del estrato bajo disminuyen y la dominancia aumenta en zonas de mayor elevación altitudinal. Por su parte, las milpas no presentaron diferencias de dominancia entre ambas bandas de elevación, aun cuando su riqueza y diversidad fueron mayores por debajo de los 2150 m. Quizás este resultado esté relacionado con la equidad, ya que esta variable tampoco mostró diferencias ante la posición altitudinal. Lo anterior supone que la diversidad de las especies de este agrohábítat productivo, tanto en zonas bajas como en zonas altas, está muy cerca del máximo de diversidad posible, hecho por el cual no existen distinciones ni de dominancia, ni

de equidad. Además, observamos que los barbechos, agrohábittats con un uso del suelo relativamente menos intenso, mantienen una mejor equidad florística del estrato bajo en altitudes donde las heladas son menos frecuentes.

La dificultad para encontrar las parcelas inmersas en matrices de tipo forestal en sitios de baja altitud hizo pensar que la diversidad florística posiblemente estaba relacionada conjuntamente con el disturbio y la altitud, suponiendo que la diversidad menguaba en zonas bajas, donde la fragmentación forestal es mayor que en zonas altas. En zonas bajas donde el acceso no es difícil, la expansión e intensificación productiva es mayor que en zonas altas, donde el relieve topográfico se vuelve más accidentado e inaccesible (Ramírez-Marcial *et al.*, 1998). Sin embargo, este supuesto no pudo ser comprobado.

5.3 Consideraciones de conservación en Los Altos de Chiapas

La habilidad para preservar el máximo de biodiversidad conociendo las tendencias del dominio humano hacia los ecosistemas terrestres (Hannah *et al.*, 1994; Matson *et al.*, 1997; Noble y Dirzo, 1997) requiere un entendimiento mucho más completo, tanto de los sistemas naturales, como de los sistemas perturbados por el hombre. Entender como son alterados los ecosistemas por efecto de la agricultura, y desarrollar nuevas estrategias que aprovechen las interacciones ecológicas dentro y entre los agrohábittats, son aspectos cruciales para darle continuidad a la producción agrícola e impedir el abatimiento de los recursos naturales (Gómcz-Pompa y Bainbridge, 1995).

El mantenimiento de la biodiversidad esta claramente relacionado con la dinámica estructural y funcional del paisaje (Turner, 1989; Saunders *et al.*, 1991). La conservación de la máxima diversidad florística en Los Altos de Chiapas requerirá estrategias de manejo que permitan amplios períodos de descanso a la tierra, otorgando un paisaje heterogéneo a partir de

un mejor ordenamiento territorial de sus agrohábitats (Quintana-Ascencio *et al.*, 1992). Urge dirigir acciones de conservación de áreas contiguas o conectadas que contengan agrohábitats preferentemente en etapas sucesionales maduras, que demuestren una mayor riqueza y distribución de sus elementos florísticos, con el propósito de mejorar el flujo de propágulos entre ellos y hacia áreas aledañas recién abandonadas después de su producción (Franklin, 1993; Dale *et al.*, 2000). Bajo estas condiciones las especies primarias podrán escapar de las extinciones y recolonizar nuevas áreas vacías (Mann y Plummer, 1993; Lacher *et al.*, 1999).

El uso del suelo, la posición altitudinal, el tipo de matriz circundante y la edad seral de cada agrohábitat son factores determinantes de su diversidad florística. Sin embargo, faltan por entender algunos otros procesos ecológicos del paisaje que alteran las poblaciones de especies de los agrohábitats. La dispersión de las especies es uno de ellos (Ramírez-Marcial *et al.*, 1992). Es necesario encaminar estudios más precisos para encontrar las condiciones estructurales del paisaje a través de las cuales se pueda mantener eficientemente el intercambio de especies primarias entre los agrohábitats de la región.

Instrumentar prácticas en el uso y manejo del suelo que sean compatibles con los recursos naturales del paisaje también resulta necesario. Las prácticas en el uso del suelo que contribuyen a una degradación edáfica reducen la productividad del sitio al afectar la composición de las especies (Altieri, 1988; Olson y Francis, 1995). Los planeamientos de ordenamiento territorial deberán delimitar las áreas de pastoreo, ya que el ramoneo de varias especies leñosas que crecen en el estrato bajo es uno de los principales factores que impide o restringe el desarrollo sucesional de las comunidades vegetales (Quintana-Ascencio *et al.*, 1992; Ramírez-Marcial *et al.*, 1996). Del mismo modo, se necesita meditar sobre sistemas de producción de ganado que asemejen el grado de perturbación que ha mantenido milenariamente la agricultura tradicional. Recordemos que los pastizales fueron los agrohábitats que más fuertemente modificaron la

dinámica del uso del suelo, mostrando una expansión acelerada en los últimos años (30%, entre 1975 y 1991; De Jong *et al.*, 1999). Además, en este estudio fue el agrohábitat menos diverso y el que presentó una mayor dominancia florística.

La agricultura tradicional de roza, tumba y quema parece poco útil cuando las tierras fértiles son escasas. Los procesos sucesionales pueden ser manipulados para asegurar una productividad sustentable (Caamal y Del Amo, 1987; Montagnini y Mendelsohn, 1997), una meta más de la restauración ecológica. El campesino con varios agrohábitats debería combinar áreas productivas con áreas de restauración que propicien condiciones que mejoren la calidad del suelo, asegurando la sustentabilidad de sus sistemas productivos. En África se ha practicado con excelentes resultados el achique de los períodos de descanso (Watters, 1971). En el último ciclo de cultivo se siembran especies aceleradoras de la sucesión como algunas leguminosas fijadoras de nitrógeno, quienes reciben los mismos cuidados que las plantas cultivadas. Cuando los períodos de cultivo son extendidos, los rendimientos son cada vez menores como consecuencia de la disminución de la fertilidad del suelo (Pool-Novelo, 1997). En Los Altos de Chiapas, es difícil que los campesinos puedan mantener una agricultura permanente por la clase de terrenos tan accidentados que poseen. El reposo o descanso que se otorga a las parcelas productivas es necesario para un mayor rendimiento agrícola. Los sistemas trashumantes aprovechan algunos recursos producidos por la sucesión secundaria en las parcelas en descanso. Recientemente se ha mencionado que los agrohábitats que secundan sucesionalmente a los sistemas de cultivo deberían mejorarse, como una medida alternativa a la producción agrícola (Montagnini y Mendelsohn, 1997; Chazdon, 1998). El mejoramiento es posible si se garantiza la permanencia o la introducción artificial de algunas especies que pudieran servir como alimento, medicina, ornamento, restauradoras de fertilidad, combustible y madera; servicios y productos que pudieran aprovecharse ya sea para autoabasto, para comercializarlos o conservarlos para muestra

de un ecoturismo. En la medida que se comprenda mejor el aprovechamiento de estos servicios y productos se formularan alternativas de desarrollo comunitario a los pueblos locales a partir de las diversas unidades del paisaje que albergan sus terrenos. También, resulta necesario un mayor y mejor conocimiento ecológico de las distintas especies “rentables”, no sólo vegetales (por ejemplo hongos e insectos) que exhibe en su desarrollo sucesional cada agrohábitat.

El mantenimiento a largo plazo de la diversidad biológica en los agrohábitats del paisaje agrícola de Los Altos de Chiapas requiere de una estrategia de manejo que anteponga los patrones ecológicos del paisaje sobre los intereses políticos y económicos locales. Es preciso entender que la pérdida de la biodiversidad repercute en los medios culturales, económicos y ecológicos (McCollin *et al.*, 2000), perdiéndose a la vez la oportunidad de contar con una fuente incalculable de bienes y servicios. Desafortunadamente esta condición es muy difícil de cumplir en un estado donde existe una problemática social muy compleja y económicamente muy polarizada, lo cual requiere en primera instancia que se combata decididamente la pobreza extrema y se reconozcan los derechos y costumbres de la gente indígena.

6. REFERENCIAS

- Aide TM, Zimmerman JK, Rosario M y Marcano H (1996) Forest recovery in abandoned cattle pastures along an elevational gradient in Northeastern Puerto Rico. *Biotropica* 28: 537-548
- Altieri MA (1988) The impact, uses, and ecological role of weeds in agroecosystems. En: Altieri MA y Liebman M (eds) *Weed Management in Agroecosystems: Ecological Approaches*. CRC Press, Boca Ratón
- Arias-Reyes LM (1980) Relación entre Agrohábítats y Variantes del Complejo *Phaseolus coccineus* L. en la Mesa Central de Chiapas, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca
- Auclair AN y Goff FG (1971) Diversity relations of upland forests in the Western Great Lakes area. *American Naturalist* 105: 499-529
- Barbour MG, Burk JH y Pitts WD (1987) *Terrestrial Plant Ecology*. Segunda edición, Benjamin/Cummings, Menlo Park
- Bazzaz FA (1975) Plant species diversity in old-field successional ecosystems in Southern Illinois. *Ecology* 56: 485-488
- Bazzaz FA (1996) *Plants in Changing Environments: Linking Physiological, Population, and Community Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge
- Beals EW (1969) Vegetational change along altitudinal gradients. *Science* 165: 981-985
- Bengtsson J, Nilsson SG, Franc A y Menozzi P (2000) Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management* 132: 39-50

- Berlin B, Breedlove DE y Raven PH (1974) Principles of Tzeltal Plant Classification, an Introduction to the Botanical Ethnography of a Mayan Speaking People of Highland Chiapas. Academic Press, Nueva York
- Billings WD (1977) Las Plantas y el Ecosistema. Tercera edición, Herrero Hermanos Sucesores, México, D.F.
- Boutin C y Jobin B (1998) Intensity of agricultural practices and effects on adjacent habitats. Ecological Applications 8: 544-557
- Breedlove DE (1981) Flora of Chiapas. Part 1. Introduction to the Flora of Chiapas. California Academy of Sciences, San Francisco
- Breedlove DE (1986) Listados Florísticos de México. IV. Flora de Chiapas. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Brown JH (1988) Species diversity. En: Myers AA y Giller PS (eds) Analytical Biogeography: An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distribution, pp 57-89. Chapman & Hall, Londres
- Brown S y Lugo AE (1990) Tropical secondary forests. Journal of Tropical Ecology 6: 1-32
- Burnett M, August PV y Brown J (1998) The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity. I. A patch-scale perspective. Conservation Biology 12. 363-370
- Bunce RGH y Howard DC (1990) Species Dispersal in Agricultural Habitats. Belhaven Press, Londres
- Caamal A y Del Amo S (1986) Comparación de la dinámica de especies arvenses en sistemas de policultivo y monocultivo. Biotica 11: 127-135
- Caamal A y Del Amo S (1987) La milpa múltiple como punto de partida del manejo de la sucesión secundaria. Turrialba 37: 195-210

- Chacón JC y Gliessman SR (1982) Use of the "non-weed" concept in traditional tropical agroecosystems of South-Eastern México. *Agro-ecosystems* 8: 1-11
- Chazdon R (1998) Tropical forests (log 'em or leave 'em). *Science* 281: 1295-1296
- Chapin FS y Körner C (1996) Arctic and alpine biodiversity: its patterns, causes and ecosystem consequences. En: Mooney HA, Cushman JH, Medina E, Sala OE y Schulze E (eds) *Functional Role of Biodiversity: A Global Perspective*, pp 7-32. Wiley, Nueva York
- Collier GA (1976) *Planos de Interacción del Mundo Tzotzil*. Instituto Nacional Indigenista, Consejo Nacional para la Cultura y las Artes, México, D.F.
- Collins SL (1990) Patterns of community structure during succession in tallgrass prairie. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 117: 397-408
- Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310
- Connell JH y Slatyer RO (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144
- Dale VH, Brown S, Hacuber RA, Hobbs NT, Huntly N, Naiman RJ, Riebsame WE, Turner MG y Valone TJ (2000) Ecological principles and guidelines for managing the use of land. *Ecological Applications* 10: 639-670
- Daubenmire R (1968) *Plant Communities: A Textbook of Plant Synecology*. Harper & Row, Nueva York
- Daubenmire R (1974) *Plants and Environment*. Wiley, Nueva York
- Davidse G, Sousa MS y Chater AO (1994) *Flora Mesoamericana*, Vol. 6. Instituto de Biología (UNAM), Missouri Botanical Garden, The Natural History Muscum (Londres), México, D.F.

- De Jong BHI, Cairns MA, Haggerty P, Ramírez-Marcial N, Ochoa-Gaona S, Mendoza-Vega J, González-Espinosa M y March-Mifsut I (1999) Land-use change and carbon flux between 1970s and 1990s in central highlands of Chiapas, Mexico. *Environmental Management* 23: 373-385
- Driessen PM y Dudal R (1989) *Lecture Notes on the Major Soils of the World. Geography, Formation, Properties and Use.* Agricultural University of Wageningen (Holanda), Catholic University of Leuven (Bélgica), Leuven
- Drury WH y Nisbet IC (1973) Succession. *Journal of the Arnold Arboretum* 54: 331-368
- Dunning JB, Danielson BJ y Pullian HR (1992) Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65: 169-175
- Espinosa-García FJ y Sarukhán J (1997) *Manual de Malezas del Valle de México.* Instituto de Ecología (UNAM), Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Farjon A y Styles BT (1997) *Pinus (Pinaceae).* Flora Neotropica, Monograph 75. The New York Botanical Garden, Nueva York
- Fitzpatrick EA (1978) *Introducción a las Ciencias del Suelo.* Publicaciones Cultural, México, D.F.
- Fox J, Truong DM, Rambo AT, Tuyen NP, Cuc LT y Leisz S (2000) Shifting cultivation: a new old paradigm for managing tropical forests. *BioScience* 50: 521-528
- Franklin JF (1993) Preserving biodiversity: species, ecosystems, or landscapes? *Ecological Applications* 3: 202-205
- Freidenburg LK (1998) Physical effects of habitat fragmentation. En: Fiedler PL y Kareiva PM (eds) *Conservation Biology for the Coming Decade*, pp 66-79. Chapman and Hall, Nueva York

- Fujisaka S, Escobar G y Veneklaas EJ (2000) Weedy fields and forests: interactions between land use and the composition of plant communities in the Peruvian Amazon. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 78: 175-186
- Galindo-Jaimes L, González-Espinosa M, Quintana-Ascencio PF y García-Barríos LE (2000) Structure of trees and composition of the stands with varying dominance by *Pinus* spp. in the highlands of Chiapas, Mexico. En prensa, *Plant Ecology*
- García E (1987) *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köeppen*. México, D.F.
- García-Barríos LE, García-Barríos R y Alvarez-Buylla E (1991) *Lagunas: Deterioro Ambiental y Tecnológico en el Campo Semiproletarizado*. El Colegio de México, México, D.F.
- Gentry JL Jr. y Standley PC (1974) *Flora of Guatemala*. Fieldiana: Botany 24, Parte X
- Gibson DJ, Adams ED, Ely JS, Gustafson DJ, McEwen D y Evans TR (2000) Eighteen years of herbaceous layer recovery of a recreation area in a mesic forest. *Journal of the Torrey Botanical Society* 127: 230-239
- Gliessman SR (1990) *Agroecology: Researching the Ecological Basis for Sustainable Agriculture*. Springer-Verlag, Nueva York
- Gómez-Pompa A (1971) Posible papel sucesional de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. *Biotropica* 3: 125-135
- Gómez-Pompa A y Bainbridge DA (1995) Tropical forestry as if people mattered. En: Lugo AE y Lowe C (eds) *Tropical Forests: Management and Ecology*, pp 408-422. Springer Verlag, Nueva York

González-Espinosa M, Ochoa-Gaona S, Ramírez-Marcial N y Quintana-Ascencio PF (1995)

Current land-use trends and conservation of old-growth forest habitats in the highlands of Chiapas, México. En: Wilson MH, Sader SA y Estrada A (eds) Conservation of Neotropical Migratory Birds in Mexico, pp 190-198. Smithsonian Institution Press, Washington

González-Espinosa M, Ochoa-Gaona S, Ramírez-Marcial N y Quintana-Ascencio PF (1997)

Contexto vegetacional y florístico de la agricultura. En: Parra-Vázquez MR y Díaz-Hernández BM (eds) Los Altos de Chiapas: Agricultura y Crisis Rural, pp 95-117. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas

González-Espinosa M, Quintana-Ascencio PF, Ramírez-Marcial N y Gaytán-Guzmán P (1991)

Secondary succession in disturbed Pinus-Quercus forests in the highlands of Chiapas, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2: 351-360

González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N, Ochoa-Gaona S y De Jong BHJ (1999) Human

disturbance and tree diversity in the highlands of Chiapas, México. En prensa, *Journal of Vegetation Science*

Grime JP (1973) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344-347

Grime JP (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111: 1169-1194

Grubb PJ (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107-145

Grubb PJ (1987) Some generalizing ideas about colonization and succession in green plants and fungi. En: Gray AJ, Crawley MJ y Edwards PJ (eds) Colonization, succession and stability. Blackwell, Oxford.

- Halffter G y Ezcurra E (1992) ¿Qué es la biodiversidad? En: Halffter G (ed) La Diversidad Biológica de Iberoamérica, Vol. I. Acta Zoológica Mexicana (Num. Esp.), pp 3-24. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa
- Hamilton LS, Juvik JO y Scatena FN (1995) The Puerto Rico Tropical Cloud Forest Symposium: introduction and workshop synthesis. En: Hamilton LS, Juvik JO y Scatena FN (eds) Tropical Montane Cloud Forests, pp 1-23. Ecological Studies 110, Springer-Verlag, Nueva York
- Hannah L, Lohse D, Hutchinson C, Carr JL y Lankerani L (1994) A preliminary inventory of human disturbance of world ecosystems. *Ambio* 23: 246-250
- Harper JL (1977) Population biology of plants. Academic Press, London
- Harris LD (1984) The Fragmented Forest: Island Biogeography Theory and the Preservation of Biotic Diversity. University of Chicago Press, Chicago
- Hitchcock AS (1971) Manual of the Grasses of the United States. Vol. I y II. Dover Publications, Nueva York
- Hobbs RJ y Huenneke LF (1992) Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology* 6: 324-337
- Holt JS (1988) Ecological and physiological characteristics of weeds. En: Altieri MA y Liebman M (eds) Weed Management in Agroecosystems: Ecological Approaches. CRC Press, Boca Ratón
- Humphrey RR (1962) Range Ecology. The Ronald Press Company, Nueva York
- Huston MA (1994) Biological Diversity: The Coexistence of Species on Changing Landscapes. Cambridge University Press, Cambridge
- INEGI (1994) Carta Topográfica. Escala: 1:50 000, Hojas E15D52 y E15D62. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México, D.F.

- Kempton RA (1979) The structure of species abundance and measurement of diversity.
Biometrics 35: 307-321
- Krebs CJ (1999) Ecological Methodology. Benjamin/Cummings, Menlo Park
- Lacher TE, Slack RD, Coburn LM y Goldstein MI (1999) The role of agroecosystems in wildlife biodiversity. En: Collins WW y Qualset CO (eds) Biodiversity in Agroecosystems, pp 147-165. CRC Press, Boca Ratón
- Lee-Whiting TA (1994) La antigua historia de las etnias de Chiapas. En: Armendáriz ML (ed) Chiapas, una Radiografía, pp 55-69. Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Lovejoy TE, Rankin JM, Bierregard RO, Brown KS, Emmons LH y Van de Voort ME (1984) Ecosystem decay of Amazon remnants. En: Nitecki MH (ed) Extinctions, pp 295-325. University of Chicago Press, Chicago
- Lovett JC (1996) Elevational and altitudinal changes in tree associations and diversity in the Eastern Arc Mountains of Tanzania. Journal of Tropical Ecology 12: 629-650
- Macdonald DW y Smith H (1990) Dispersal, dispersion and conservation in the agricultural ecosystem. En: Bunce RGH y Howard DC (eds) Species Dispersal in Agricultural Habitats, pp 18-63. Belhaven Press, Londres
- Magurran AE (1988) Ecological Diversity and its Measurement. Princeton University Press, Princeton
- Mann C y Plummer M (1993) The high cost of biodiversity. Science 25: 1868-1871
- Margalef R (1978) Perspectivas de la Teoría Ecológica. Blume, Barcelona
- Marshall EJP y Hopkins A (1990) Plant species composition and dispersal in agricultural land. En: Bunce RGH y Howard DC (eds) Species Dispersal in Agricultural Habitats, pp 98-116. Belhaven Press, Londres

- Matias-Alonso M (1997) *La Agricultura Indígena en la Montaña de Guerrero*. Plaza y Valdés, México, D.F.
- Matson PA, Parton WJ, Power AG y Swift MJ (1997) Agricultural intensification and ecosystems properties. *Science* 277: 504-508
- McCollin D, Moore L y Sparks T (2000) The flora of a cultural landscape: environmental determinants of change revealed using archival sources. *Biological Conservation* 92: 249-263
- Mera-Ovando LM (1989) Condiciones naturales para la producción. En: Parra-Vázquez MR (ed) *El Subdesarrollo Agrícola en Los Altos de Chiapas*, pp 21-82. Universidad Autónoma de Chapingo, Chapingo
- Meyer WB y Turner II BL (1992) Human population growth and global land-use/cover change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 39-61
- Miles J (1979) *Vegetation Dynamics*. Chapman & Hall, Nueva York
- Miles J (1987) Vegetation succession: past and present perceptions. En: Gray AJ, Crawley MJ y Edwards PJ (eds) *Colonization, Succession and Stability*, pp 1-29. Blackwell, Oxford
- Miranda F (1952) *La Vegetación de Chiapas*. Ediciones del Gobierno del Estado, Tuxtla Gutiérrez
- Montagnini F y Mendelsohn RO (1997) Managing forest fallows: improving the economics of swidden agriculture. *Ambio* 26: 118-123
- Mueller-Dombois D y Ellenberg H (1974) *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. Wiley, Nueva York
- Müllerried FK (1982) *Geología de Chiapas*. Gobierno del Estado de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez

- Nahed-Toral J (1999) Alternativas para el Desarrollo de Sistemas de Producción Ovina Sostenible en Los Altos de Chiapas. Tesis Doctoral, UNAM, Facultad de Veterinaria y Zootecnia, México, D.F.
- Nash DL y Williams LO (1976) Flora of Guatemala. Fieldiana: Botany 24, Parte XII.
- Nichols WF, Killingbeck KT y August PV (1998) The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity. II. A landscape perspective. *Conservation Biology* 12: 371-379
- Noble IR y Dirzo R (1997) Forests as human-dominated ecosystems. *Science* 277: 522-525
- Noss RF (1991) Landscape connectivity: different functions as different scales. En: Hudson WE (ed) *Landscape Linkages and Biodiversity*, pp 27-39. Island Press, Washington, D.C.
- Ochoa-Gaona S (2000) El Proceso de Fragmentación de los Bosques en Los Altos de Chiapas y su Efecto sobre la Diversidad Florística. Tesis de Doctorado, UNAM, Facultad de Ciencias, México, D.F.
- Ochoa-Gaona S y González-Espinosa M (2000) Land-use and deforestation in the highlands of Chiapas, Mexico. *Applied Geography* 20: 17-42
- Odum EP (1969) The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270
- Olson RK (1995) Diversity in agricultural landscapes. En: Olson RK, Francis C y Kaffka S (eds) *Exploring the Role of Diversity in Sustainable Agriculture*, pp 121-160. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America, Madison
- Olson RK y Francis A (1995) A hierarchical framework for evaluating diversity in agroecosystems. En: Olson RK, Francis C y Kaffka S (eds) *Exploring the Role of Diversity in Sustainable Agriculture*, pp 5-34. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America, Madison

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

- Opdam P (1990) Dispersal in fragmented populations: the key to survival. En: Bunce RGH y Howard DC (eds) *Species Dispersal in Agricultural Habitats*, pp 3-17. Belhaven Press, Londres
- Pakeman RJ, Attwood JP y Englen J (1998) Sources of plants colonizing experimentally disturbed patches in an acidic grassland, in Eastern England. *Journal of Ecology* 86: 1032-1041
- Pannier F (1975) Physioecological problems in the tropics. En: Golley FB y Medina E (eds) *Tropical Ecological Systems. Trends in Terrestrial and Aquatic Research*, pp 7-16. *Ecological Studies Vol. 11*, Springer-Verlag, Nueva York
- Parra-Vázquez MR (1989) *El Subdesarrollo Agrícola en Los Altos de Chiapas*. Universidad Autónoma de Chapingo, Chapingo
- Parra-Vázquez MR y Díaz-Hernández BM (1997) *Los Altos de Chiapas: Agricultura y Crisis Rural*. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas
- Patchey OL (2000) Species diversity, species extinction, and ecosystem function. *American Naturalist* 155: 696-702
- Pickett STA (1976). Succession: an evolutionary interpretation. *American Naturalist* 110: 107-119
- Pielou EC (1975) *Ecological Diversity*. Wiley, Nueva York
- Poiani KA, Richter BD, Anderson MG y Richter HE (2000) Biodiversity conservation at multiple scales: functional sites, landscapes, and networks. *BioScience* 50: 133-146
- Ponce R y Cuanalo-De la Cerda H (1977) La regionalización del ambiente basada en la fisiografía y su utilidad en la producción agropecuaria. En: Hernández-Xolocotzi E (cd) *Agroecosistemas de México: Contribuciones a la Enseñanza, Investigación y Divulgación Agrícola*, pp 41-69. Colegio de Postgraduados, Chapingo

Pool-Novelo L (1997) Intensificación de la agricultura tradicional y cambios en el uso de suelo.

En: Parra-Vázquez RM y Díaz-Hernández BM (eds) Los Altos de Chiapas: Agricultura y Crisis Rural, pp 1-22. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas

Purata SE (1986) Floristic and structural changes during old-field succession in the Mexican tropics in relation to the site history and species availability. *Journal of Tropical Ecology* 2: 257-276

Quinn JP y Harrison SP (1988) Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness: evidence from biogeographic patterns. *Oecologia* 75: 135-140

Quintana-Ascencio PF y González-Espinosa M (1993) Afinidad fitogeográfica y papel sucesional de la flora leñosa de los bosques de pino-encino de Los Altos de Chiapas. *Acta Botánica Mexicana* 21: 43-57

Quintana-Ascencio PF, González-Espinosa M y Ramírez-Marcial N (1992) Acorn removal, seedling survivorship, and seedling growth of *Quercus crispipilis* in successional forests of the highlands of Chiapas, Mexico. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 119: 6-18

Ramakrishnan PS (1988) Successional theory: implications for weed management in shifting agriculture, mixed cropping, and agroforestry systems. En: Altieri MA y Liebman M (eds) *Weed Management in Agroecosystems: Ecological Approaches*. CRC Press, Boca Ratón

Ramírez-Marcial N (1989) Banco y Lluvia de Semillas en la Sucesión de Bosques de Pino-Encino de Los Altos de Chiapas. Tesis de Licenciatura, UNAM, Escuela Nacional de Estudios Profesionales Zaragoza, México, D.F.

Ramírez-Marcial N, González-Espinosa M y García-Moya E (1996) Establecimiento de *Pinus* spp. y *Quercus* spp. en matorrales y pastizales de Los Altos de Chiapas, México. *Agrociencia* 30: 249-257

- Ramírez-Marcial N, González-Espinosa M y Quintana-Ascencio PF (1992) Banco y lluvia de semillas en comunidades sucesionales de bosques de pino-encino de Los Altos de Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* 20: 59-75
- Ramírez-Marcial N, González-Espinosa M y Williams-Linera G (2001) Anthropogenic disturbance and tree diversity in Montane Rain Forests in Chiapas, Mexico. En prensa, *Forest Ecology and Management*
- Ramírez-Marcial N, Ochoa-Gaona S, González-Espinosa M y Quintana-Ascencio PF (1998) Análisis florístico y sucesional en la Estación Biológica Cerro Huitepec, Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* 44: 59-85
- Ramos-Maza R (1994) Chiapas: geografía de la transición. En: Armendáriz ML (ed) *Chiapas, una Radiografía*, pp 19-37. Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Richards PW (1995) *The Tropical Rain Forest: An Ecological Study*. Segunda edición, Cambridge University Press, Cambridge
- Richardson DM (1998) Forestry trees as invasive aliens. *Conservation Biology* 12: 18-26
- Richardson DM y Bond WJ (1991) Determinants of plant distribution: evidence from pine invasions. *American Naturalist* 137: 639-668
- Ricklefs RE (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-171
- Ricklefs RE y Miller GL (2000) *Ecology*. Cuarta edición, Freeman, Nueva York
- Romero-Romero MA (1999) *Sucesión y Composición Florística en Acahuals Derivados de la Selva Húmeda de Montaña de Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca, México*. Tesis de Licenciatura, UNAM, Facultad de Ciencias, México, D.F.
- Rzedowski J y Calderón-De Rzedowski G (1979) *Flora Fanerógama del Valle de México*, Vol. I. Compañía Editorial Continental, México, D.F.

- Rzedowski J y Calderón-De Rzedowski G (1985) Flora Fanerogámica del Valle de México, Vol. II. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (IPN), Instituto de Ecología, A.C. México, D.F.
- Rzedowski J y Calderón-De Rzedowski G (1990) Flora Fanerogámica del Valle de México, Vol. III. Instituto de Ecología, A.C., Pátzcuaro
- Sánchez-Sánchez O (1969) La Flora del Valle de México. Herrero, México, D.F.
- Saunders D, Hobbs RJ y Margules CR (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18-32
- Saxena KG y Ramakrishnan PS (1984) Herbaceous vegetation development and weed potential in slash and burn agriculture (Jhum) in N.E. India. *Weed Research* 24: 135-142
- Scheiner SM y Rey-Benayas JM (1994) Global patterns of plant diversity. *Evolutionary Ecology* 8: 331-347
- Shmida A y Wilson MV (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12: 1-20
- Shimwell DW (1971) *The Description and Classification of Vegetation*. University of Washington Press, Seattle
- Siegel S y Castellan NJ (1995) *Estadística no Paramétrica Aplicada a las Ciencias de la Conducta*. Cuarta edición, Trillas, México, D.F.
- Smith AR (1981) Pteridophytes. En: Brecklove DE (ed) *Flora of Chiapas, Part 2*. California Academy of Sciences, San Francisco
- Soto-Pinto ML (1997) Plantas útiles no convencionales para el desarrollo de los sistemas productivos. En: Parra-Vázquez RM y Díaz-Hernández BM (eds) *Los Altos de Chiapas: Agricultura y crisis Rural*, pp 119-147. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas

- Sousa WP (1979) Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity. *Ecology* 60: 1225-1239
- Sousa WP (1984) The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353-391
- Standley PC (1920-1926) Trees and shrubs of México. *Contributions from The United States National Herbarium* 23: 1-1721
- Standley PC y Steyermark JA (1946-1966) Flora of Guatemala. *Fieldiana: Botany* 24, Partes I-VI
- Standley PC y Williams LO (1961-1975) Flora of Guatemala. *Fieldiana: Botany* 24, Partes VII-XI
- Steel RG, Torrie JH y Dickey DA (1997) *Principles and Procedures of Statistics: A Biometrical Approach*. Tercera edición, McGraw-Hill, Nueva York
- Tena-Morelos C (1996) Efecto del Uso Forestal sobre la Diversidad Florística de Bosques de Pino-Encino en Los Altos de Chiapas, México. Tesis de Maestría. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas
- Toky OP y Ramakrishnan PS (1983) Secondary succession following slash and burn agriculture in North-Eastern India. II. Nutrient cycling. *Journal of Ecology* 71: 747-757
- Turner MG (1989) Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 171-197
- Turner IM y Corlett RT (1996) The conservation value of small, isolated fragments of lowland rain forest. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 330-333
- Uhl C, Clark H y Clark K (1982) Successional patterns associated with slash-and-burn agriculture in the Upper Río Negro region of the Amazon Basin. *Biotropica* 14: 249-254

- Underwood AJ (1997) Experiments in Ecology: Their Logical Design and Interpretation Using Analysis of Variance. Cambridge University Press, Cambridge
- Villaseñor JL (1993) La familia Asteraceae en México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, Vol. Esp. (XLIV): 117-124
- Walker KS y Gillett HJ (1998) 1997 IUCN Red List of Threatened Plants. WCMC, IUCN, Gland, Cambridge
- Watters RF (1971) La Agricultura Migratoria en América Latina. FAO: Cuadernos de Fomento Forestal. No. 17, Roma
- Whittaker RH (1965) Dominance and diversity in land plant communities. Science 147: 250-260
- Whittaker RH (1972) Evolution and measurement of species diversity. Taxon 21: 213-251
- Whittaker RH (1975) Communities and Ecosystems. Macmillan Publishing, Nueva York
- Whittaker RH y Niering WA (1975) Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. V. Biomass, production, and diversity along the elevation gradient. Ecology 56: 771-790
- Wilson JB (1990) Mechanisms of species coexistence: twelve explanations for Hutchinson's "Paradox of the Plankton": evidence from New Zealand plant communities. New Zealand Journal of Ecology 13: 17-42
- Woodwell GM (1970) Effects of pollution on the structure and physiology of ecosystems. Science 168: 429-433
- Zobel M (1992) Plant species coexistence - the role of historical, evolutionary and ecological factors. Oikos 65: 314-320

nexo 1. Listado florístico de agrohábitats del área centro de Los Altos de Chiapas entre los 1770 - 2530 m de altitud. I: Forma de crecimiento (1 = anual o bienal, 2 = hierba perenne, 3 = bejuco, 4 = helecho o afín, 5 = arbusto, 6 = árbol del interior o subdósel, 7 = árbol de dosel). II: Altitud (1 = 1770 - 2150 m, 2 = 2240 - 2530 m) III: Promedio del valor de importancia relativa (véase Materiales y Métodos) para las especies del estrato bajo (ML = milpa, BR = barbecho, PS = pastizal, MT = matorral, AC = acahual) IV: Promedio del valor de importancia relativa para las especies del estrato alto. V: Estatus en la lista roja de especies amenazadas (LR = en menor riesgo, R = rara, VU = vulnerable; Walker y Gillett, 1998)
 * Especie exótica

AXON	I	II	III			IV		V
			ML	BR	PS	MT	AC	
TRIDOPHYTES								
ERIDOPHYTES								
ATHEACEAE								
<i>Phosoria quadripinnata</i> (Gmel.) C Chr	4	1, 2	0.07	0.12			0.26	0.13
PODIACEAE								
<i>Podium complanatum</i> L.	4	1					0.49	
HIOGLOSSACEAE								
<i>Trychium decompositum</i> Martens et Galeotti	4	1, 2	0.07	0.11	0.02	0.28	0.22	
<i>Hioglossum crotalophoroides</i> Walter	4	1, 2	0.09	0.03		0.09		
LYPODIACEAE								
<i>Antum andicola</i> Liebm.	4	1, 2		0.06		0.06	0.69	
<i>Plenium monanthes</i> L.	4	1		0.01				
<i>Ulanthes hirsuta</i> Link	4	2				0.09		
<i>Podium fraternum</i> Schlecht et Cham.	4	1		0.07				
<i>Podium plebeium</i> Schlecht. et Cham.	4	1, 2		0.03			0.03	
<i>Podium plesiosorum</i> Kuntze	4	1, 2				0.08	0.10	
<i>Podium polypodioides</i> (L.) Watt.	4	1			0.01			
<i>Podium aquilinum</i> (L.) Kuhn	4	1, 2	1.63	2.30	0.14	1.92	0.93	5.09 3.63
<i>Polypieris torresiana</i> (Gaud.) Alston	4	1	0.01					
Gymnosperms								
CONIFERACEAE								
<i>Pinus benthamii</i> S. End. var. <i>indleyi</i> Kloetsch	7	2					0.31	
<i>Pinus comstana</i> Martinez	6	1						0.17 VU
DIPTEROCARPACEAE								
<i>Dipterocarpus ayacahuite</i> Ehr. ex Schlecht. var. <i>ayacahuite</i>	7	2					0.35	0.20 R
<i>Dipterocarpus devoniana</i> Lindl.	7	1						0.34 VU
<i>Dipterocarpus montezumae</i> A.B. Lambert var. <i>montezumae</i>	7	1, 2					0.06	0.93
<i>Dipterocarpus oocarpa</i> Schiede ex Schlecht. var. <i>oocarpa</i>	7	2		0.05				
<i>Dipterocarpus pseudostrabus</i> Lindl. var. <i>pseudostrabus</i>	7	2		0.01			0.70	1.23
<i>Dipterocarpus pseudostrabus</i> Lindl. var. <i>apulecensis</i> G.R. Shaw	7	1, 2				0.14	0.06	0.17 R
<i>Dipterocarpus tecunumanii</i> Figuluz et J.P. Perry	7	1, 2		0.02	0.01	0.13	0.02	2.50 2.68 VI

Anexo I. Continuación

TAXON	I	II	III			IV		V
			ML	BR	PS	MT	AC	
ANGIOSPERMAE: Dicotyledoneae								
ACANTHACEAE								
<i>Dyschoriste capitata</i> (Oerst.) O. Kuntze	2	1, 2	0.11	0.97	0.05	0.64	1.07	
<i>Pseuderanthemum fasciculatum</i> (Oerst.) Leonard	2	1				0.04		
<i>Pseuderanthemum</i> aff. <i>praecox</i> (Benth.) Leonard	2	1, 2		0.40		0.43	0.69	
<i>Ruellia lactea</i> Cav	2	1		0.01	0.05			
ACTINIDACEAE								
<i>Saurauia latipetala</i> Hemsl	6	1, 2	0.01					0.09 VU
<i>Saurauia scabrida</i> Hemsl	6	1				0.07	0.19	LR
AMARANTHACEAE								
<i>Amaranthus hybridus</i> L.	1	1, 2	0.66	0.03		0.03		
<i>Aeschynomene celosia</i> L.	2	1, 2	0.34	0.10	0.02	0.23	0.08	
ANACARDIACEAE								
<i>Anacardium occidentale</i> L.	5	1, 2					0.46	0.23 1.41
<i>Anacardium occidentale</i> var. <i>terebinthifolia</i> Schlecht et Cham.	5	1, 2	0.01			0.06	1.62	0.64 1.92
PIACEAE								
<i>Panicum ebracteata</i> (Rose) M. et C.	2	2					0.12	0.11
<i>Panicum longipedunculata</i> Coult. et Kosp.	2	1	0.01					
<i>Panicum erecta</i> (Hudson) Coville	2	2				0.12		
<i>Panicum montanum</i> Humb. et Bonpl. ex Schult.	1	1, 2	1.12	0.42	0.50	0.71	0.08	
<i>Panicum smithii guatemalensis</i> Coult. et Rose	2	1, 2	0.02	0.02			0.09	
<i>Panicum carinac</i> F. Delaroché	2	2			0.35	0.14		
<i>Panicum ghiesbreghtii</i> Deene	2	1, 2	0.01	0.09				
<i>Panicum gracile</i> Delar.	2	1, 2	0.20	0.46	0.87	0.47	0.87	
<i>Panicum scaposum</i> Turcz.	2	1, 2	0.03		0.13			
<i>Panicum umbellata</i> L.	2	1, 2	0.05	0.01			1.49	
<i>Panicum renifolia</i> Lag.	2	1, 2	0.20	0.18	0.18	0.74	3.01	
<i>Panicum liberta</i> (Ham. et Schlecht)	2	2					0.07	
RUBIACEAE								
<i>Rubiacela</i> spp. <i>pringlei</i> (Standl.) Edwin	5	1						0.23
<i>Rubiacela</i> ssp. <i>chirapensis</i>	5	1					0.42	1.27 VU
RUBIACEAE								
<i>Rubiacela</i> spp. <i>pringlei</i> (Standl.) Edwin	6	1						0.05
<i>Rubiacela</i> ssp. <i>chirapensis</i>	6	1						0.09 VU
<i>Rubiacela</i> ssp. <i>chirapensis</i> (Kunth) Deene et Planchon	6	1, 2					0.09	0.21
TEPIDIACEAE								
<i>Tepidium auriculata</i> Kunth	2	1, 2		0.05		0.01	0.01	0.06 0.12
<i>Tepidium contraxerbum</i> S. et M.	2	1	0.01					
<i>Tepidium cf. stenosepalum</i> (J.D. Smith) Woods	3	1, 2	0.03				0.04	
URTIACEAE								
<i>Urtegia</i> ssp. <i>pringlei</i> (Standl.) Edwin	2	2					0.04	0.05

Anexo I. Continuación

TAXON	I	II	III			IV		V	
			ML	BR	PS	MT	AC		MT
<i>Ageratum isocarphoides</i> (DC) L O Williams	5	1, 2						0 41	
<i>Alomia echinoides</i> (Less) Rob	1	1		0 11		0 12			
<i>Alloispermum integrifolium</i> (DC) H Rob	2	1, 2	0 10	0 39	0 18	0 26	0 12	1 38	0 22
<i>Ambrosia cumanensis</i> Kunth	2	1, 2	0 05	1 58	0 10				
<i>Archibaccharis asperifolia</i> (Beath) Blake	5	1, 2					0 07		0 14
<i>Aster moranensis</i> Kunth	1	1, 2	0 04	0 12		0 02	0 31		
<i>Aster potosinum</i> Gray	2	1, 2	0 10	0 36	0 15				
<i>Astranthium purpurascens</i> (Rob) Larsen	2	1, 2		0 04	0 49	0 13	0 01		
<i>Baccharis conferta</i> Kunth	5	1						0 05	
<i>Baccharis serraefolia</i> DC	5	1, 2	0 10	0 32	0 03	0 40	0 50	2 05	0 92
<i>Baccharis trinervis</i> (Lam.) Pers	5	1				0 04		0 43	
<i>Baccharis vaccinioides</i> Kunth	5	1, 2	0 20	0 52	0 10	0 73	0 06	15 29	1 61
<i>Bidens aurea</i> (Ait) Sherff	1	2	0 40		0 24	0 06			
<i>Bidens bicolor</i> Greenman	1	1, 2	1 90	0 01	0 13	0 29	0 05		
<i>Bidens chiapensis</i> Brand	2	2				0 62	1 43		
<i>Bidens ferulifolia</i> (Jacq) DC	1	1		0 01					
<i>Bidens odorata</i> Cav.	1	2					0 04		
<i>Bidens pilosa</i> L.	1	1, 2	1 34	2 46	0 13	0 36	0 02		
<i>Bidens squarrosa</i> Kunth	2	2					0 02		
<i>Bidens triplineria</i> Kunth	1	1, 2	0 02	0 29	0 65	0 61	0 60		
<i>Bidens scabra</i> (Lag.) Robinson	2	1, 2	0 16	0 38	0 01	0 61	0 64		
<i>Bidens ternifolia</i> Kunth	5	1					0 34		VII
<i>Bidens urticaefolia</i> (Mill) DC	5	1, 2					0 25	0 29	0 25 VII
<i>Bidens horridulum</i> Michx	2	1, 2	0 04	0 14	0 13	0 21	0 14		
<i>Bidens mexicanum</i> DC	2	1				0 23			
<i>Bidens subciliatum</i> (Less) Selt -Bip	2	1, 2	0 12	0 15	0 01	0 09	0 31		
<i>Bidens an leiocarpum</i> Steetz	5	1					0 03		0 06
<i>Bidens suianamense</i> L.	5	2				0 04		0 31	
<i>Bidens bouariensis</i> (L.) Cronq	1	1, 2	0 32	0 06	0 11	0 29	0 01		
<i>Bidens canadensis</i> (L.) Cronq	1	1, 2	0 28	1 68		0 09			
<i>Bidens coronopifolia</i> Kunth	1	1, 2	1 40	2 88	0 34	0 76	0 03		
<i>Bidens nudicaulis</i> DC	5	2				0 04	0 22	0 88	0 66
<i>Bidens bipinnatus</i> Cav.	2	1					0 06		
<i>Bidens crithmifolius</i> Kunth	2	1, 2		0 06	0 01				
<i>Bidens diversifolius</i> Otto	2	1	0 02	0 01					
<i>Bidens dentata</i> (L.) Cass	2	1, 2		0 03		0 06	0 05		
<i>Bidens cucurbita</i> Cav	2	1, 2	0 02	0 01		0 03	0 57		
<i>Bidens imperialis</i> RaeZ ex Ortega	2	2					0 05	0 23	
<i>Bidens papposa</i> (Vent) A Hitchc	1	1, 2			0 16	0 16			
<i>Bidens mollis</i> Kunth	2	1, 2	0 09			0 04	1 97		
<i>Bidens specatus</i> Juss. ex Aublet	2	1, 2			0 03	0 07			

Anexo 1 Continuación

TAXON	I	II	III			IV		V	
			ML	BR	PS	MT	AC		MT
<i>Erechtites hieracifolia</i> (L.) Raf	2	1	0.53		0.01			0.07	
<i>Erechtites valerianifolia</i> (Walt) DC	1	1		0.01					
<i>Erigeron longipes</i> DC	2	1, 2	0.04	0.06	0.08	0.06			
<i>Eupatorium areolare</i> DC	5	1, 2						0.26	
<i>Eupatorium aschenbornianum</i> Schauer	5	1, 2	0.22	0.48		1.57	1.25	1.68	1.25
<i>Eupatorium collinum</i> DC	5	1					0.03	0.24	0.36
<i>Eupatorium karwinskianus</i> DC.	5	2					0.04		0.25
<i>Eupatorium ligustrinum</i> DC	5	1, 2	0.03	0.27		0.19	0.79	3.36	3.55
<i>Eupatorium macrophyllum</i> L	5	1, 2					0.01	0.11	0.28
<i>Eupatorium mairitianum</i> DC	5	1, 2		0.08		0.01	1.67	1.04	1.47
<i>Eupatorium nubigerum</i> Benth	5	2							0.08
<i>Eupatorium odoratum</i> L	5	1						0.07	
<i>Eupatorium phoenicolepis</i> Rob	5	1						0.49	0.10
<i>Eupatorium pycnocephalum</i> Less	2	1, 2	0.34	0.60		0.59	0.60		0.40
<i>Eupatorium semalatum</i> Benth	5	1				0.01		0.16	0.10
<i>Eupatorium sordidum</i> Less	5	1, 2					0.23	0.07	0.73
<i>Galinsoga quadriradiata</i> Ruiz et Pavon	1	1, 2	6.04	1.74	0.37	0.22	0.07		
<i>Gnaphalium americanum</i> Mill	1	1, 2	4.22	2.90	1.13	1.48	0.15		
<i>Gnaphalium chartaceum</i> Greenm	1	1, 2	1.95	5.13	0.15	1.11	0.09		
<i>Gnaphalium elegans</i> Kunth	2	1		0.23	0.01				
<i>Gnaphalium salicifolium</i> (Bertol.) Sch.-Hip	2	1		0.07					
<i>Gnaphalium semiamplexicaule</i> DC*	1	1, 2	0.03	0.98	0.04				
<i>Gnaphalium viscosum</i> Kunth	1	2				0.05			
<i>Genium scorzoneraefolia</i> (DC.) A. Gray	2	1, 2	0.05		0.75				
<i>Giopsis buphtalmoides</i> (Jacq.) Dunal	1	2					0.05		
<i>Gracium abscissum</i> Less	1	2		0.02				0.07	
<i>Gracium trazuense</i> Benth	2	1, 2	0.01	0.18		0.67	0.18		
<i>Guianastephanum microcephalum</i> (Less) Blake	5	1, 2	0.06	0.05		0.18	0.17	0.74	0.23
<i>Hephatic trilobata</i> Hemsl	2	1, 2	0.16	0.49		0.32	0.01		R
<i>Hesperis huta</i> (Lag.) Less.	1	1, 2	4.97	0.25	0.87	0.66	0.24		
<i>Himnodium divaricatum</i> (Rich.) DC*	2	1		0.02					
<i>Himnodium montanum</i> Benth	2	1, 2	0.03	0.27	0.35	0.48	0.86		
<i>Himnodium chloroleucum</i> Blake	5	1, 2	0.01	0.04				0.11	
<i>Himnodium glaucobreghtii</i> Rob et Greenm	1	1		0.08					
<i>Himnodium grande</i> var <i>nelsonii</i> (Robins. et Greenm.) Fay	5	1				0.05		0.24	
<i>Himnodium spatulatum</i> Brand	2	1, 2	0.40	0.09	0.01	0.02	0.18		
<i>Himnodium pilosa</i> Kunth	2	2					0.05		
<i>Himnodium truncata</i> Cav	2	1, 2	0.38	0.36	0.26	0.47	1.48		
<i>Himnodium scandens</i> (L.) DC*	5	1, 2				0.03	0.12	0.14	0.14
<i>Himnodium acutangulum</i> (Bertol.) Hemsl	5	1, 2	0.02			0.03	0.06	0.15	0.32

Anexo 1 Continuación

TAXON	I	II	III			IV		V
			ML	BR	PS	MT	AC	
<i>Senecio barba-johannis</i> DC	5	2						0.25
<i>Senecio cobanensis</i> J Coulter	5	2					1.23	
<i>Senecio cristobalensis</i> Greenm ex Loes	5	1				0.08		0.60
<i>Senecio doratophyllus</i> Benth	2	1,2	0.06	0.01	0.08	1.25		
<i>Senecio multidentatus</i> Sch.-Bip	2	1	0.05					
<i>Senecio salignus</i> DC	5	2			0.01			0.06
<i>Sigesbeckia jorullensis</i> Kunth	1	1,2	0.74	0.19		0.23		
<i>Simsia amplexicaulis</i> (Cav) Pers	1	1,2	3.32	1.69	0.01			
<i>Smallanthus maculatus</i> (Cav) H. Robinson	2	1,2	0.08				0.17	
<i>Solidago stricta</i> Ait	2	1		0.04				
* <i>Sonchus oleraceus</i> L	1	1,2	0.98	0.20		0.16		
<i>Spilanthes oppositifolia</i> (Lam) D'Arcy	2	1,2	1.30	0.33	1.80	0.47	0.20	
<i>Stevia jorullensis</i> Kunth	2	1,2	0.38	0.79	0.86	1.46	1.90	
<i>Stevia lucida</i> var <i>oaxacana</i> (DC) Grashoff	5	2						0.41 0.19
<i>Stevia ovata</i> Willd	2	1,2	0.14	0.84	0.40	0.77	0.03	
<i>Stevia serrata</i> Cav	2	1,2	0.03	0.33	0.14	0.43	0.03	
<i>Tagetes filifolia</i> Lag.	1	1,2	0.09	0.10	1.54	0.08	0.02	
<i>Tagetes foetidissima</i> DC	1	1,2	0.03		0.04		0.02	
<i>Tagetes lucida</i> Cav	1	1,2		0.10	0.03	0.03	0.07	
<i>Tagetes nelsonii</i> Greuter	1	2				0.04		
<i>Taraxacum officinale</i> Webb	2	1,2	0.23	0.26	0.28	0.23	0.02	
<i>Thomia diversifolia</i> (Hemsl.) A Gray	2	1				0.07		0.83 0.03
<i>Thomia tubaeformis</i> (Jacq) Cass	2	1,2	0.53			0.13		0.36
<i>Thesima aptera</i> Blake	5	2				0.04		0.13 0.04
<i>Thesima chapensis</i> Rob. et Greenm	5	1						0.13
<i>Thesima nerifolia</i> Hemsl	5	2				0.02		0.11
<i>Thesima peruviana</i> Sch.-Bip ex Klatt	5	1,2	0.01	0.01			0.07	0.18
<i>Thesima sublobata</i> Benth	5	1	0.03					
<i>Thesima turbaensis</i> Kunth	5	1,2	0.04	0.01		0.21	0.24	1.59 0.35
<i>Thymia canescens</i> Kunth	5	1	0.01	0.03				0.14
<i>Thymia leucocarpa</i> DC	5	1,2	0.02	0.06	0.01	0.12	0.47	2.28 1.57
<i>Tiera cordata</i> (H et A) D'Arcy	5	2				0.04		0.11
<i>Tiera ovata</i> (A Gray) Blake	2	2				0.02		0.11
<i>Trenha guatemalensis</i> J.D. Smith	1	1,2	0.27	0.04				
BERRIDACEAE								
<i>Onnia volcana</i> Standl et Steyerl	5	1						0.04
ULACEAE								
<i>U. acuminata</i> ssp <i>arguta</i> (Schlecht) Furlow	7	1,2	0.03			0.03		2.71 1.90
<i>U. virginiana</i> var <i>guatemalensis</i> (Winkl) Melville	6	1,2					0.02	0.06 0.19
RANUNCULACEAE								
<i>R. latiflora</i> Kunth	5	1	0.08			0.08	0.01	0.21

Anexo I Continuación

TAXON	I	II	III			IV		V
			ML	BR	PS	MT	AC	
<i>Lobelia nana</i> Kunth	1	1, 2			0 01	0 08		
<i>Lobelia sartorii</i> Vatke	2	1, 2	1 16	0 01	0 02	0 15	0 35	
CAPRIFOLIACEAE								
<i>Symphoricarpos microphyllus</i> Kunth	5	2				0 01		
<i>Viburnum aff. discolor</i> Benth	5	1				0 18		0 14
<i>Viburnum elatum</i> Benth	6	1, 2					0 34	0 09 0 77 LR
<i>Viburnum jucundum</i> Morton ssp. <i>jucundum</i>	6	1, 2					0 14	0 38
<i>Viburnum lautum</i> Morton	5	2						0 06 0 05
BRASSICACEAE								
* <i>Brassica campestris</i> L	1	1, 2	0 20	0 19				
* <i>Brassica napus</i> L	1	1, 2	0 05					
* <i>Brassica oleracea</i> L	1	2	0 03					
* <i>Cardamine hirsuta</i> L	1	2	0 04		0 08			
<i>Descurainia straptocarpa</i> (Fourm.) O.E. Schulz	1	2	0 06					
* <i>Raphanus raphanistrum</i> L	1	2		0 01				
CARYOPHYLLACEAE								
<i>Trenaria bourgaei</i> Hemsl	2	1, 2	0 17	0 03		0 31		
<i>Trenaria guatemalensis</i> Standley et Steyerin	2	1, 2	0 20		0 02	0 10	0 02	
<i>Trenaria lanuginosa</i> (Michx.) Rohr	1	1, 2	0 39	0 70	0 23	0 35		
<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill	1	2	0 53		0 33	0 09		
<i>Tymaria villosa</i> Cham et Schlecht	1	1, 2	3 65	0 31	1 00	0 36	0 67	
<i>Tymaria nelsoni</i> Rose	1	1, 2			0 04			
<i>Tymaria schiedeanum</i> Schlecht et Cham	2	1, 2	0 04	0 03	0 20			
<i>Claria ovata</i> Willd. ex Schlecht	1	1, 2	0 73	0 53				
BLASTRACEAE								
<i>Acoma stanleyi</i> (Lamell) Standl. et Steyerin	5	1						0 07
<i>Acoma tonduzii</i> (Loes.) Standley et Steyerin	5	1, 2					0 59	0 07
RUBRODIACEAE								
<i>Cnopus graveolens</i> Lag. et Rodr	1	1, 2	0 30	0 11	0 01			
STACIAE								
<i>Lianthemum glomeratum</i> Lag. ex DC	2	1		0 03				
ETHIRACEAE								
<i>Thra suaveolens</i> Turcz	6	1						0 14
LISIACEAE								
<i>Lerium pratense</i> Schlecht et Cham	2	1					0 02	
<i>Lerium silenoides</i> Juss	1	1, 2	0 20	0 09	0 04	0 03	0 01	
<i>Lerium uliginosum</i> Kunth	2	1, 2	0 03	0 94	0 23	0 15	0 05	
SCOLYMACEAE								
<i>Scolymus sericeus</i> Sw	2	1, 2	1 35	1 63	5 44	2 38	0 96	
<i>Scolymus sericeus</i> Sw	2	1		0 10				
<i>Scolymus chobulensis</i> Kunth	3	1	0 28	0 10	0 02			

Anexo I. Continuación

TAXON	I	II	III			IV		V
			ML	BR	PS	MT	AC	
<i>Ipomoea orizabensis</i> (Pell.) Ledan ex Standl	3	1, 2	0.27	0.05	0.18	0.19	0.10	
<i>Ipomoea purpurea</i> (L.) Roth	3	1	0.19					
<i>Ipomoea triloba</i> L.	3	1	0.07					
CORNACEAE								
<i>Cornus disciflora</i> DC	6	1, 2						0.09 VU
<i>Cornus excelsa</i> Kunth	6	1, 2	0.01	0.03		0.01	0.18	0.55 1.25
CUCURBITACEAE								
<i>Cucurbita ficifolia</i> Bouche	1	1, 2	0.25					
<i>Cucurbita pepo</i> L.	3	1, 2	0.04					
<i>Cyclanthera integrifolia</i> Cogn	3	1			0.02			
<i>Cyclanthera pedata</i> (L.) Schrad	3	2	0.44		0.02			
ERICACEAE								
<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	7	1, 2					0.48	0.96 LR
<i>Tomarostaphylis pyrifolia</i> Small	5	2						0.16
<i> Gaultheria chiapensis</i> Camp	5	1, 2				1.55		0.79
<i>Gaultheria odorata</i> Willd	5	1, 2		0.14		0.45	0.36	1.10 0.64
<i>Vonia ferruginea</i> (Walt.) G. Don Miranda	5	1						0.16
<i>Vaccinium confertum</i> Kunth	5	1, 2		0.10			0.41	0.06 0.71
UPHORBIACEAE								
<i>Alypha arvensis</i> Poepp et Endl	1	1	0.60			0.06	0.03	
<i>Alypha indica</i> L.	1	1, 2		0.23	0.07	0.06		
<i>Alypha phleoides</i> Cav	2	1	0.02	0.04				
<i>Samolysce hypericifolia</i> (L.) Millsp	1	1, 2	0.03	0.20	0.11	0.29		
<i>Phorbia anchuoides</i> Boiss	2	1, 2	0.62	0.97	0.41	0.21		
<i>Phorbia arnourii</i> Millsp	1	1, 2	0.08	0.07				
<i>Phorbia furcillata</i> Kunth	2	1		0.01		0.01	0.07	
<i>Phorbia graminca</i> Jacq	1	1, 2	0.10	0.32	0.02	0.33	0.62	
<i>Phorbia heterophylla</i> L.	1	1		0.07	0.01		0.03	
<i>Phorbia hyssoifolia</i> (L.) Small	1	1			0.01			
<i>Phorbia macropus</i> (Klotz et Glueke) Boiss.	2	1		0.23				
<i>Phorbia</i> sp	2	1		0.01		0.15		
<i>Lanthes glaucescens</i> Kunth	5	1		0.02			0.03	0.34 0.26
<i>Lanthes lathyroides</i> Kunth	2	1	0.01			0.03		
RACEAE								
<i>Ra angustissima</i> (Mill.) Kuntze	5	1, 2	0.23	0.20	0.01	0.11	0.78	0.76 1.31
<i>Rhamnena americana</i> L.	1	1	0.03		0.40		0.03	
<i>Rhamnia intermedia</i> Moic	5	1				0.04		
<i>Randia grandiflora</i> (L.) Her) Benth	5	1, 2	0.23	0.59		0.80	1.64	4.27 2.33
<i>Rivalia hirsuta</i> (Martens et Galeotti) Standeley	3	1	0.01	0.03		0.04	0.34	0.14
<i>Racemista glandulosa</i> (L.) Greene	2	1			0.05			
<i>Randia broussonetii</i> (Balb.) DC	3	1, 2	0.57	0.89	1.08	1.76	2.67	

Anexo 1. Continuación.

TAXON	I	II	III			IV		V
			ML	BR	PS	MT	AC	
<i>Crotalaria pumila</i> Ortega	1	1,2	0.02				0.03	
<i>Crotalaria quercetorum</i> Brandegec	1	1,2	0.48	0.85	0.11	1.01	0.14	
<i>Crotalaria sagittalis</i> L.	1	1		0.03				
<i>Dalbergia</i> sp	2	2	0.06					
<i>Dalea foliolosa</i> (Ait.) Barneby	1	1	0.12		0.05			
<i>Dalea leporina</i> (Ait.) Buillock	2	1,2	0.05			0.03		
<i>Dalea lutea</i> (Cav.) Willd var <i>gigantea</i> (Rose) Barneby	2	2					0.10	
<i>Desmodium amplifolium</i> Hemsle	5	1,2	0.13	1.04	0.23	0.75	0.05	
<i>Desmodium angustifolium</i> (Kunth) DC	1	1,2	0.04	0.22	0.03	0.41	0.78	
<i>Desmodium apurines</i> (Link) DC	3	1,2	0.11	0.19	0.09	0.49	0.67	
<i>Desmodium maxonii</i> (Standl.) Standl	5	1,2	0.11	0.02		0.03		
<i>Desmodium molliculum</i> (Kunth) DC	2	1,2	0.23	0.13	0.05	0.21	1.01	
<i>Desmodium palmeri</i> Hemsley	2	1	0.01	0.04		0.04		
<i>Desmodium sumichrasti</i> (Schmidl.) Standl	5	1,2		0.09		0.09		1.10
<i>Desmodium venustum</i> Steudel	2	1,2			0.01		1.07	
<i>Desmodium</i> sp 2	2	1		0.20				
<i>Desmodium</i> sp 3	2	1			0.07			
<i>Diarpalyce</i> sp	5	1,2						0.20
<i>Didigofera platycarpa</i> Rose	2	2		0.05		0.11		
<i>Medicago polymorpha</i> L.	1	1,2	0.03	0.01	0.28	0.02		
<i>Mimosa albida</i> Humb. et Bonpl. ex Willd	5	1						0.03
<i>Mucosulus vocaceus</i> L.	3	1,2	0.77	1.01		0.12	0.13	
<i>Mucosulus vocaceus</i> L. spp <i>darwinianus</i>	3	1,2	0.07					
<i>Muehlenbergia longicaecumosa</i> Martens et Galecott	3	1,2	0.02	0.05		0.23	0.36	
<i>Munna foetidissima</i> (G. Don) I. et Bonpl	5	1,2					0.03	0.14
var. <i>grandiflora</i> (Benth.) I. et Bonpl								
<i>Nephrolepis amabile</i> Kunth	2	1,2	0.75	0.73	4.13	1.34	0.46	
<i>Nephrolepis repens</i> L.	2	1			0.02			
<i>Nephrolepis reticulata</i> Sw	1	1	0.02					
GIACEAE:								
<i>Geisleria candicans</i> Née	7	1						0.11
<i>Geisleria crassifolia</i> Humb. et Bonpl	7	1,2				0.11	0.23	2.85 4.17
<i>Geisleria crispipilis</i> Trel	7	1,2	0.03	0.02	0.01	0.03	0.40	3.14 5.55 R
<i>Geisleria laurina</i> Humb. et Bonpl	7	1,2	0.03	0.04		0.03	0.17	1.48 3.76
<i>Geisleria rugosa</i> Neé	7	1,2	0.15	0.07		0.01	0.30	1.98 2.27
<i>Geisleria segovienensis</i> Liebm	7	1,2		0.02		0.19	0.75	5.81 6.91
<i>Geisleria skutchii</i> Trel	7	1,2					0.02	0.22 R
COURBUACEAE:								
<i>Chorizanthe bateschiana</i> (Ciepp.) Loes	6	2						0.20
<i>Chorizanthe chiapensis</i> Lundell	5	1,2					0.37	0.14 0.65
<i>Chorizanthe flexuosum</i> (Kunth) Hemsley	5	1					0.13	0.33

Anexo 1. Continuación.

TAXON	I	II	III					IV		V
			ML	BR	PS	MT	AC	MT	AC	
GARRYACEAE										
<i>Garrya laurifolia</i> Hartw ex Benth	6	1, 2						0 08	0 20	0 68
GENTIANACEAE										
<i>Lasianthus quichensis</i> J D Smith	5	1					0 04			
GERANIACEAE										
<i>Geranium schneideanum</i> Schlecht	2	1	0 05					0 04		
<i>Geranium seemanii</i> Peyr	2	1, 2	0 53	0 66	0 05	0 69	0 33			
<i>Geranium vulcanicola</i> Small	2	1, 2	0 36	0 61	0 23	0 28	0 80			
HAMAMELIDACEAE										
<i>Liquidambar styraciflua</i> L	7	1								0 09
HYDROPHYLLACEAE										
<i>Lama dichotomum</i> (Ruiz et Pavon) Choisy	1	2	0 13							
LAMIACEAE										
<i>Ledeoma costatum</i> Hemsl	5	1				0 04				
<i>Lypis aff mutabilis</i> (L Rich) Briq	2	2						0 06	0 04	
<i>Lypis urticoides</i> Kunth	2	1, 2	0 41	0 09	0 03	0 93	0 01			
<i>Spechinia schiedeana</i> (Schl) Vatke	2	1, 2	0 79	3 34	0 32	1 54	0 40			
<i>Mentha spicata</i> L	2	2	0 02							
<i>Monarda americana</i> L	1	1	0 01							
<i>Ornithoglossum vulgare</i> L	1	1, 2	0 12	0 22	1 60	1 75	1 05			
<i>Ornithoglossum atrorubrum</i> Fern	2	1, 2	0 02	0 22		0 03	0 08			
<i>Ornithoglossum cinnabarinum</i> Martens et Galeotti	2	1, 2	0 04	0 10		0 94	1 58	0 20	0 16	
<i>Ornithoglossum chiapense</i> Fern	5	1, 2	0 01	0 01			0 44	1 18	0 11	
<i>Ornithoglossum gracile</i> Benth	2	1		0 01						
<i>Ornithoglossum karwinskii</i> Benth	5	1, 2	0 02				0 05		0 53	
<i>Ornithoglossum levanduloides</i> Kunth	2	1, 2	0 01	0 02		0 49	0 76	1 57	1 12	
<i>Ornithoglossum leptophyllum</i> Benth	5	1, 2		0 04			0 05			
<i>Ornithoglossum plurispicatum</i> Benth	2	1	0 08							
<i>Ornithoglossum polystachyum</i> Ort	5	1			0 02	0 56		0 88		
<i>Ornithoglossum tiliacifolium</i> Vahl	1	1, 2	0 88		0 15	0 01	0 03			
<i>Ornithoglossum brownii</i> (Sw) Briq	2	1, 2		0 14	0 64	0 08	0 01			
<i>Ornithoglossum chalcophyllum</i> Loessl	1	1					0 07			
<i>Ornithoglossum coerulescens</i> Moc. et Sessé	2	1		0 03			0 10			
<i>Ornithoglossum agraria</i> Cham et Schlecht	2	2	0 01							
<i>Ornithoglossum coccinea</i> Jacq.	2	1, 2	0 16	0 24	0 02	0 03	0 04			
<i>Ornithoglossum guatemalense</i> Epling	2	1	0 08	0 04	0 04					
<i>Ornithoglossum sp 1</i>	2	1		0 05						
RUBIACEAE										
<i>Rubia glaucescens</i> Kunth	5	1, 2	0 04	0 12		0 01		1 26	1 18	
<i>Rubia neesiana</i> (Schauer) Hemsl	6	1, 2					0 05	0 07	0 25	

Anexo 1. Continuación.

TAXON	I	II	III				IV		V
			ML	BR	PS	MT	AC	MT	
LOGANIACEAE									
<i>Buddleia americana</i> L	6	2	0 05				0 02	0 08	0 20
<i>Buddleia cordata</i> Kunth	6	2		0 01		0 04	0 05	0 46	0 43
<i>Buddleia crotonoides</i> ssp <i>amplexicaullis</i> (Standl et Steyerl.) Norman	5	1, 2				0 02		0 13	
<i>Buddleia nitida</i> Benth	6	2		0 01		0 01			
<i>Buddleia skutchii</i> Morton	6	2					0 04		0 04
LYTHRACEAE									
<i>Cuphea aequipetala</i> Cav	2	1, 2	0 04	0 42	1 59	1 38	0 38		
<i>Cuphea cyanea</i> DC	2	1, 2	0 03	0 01	0 25	0 03	0 20		
<i>Cuphea hyssopifolia</i> Kunth	5	1			0 10	0 05			
MALPIGHIACEAE									
<i>Stigmaphyllon humboldtianum</i> (DC) Juss	3	1					0 04		
MALVACEAE									
<i>Anoda cristata</i> (L) Schlecht	2	1	0 13	0 11	0 04	0 04			
<i>Malvaviscus arboreus</i> Cav var <i>arboreus</i>	5	1, 2		0 21		0 02	0 23	0 62	1 03
<i>Sida acuta</i> Burm	2	1	0 42	0 41	0 16	0 10	0 02		
MELASTOMATACEAE									
<i>Liconia desmantha</i> Cogn	5	1				0 04		0 09	
<i>Liconia mexicana</i> (Humb et Bonpl) Naud	5	1						0 05	0 14
MYRICACEAE									
<i>Myrica cerifera</i> L.	6	1, 2	0 13	0 22		0 25	0 16	1 51	0 93
MYRSINACEAE									
<i>Myrsine belizensis</i> Lundell	6	1, 2						0 13	0 21
<i>Myrsine leptota</i> Lundell	5	2						0 06	
<i>Myrsine juergenseni</i> Mez	6	1, 2	0 01	0 02			0 59	0 59	0 91
<i>Myrsine myrsinoides</i> (Schlecht.) Lundell	6	1	0 06			0 01		0 09	0 11
URTICACEAE									
<i>Urtica montana</i> (Benth) Berg	5	2							0 04
URTICACEAE									
<i>Urtica sylvatica</i> Marsh	6	1						0 05	0 34
URTIACEAE									
<i>Urtica uhdei</i> (Wenz.) Langel	7	1							0 09
URTIACEAE									
<i>Urtica microphylla</i> Kunth	5	1, 2	0 01	0 12	0 13	0 01	1 10	0 44	2 03
<i>Urtica splendens</i> Zucc	5	2					0 02		0 04
<i>Urtica thymifolia</i> Kunth	5	1, 2					0 21	0 39	1 08
<i>Urtica racemosa</i> Cav ssp <i>racemosa</i>	1	1, 2	0 92	0 05	0 01	0 41	0 02		
<i>Urtica pubescens</i> Willd ex Spreng	1	2		0 08					
<i>Urtica rosea</i> L'Her ex Anton	2	1, 2	0 27	0 05	0 03	0 21			

Anexo 1 Continuación

TAXON	I	II	III			IV		V
			ML	BR	PS	MT	AC	
OXALIDACEAE								
<i>Oxalis alpina</i> (Rose) Kunth	2	1,2	1.86	0.68	0.32	0.81	0.51	
<i>Oxalis corniculata</i> L.	2	1,2	3.71	2.89	2.31	1.69	0.50	
PASSIFLORACEAE								
<i>Passiflora foetida</i> L.	3	1	0.04			0.04		
PHYTOLACCACEAE								
<i>Phytolacca icosandra</i> L.	2	1,2	0.27	0.41	0.01	0.02		
PIPERACEAE								
<i>Peperomia collocata</i> Treli	2	1		0.01				
<i>Peperomia galeoides</i> Kunth	2	1,2	0.01				0.11	
<i>Peperomia pellucida</i> (L.) Kunth	1	2				0.05		
<i>Peperomia umbilicata</i> Ruz et Pavon	2	1,2	0.05	0.12	0.04	0.15		
PLANTAGINACEAE								
<i>Plantago australis</i> Lam	2	1,2	0.53	1.09	1.70	0.88	0.25	
<i>Plantago linearis</i> Kunth	2	2	0.01					
POLYGALACEAE								
<i>Polygonum xalapensis</i> Kunth	5	1,2	0.05	0.17		0.23	0.85	1.57 2.45
<i>Polygala gracilis</i> Kunth	1	1	0.20		0.11			
<i>Polygala grandiflora</i> Walt	5	1						0.06
POLYGONACEAE								
<i>Polygonum obtusifolium</i> L.	2	2	0.18					
PORTULACACEAE								
<i>Portulacaria micrantha</i> Schlecht	1	2	0.40					
RUBIACEAE								
<i>Rubia arvensis</i> L.	2	1,2	0.08	0.01	0.01	0.04	0.03	
RUBIACEAE								
<i>Rubia maculata</i> (L.) Pursh	2	1,2	0.07				0.38	
RUBIACEAE								
<i>Rubia tinctoria</i> L.	3	1,2	0.03	0.13		0.28	0.59	0.06
<i>Rubia petolaris</i> Kunth ex DC	2	1,2	0.14	0.02	1.33	0.43	0.29	
<i>Rubia steyermarkii</i> Standley	2	1	0.02				0.04	0.03
RUBIACEAE								
<i>Rubia mevaughii</i> I. A. et M. C. Johnston	5	1,2		0.01			0.30	0.73 R
<i>Rubia mucronata</i> Schlechtendal	5	1,2					0.71	0.06 1.19
<i>Rubia sharpii</i> M. C. Johnston	6	1,2	0.01			0.01	0.21	0.09 0.25
RUBIACEAE								
<i>Rubia elongata</i> L.	2	2				0.01		
<i>Rubia macrocarpa</i> (Focke) Rydb	2	1,2	0.01	0.08	0.01	0.01		
<i>Rubia aphanoides</i> L. f	2	1,2		0.77	0.19			
<i>Rubia pectinata</i> Kunth	2	1,2	0.10	0.16	0.23	0.83	0.87	
<i>Rubia pringlei</i> Focke	2	1,2	1.09	1.10	1.03	0.74	0.32	

exo I Continuación.

XON	I	II	III				IV		V
			ML	BR	PS	MT	AC	MT	
<i>Blanchier nervosa</i> (Decne.) Standley	5	1					0.02		0.11
<i>Chaetogon pubescens</i> (Kunth) Steudel	6	1, 2		0.03	0.03	0.04	0.04	0.67	1.08
<i>Chaetogon vesca</i> L.	2	1, 2	0.01	0.29	0.06	1.89	1.45		
<i>Chaetogon argenteus</i> (L.f.) Maxim	5	1							0.04
<i>Chaetogon rhamnoides</i> Koelne	6	1, 2					0.02	0.07	0.08
<i>Chaetogon serotina</i> ssp. <i>capuli</i> (Cav.) McVaugh	6	1, 2		0.02		0.01	0.41	0.49	1.58
<i>Chaetogon adenotrichus</i> Schlecht.	5	1, 2	0.12			0.17	0.47	0.66	0.50
<i>Chaetogon coriifolius</i> Liebm.	5	1, 2		0.07		0.26	0.20	1.89	1.55
<i>Chaetogon eriocarpus</i> Liebm.	5	1, 2	0.05	0.08	0.01	0.18	0.82	1.40	0.74
<i>Chaetogon pringlei</i> Rydb.	5	1, 2	0.13	0.64	0.01	0.18		0.31	0.04
<i>Chaetogon sapidus</i> Schlecht.	5	1, 2				0.38	0.05	1.33	0.20
<i>Chaetogon trilobus</i> Seringe	5	1, 2					0.26	0.11	0.64
BIACEAE									
<i>Chaetogon laevis</i> (Lam.) Griseb.	2	1, 2	0.62	0.32	0.25	0.84	0.73		
<i>Chaetogon longiflora</i> (Cav.) Kunth	5	1, 2		0.01			0.20		0.04
<i>Chaetogon pachyphylla</i> Wernham	5	1							0.21
<i>Chaetogon calocephala</i> Cham et Schlecht.	1	1	0.01						
<i>Chaetogon diversifolia</i> (Kunth) Anderson	1	1, 2	0.12	0.51	0.22	0.39			
<i>Chaetogon omata</i> <i>hispidula</i> L.	3	1, 2				0.02	0.27		R
<i>Chaetogon aschenbornii</i> Schauer	2	1, 2	0.11	0.09		0.06	0.57		
<i>Chaetogon uncinulatum</i> DC.	2	1, 2	0.06	0.05		0.09	0.52		
<i>Chaetogon verpyllacea</i> (Schlecht.) C.F. Smith ex Greenm.	2	1, 2	1.17	3.83	6.07	4.99	2.10		
<i>Chaetogon granadensis</i> (Mutis ex L.f.) Druce	2	1, 2		0.01			0.02		
<i>Chaetogon chiotriensis</i> Standl.	5	1							0.06
<i>Chaetogon aculeata</i> L.	5	1, 2				0.06	0.89	0.34	1.44
<i>Chaetogon scabra</i> L.	1	1, 2	0.17	0.03	0.10	0.18			
<i>Chaetogon amoena</i> (Planch.) Hemsl.	6	1						0.09	
<i>Chaetogon marocae</i> <i>assurgens</i> Ruiz et Pavon	1	1	0.09						
BACEAE									
<i>Chaetogon hexyllum</i> <i>foliolosum</i> J.D. Smith	3	2							0.23
INDACEAE									
<i>Chaetogon lima</i> <i>pinnata</i> L.	3	1				0.14			
OPHULARIACEAE									
<i>Chaetogon solaria</i> <i>mexicana</i> Benth.	1	2	0.07						
<i>Chaetogon heya</i> <i>arvensis</i> Cham et Schlecht.	1	1, 2	1.28	0.38	0.01	0.09	0.07		
<i>Chaetogon rida</i> <i>spiciflora</i> Fingelm.	1	2		0.08					
<i>Chaetogon ardouia</i> <i>procumbens</i> (Mill.) Small	1	1		0.13	0.01	0.05			
<i>Chaetogon arpia</i> <i>repens</i> (Mutis ex L.f.) O. Kuntze	2	1, 2		0.07	0.05		0.04		
<i>Chaetogon uscrpyllifolia</i> Benth.	2	1	0.01						
<i>Chaetogon ueca</i> <i>peregrina</i> var. <i>calapensis</i> Kunth	1	2	0.08						

anexo I Continuación

TAXON	I	II	III					IV		V
			ML	BR	PS	MT	AC	MT	AC	
MIMAROUBACEAE										
<i>Cratamia andicola</i> Tulasne	5	1,2					0.21		0.51	
<i>Cratamia antidesma</i> Sw	5	1,2						0.25		
MOLANACEAE										
<i>Mestrum aurantiacum</i> Lindl	5	1,2					0.11		0.51	
<i>Mestrum guatemalense</i> Francey	5	1,2					0.47		1.44	
<i>Pycnanthes ciholata</i> (Martens et Galeotti) Bitter	1	2			0.01					
<i>Pycnanthes cucumatanensis</i> J.L. Genby	3	1,2	0.01			0.14	0.15			
<i>Physalis gracilis</i> Miers	1	2					0.04			
<i>Physalis philadelphica</i> Lam	1	1,2	0.11							
<i>Physalis pubescens</i> L	1	1,2	0.01	0.14	0.03					
<i>Solanum americanum</i> Mill	1	1,2	0.25	0.28		0.08	0.10			
<i>Solanum appendiculatum</i> Kunth ex Dunal	3	2					0.50			
<i>Solanum hispidum</i> Pers	5	1		0.01						
<i>Solanum lanceolatum</i> Cav	5	1,2	0.07	0.27		0.23	0.10	2.14	0.44	
<i>Solanum nigrescens</i> Martens et Galeotti	1	2				0.01				
<i>Solanum nigricans</i> Martens et Galeotti	5	2		0.01		0.03	0.53	0.39	1.03	
<i>Solanum nudum</i> Kunth	5	2							0.14	
MYRACACEAE										
<i>Myracrodon argenteus</i> var <i>ramirezii</i> (Greenm) Gonsoulin	6	1					0.02			
MPELOCACAEAE										
<i>Mpeplos limoncillo</i> Humb et Bonpl	6	1,2					0.02		0.03	
MPEACEAE										
<i>Myrcia theaeoides</i> (Sw.) Choisy	6	1,2					0.03	0.35	0.47	
<i>Myrciella lineata</i> ssp. <i>chalcophylla</i> (Loes.) Bartholomew	6	2					0.65		0.98	
<i>Myrciella tocarpa</i> (Rose) Melchior	6	1							0.17	
<i>Myrciella tepezapote</i> Schlecht et Cham	5	1					0.03		0.10	
MYRILLACEAE										
<i>Myrtillocopos sclerocarpum</i> Gilg	5	2					0.02		0.24	
MYRICACEAE										
<i>Myrica microphylla</i> (L.) Liebm	1	1,2	0.18	0.16		0.06				
<i>Myrica pubescens</i> Liebm	1	1	0.03	0.04		0.03				
<i>Myrica nepetifolia</i> Cav	2	1,2	0.08	0.08		0.11	0.18			
MYRIANACEAE										
<i>Myrianthus scandens</i> L. var <i>candolleanus</i> (Gard.) Muell	3	1,2		0.01		0.19				
<i>Myrianthus sorbifolia</i> Kunth	1	1,2	0.03	0.01	0.01					
MYRINACEAE										
<i>Myrica camara</i> L	5	1	0.01				0.10			
<i>Myrica hispida</i> Kunth	5	1,2				0.03	0.03	0.73	0.34	
<i>Myrica chusqueana</i> Loes	5	1,2				0.04	0.18	0.51	0.50	

Anexo I. Continuación.

FAXON	I	II	III					IV		V
			ML	BR	PS	MT	AC	MT	AC	
<i>Pippia substringosa</i> Turcz	6	2							0.09	0.05
<i>Verbena bipinnatifida</i> Nutt	2	2	0.01							
<i>Verbena carolina</i> L	2	1,2	0.57	0.16	0.28	0.09				
<i>Verbena elegans</i> Kunth	2	1	0.24	0.03	0.01					
<i>Verbena litoralis</i> Kunth	2	1,2		0.14	0.04	0.02	0.01			
Verbenaceae sp 1	1,2	2	0.56							
VIOLACEAE										
<i>Hybanthus attenuatus</i> (Humb et Bonpl) G K Schulze	2	1	0.08							
<i>Hybanthus verbenaceus</i> (Kunth) Loes.	2	1		0.02						
<i>Viola nanae</i> Polak	2	1,2	0.29	0.51	2.19	0.53	0.66			
VITACEAE										
<i>Cissus cacuminis</i> Standl	3	1		0.01						
<i>Cissus martiniana</i> Woodson et Seibert	3	1					0.02			
FAMILIA DESCONOCIDA										
sp.1	2	1	0.01							
ANGIOSPERMAE: Monocotyledoneae										
POACEAE										
<i>Alsea dulcis</i> (Kunth) Martus	5	1							0.14	
MIMELINACEAE										
<i>Mimelia</i> sp	2	1				0.03				
<i>Mimelina coelestis</i> var <i>houngauan</i> C B. Clarke	1	1,2	1.15	2.68	0.30	0.07				
<i>Mimelina diffusa</i> Burm.	2	1,2		0.02			0.71			
<i>Mimelina erecta</i> var <i>angustifolia</i> (Muhl.) Fern.	2	1,2	0.92	0.58	0.50	0.21	0.60			
<i>Descantia erecta</i> (Jacq.) Schlecht.	1	1,2	0.21	0.05		0.09				
<i>Antia violacea</i> Rohw	1	1	0.05							
<i>Descantia commelinoidea</i> R et S.	2	2	0.16		0.03					
<i>Descantia crassifolia</i> Cav	2	1	0.01	0.13						
<i>Sagandra purpurascens</i> (Schauer) Lindlous	2	1,2	3.97	0.03	0.57	0.34				
PERACEAE										
<i>Bostrychium junceoides</i> (Vahl) Kuk	2	1,2	0.12	0.66	1.08		0.99			
ex aff <i>polystachya</i> Sw ex Wahlenb	2	1					0.07			
ex sp	2	1			0.05					
<i>Peris aggregatus</i> (Willd) Endl	2	1,2			0.07					
<i>Peris hermaphroditus</i> (Jacq.) Standley	2	1,2	1.69	1.73	0.78	1.88	1.38			
<i>Peris lanceolatus</i> Pon	2	1,2	0.07		0.60	0.14				
<i>Peris aff laxus</i> Lam	2	1,2				0.89				
<i>Peris manuae</i> Kunth	2	1,2				0.17				
<i>Peris odoratus</i> L.	2	1					0.03			
<i>Peris rotundus</i> L	2	2				0.39				
<i>Peris</i> sp	2	2		0.07						

Anexo 1. Continuación

TAXON	I	II	III					IV		V
			ML	BR	PS	MT	AC	MT	AC	
<i>Eleocharis albibracteata</i> Nees ex Mey	2	1				0.05				
<i>Eleocharis cellulosa</i> Torr	2	1				0.08				
<i>Fimbristylis dichotoma</i> (L.) Vahl	1	1, 2	0.10	0.16	1.64	0.77	0.05			
<i>Kyllinga odorata</i> Vahl	2	1, 2	0.25	0.32	1.89	0.46	0.15			
<i>Pycreus niger</i> (Ruiz et Pavon) Cuf	2	1, 2			0.34					
<i>Rhynchospora aristata</i> Boeckel	2	1						0.02		
<i>Scleria hirtella</i> Sw	2	1, 2		0.05		1.26				
<i>Scleria aff lithosperma</i> (L.) Sw	2	1		0.16						
<i>Scleria mitis</i> Berg	2	1		0.01						
<i>Uncinia purdiei</i> Boott	2	1		0.11						
DIOSCOREACEAE										
<i>Dioscorea convolvulacea</i> Schlecht et Cham	3	1			0.01					
<i>Dioscorea densiflora</i> Hemsley	2	1	0.06				0.03			
RIDACEAE										
<i>Ris germanica</i> L	2	1		0.11						
<i>Remastylis silvestris</i> Loes	2	1, 2	0.09	0.21		0.08	0.04			
<i>Rhynchosanthus chimboracensis</i> Baker	2	1, 2		0.55	0.07	0.16				
var <i>centro-americanus</i> Steyerl										
<i>Rhynchosanthus exsertus</i> (R. Foster) Ravenna	2	1, 2						0.98		
<i>Syrinchium convolutum</i> Nees	2	1			0.06					
<i>Syrinchium scabrum</i> Schlecht. et Cham.	2	1, 2	0.62	0.23	0.34	0.26				
<i>Gridia chiapensis</i> Molseed ex Cruden	2	1, 2	0.09	0.15						
<i>Gridia hallbergii</i> Molseed	2	1, 2	0.02					0.60		
<i>Gridia</i> sp. 1	2	1, 2	0.05	0.03	0.06	0.03	0.13			
RUBIACEAE										
<i>Rubus ebraeatus</i> E. Meyer	2	1			0.02					
<i>Rubus tenuis</i> var <i>tenuis</i> Willd	2	1, 2	0.10	0.13	0.38	0.02	0.05			
RUBIACEAE										
<i>Rubus</i> sp.	2	1, 2				0.18	0.53	0.25		
<i>Rubus hirtella</i> (Kunth) Herb	3	1, 2	0.09	0.02		0.01	0.20			
<i>Rubus longispicidellata</i> Cruden	2	1, 2		0.03	0.14					
<i>Rubus macrocarpa</i> Greenm	2	1, 2	0.18	0.03	0.10	0.33	0.40			
<i>Rubus parviflora</i> J. G. Baker	2	1		0.04						
<i>Rubus decumbens</i> L.	2	1, 2	1.17	1.14	1.49	0.70	0.61			
<i>Rubus</i> sp.	2	1	0.01							
<i>Rubus flexuosus</i> Bertol	2	1, 2					0.16			
RUBIACEAE										
<i>Rubus calantoides</i> Reichb f	2	2					0.04			
<i>Rubus</i> sp.	2	1, 2	0.03	0.04		0.18				
<i>Rubus</i> sp.	2	1, 2					0.08			
<i>Rubus aurea</i> Ames	2	2					0.02			

Anexo I. Continuación

TAXON	I	II	III					IV		V
			ML	BR	PS	MT	AC	MT	AC	
<i>Malaxos soulei</i> L O Willms	2	2					0 01			
<i>Neurothallis</i> sp	2	1					0 01			
POACEAE										
<i>Pegopogon cenchroides</i> Humb et Bonpl ex Willd	2	1, 2	1 73	3 64	2 45	2 22	0 29			
<i>Pogonochloa hiemalis</i> (Walt) B S P	2	2			0 03			0 16		
<i>Pogonochloa perennans</i> (Walt.) Tuckerm.	2	1, 2	0 23	0 08		0 03	0 04			
<i>Pogonochloa bicornis</i> L.	2	1		0 14	0 15					
<i>Pogonochloa glomeratus</i> (Walt) B S P	2	1		0 21		0 05				
<i>Arthraxon quartianum</i> (A. Rich.) Nash	2	1, 2	3 58	0 08	3 58	1 17	0 30			
<i>Stenopogon ater</i> Chase	2	1, 2	0 06	0 19	9 37	2 58	1 07			
<i>Stenopogon furcatus</i> (Flüegge) Hitchc	2	1, 2			1 20					
<i>Stenopogon laguroides</i> (DC) Herter	2	1	0 01		0 07					
<i>Stenopogon mexicanum</i> (Roem et Schult) Link	2	1, 2	0 03	0 33		0 02	1 15			
<i>Stenopogon subaristata</i> Lam.	2	1, 2	0 03	0 18	0 46	0 11				
<i>Stenopogon carinatus</i> Hook. et Arn	1	1, 2	0 09	0 02		0 14	0 26			
<i>Cynodon dactylon</i> (L) Pers	2	1				0 83				
<i>Stenopogon laxiflorum</i> (Lam) Gould	2	1, 2	0 30	2 09	1 13	3 20	1 05			
<i>Digitaria ciliaris</i> (Retz) Koel	2	1, 2	0 35	0 44	0 08					
<i>Digitaria ternata</i> (Rich) Stap	1	1				0 10				
<i>Stenopogon sp</i>	1, 2	2		0 01						
<i>Stenopogon multiflora</i> Hochst	1	2			0 02					
<i>Stenopogon sp</i>	1	1, 2	0 13				0 02			
<i>Stenopogon lugens</i> Nees	2	1, 2	0 04	0 23	0 50	0 21				
<i>Stenopogon mexicana</i> (Hornem) Link	2	1, 2		0 05			0 04			
<i>Stenopogon tephrosanthos</i> Schult.	1	1	0 01							
<i>Stenopogon punctata</i> (L.) Desv. ex Hamilt	2	1	0 08							
<i>Stenopogon cenchroides</i> Kunth	2	1, 2			0 26	0 19				
<i>Stenopogon nemorosus</i> Doell	2	1					0 18			
<i>Stenopogon grisebachii</i> (Nash) Hitchc	5	1, 2					0 19		0 16	
<i>Stenopogon gigantea</i> (Fourm) Hitchc	2	1		0 22			0 01			
<i>Stenopogon macroura</i> (Kunth) A Hitchc	2	1, 2		0 14		0 12	0 62			
<i>Stenopogon montana</i> (Nutt.) Hitchc	2	1, 2					1 11			
<i>Stenopogon burmanni</i> (Retz) Beauv	2	1		0 86						
<i>Stenopogon aciculare</i> Desv ex Poiret	2	1, 2		0 11			0 12			
<i>Stenopogon bulbosum</i> Kunth	2	1		0 01						
<i>Stenopogon laxum</i> Swartz	2	1		0 01						
<i>Stenopogon sphaerocarpon</i> var <i>sphaerocarpon</i> Ell	2	1, 2	0 68	1 35	0 43	1 90	0 85			
<i>Stenopogon conjugatum</i> Bergius	2	1					0 07			
<i>Stenopogon convexum</i> Humb et Bonpl	2	1, 2	0 09		0 01					
<i>Stenopogon crinitum</i> Chase	2	1, 2	0 12	0 25	0 35	0 35	0 09			
<i>Stenopogon pilosanum</i> Chase	2	1, 2	0 16	0 32	1 95	0 66	0 02			

anexo 1 Continuación

AXON	I	II	III					IV		V
			ML	BR	PS	MT	AC	MT	AC	
<i>Aspalum minus</i> Fourn	2	1,2						0.15		
<i>Aspalum notatum</i> Fluegge	2	1,2	0.70	0.02	0.64	0.01				
<i>Aspalum paniculatum</i> L.	2	1				0.24				
<i>Aspalum pubiflorum</i> Rupr	2	2			0.13					
<i>Aspalum tenellum</i> Willd	2	1,2	0.10	0.05	0.04	0.67	0.51			
<i>Aspalum</i> sp	2	1				0.04				
<i>Pennisetum clandestinum</i> Hochst ex Chiov	2	1,2	0.05	0.02	5.91	0.76	0.09			
<i>Protophaetium virescens</i> (Kunth) Parodi	2	1,2	0.15	0.09	0.02	0.74	0.27			
<i>Poa annua</i> L.	1	1,2	1.19	0.31	0.76	0.09	0.08			
<i>Staria geniculata</i> (Lam.) Beauv	2	1,2	0.44	1.16	2.01	1.90	0.15			
<i>Staria parviflora</i> (Poir.) Kerguelen	2	1,2		0.80	0.14					
<i>Styragastrum nutans</i> (L.) Nash	2	1		0.10			0.09			
<i>Styrobolus indicus</i> (L.) R. Br	2	1,2	0.26	0.21	3.24	2.01	0.75			
<i>Styrobolus poiretii</i> (R. et S.) Hitchc	2	2		0.06						
<i>Styria ichu</i> (Ruiz et Pavon) Kunth	2	1,2	0.05	1.05	0.20	1.54				
<i>Styriopogon plumosus</i> (Kunth) Nees	2	1	0.06	0.17						
<i>Styriopogon deyeuxioides</i> Kunth	1	2	0.01	0.02						
<i>Styria bromoides</i> (L.) S. F. Gray	1	1,2	0.27	0.48	0.97	2.81	0.19			
<i>Styria myuros</i> (L.) Grmeln	1	2			0.70					
<i>Styria mays</i> L.	1	1,2	0.53	0.17						
<i>Styriopogon americana</i> Willd. var <i>mexicana</i> (Kunth) McVaugh	2	1,2					0.13			
<i>Styria</i> 1	2	1			0.08					
<i>Styria</i> 2	2	1	0.03							
<i>Styria</i> sp.1	1,2	1		0.04						
<i>Styria</i> sp.3	1,2	1,2	0.09	0.19			0.06			
<i>Styria</i> sp.10	1,2	1	0.20							
III. ACACIAE:										
<i>Acacia jalapensis</i> Schlecht	3	1,2				0.01	0.19	0.14	0.04	
<i>Acacia lanceolata</i> L.	3	1,2		0.05		0.03	0.05			
<i>Acacia mollis</i> Humb. et Bonpl. ex Willd.	3	1,2			0.01	0.03	0.55			

(J') y dominancia (D) florística del estrato bajo (subíndice r) y del estrato alto (subíndice l) por parcela de cada agrohábitat evaluado (ML = Milpa, BR = Barbecho, PS = Pastizal, MT = Matorral, AC = Acahual).

Parcela	Agrohábitat	Fam	S_t	S_r	H'_r	J'_r	D_r	S_l	H'_l	J'_l	D_l
1	ML	14	34	34	2.591	0.735	0.159	—	—	—	—
2	ML	28	72	72	3.604	0.843	0.047	—	—	—	—
3	ML	24	59	59	3.368	0.826	0.056	—	—	—	—
4	ML	22	41	41	2.867	0.772	0.095	—	—	—	—
5	ML	18	38	38	2.703	0.743	0.113	—	—	—	—
6	ML	24	56	56	3.433	0.853	0.055	—	—	—	—
7	ML	23	46	46	3.130	0.817	0.062	—	—	—	—
8	ML	18	38	38	3.096	0.851	0.058	—	—	—	—
9	ML	16	33	33	2.865	0.819	0.078	—	—	—	—
10	ML	20	38	38	3.126	0.859	0.058	—	—	—	—
11	ML	26	39	39	3.070	0.838	0.064	—	—	—	—
12	ML	21	38	38	3.138	0.863	0.059	—	—	—	—
13	ML	31	70	70	3.821	0.899	0.028	—	—	—	—
14	ML	35	91	90	3.994	0.885	0.029	—	—	—	—
15	ML	37	87	87	3.821	0.856	0.035	—	—	—	—
16	ML	22	56	56	3.449	0.857	0.044	—	—	—	—
17	ML	26	52	52	3.416	0.864	0.046	—	—	—	—
18	ML	26	73	73	3.887	0.906	0.026	—	—	—	—
19	ML	28	62	62	3.725	0.902	0.031	—	—	—	—
20	ML	19	36	36	2.708	0.756	0.114	—	—	—	—
21	ML	18	32	32	2.799	0.808	0.092	—	—	—	—
22	ML	21	41	41	3.217	0.866	0.058	—	—	—	—
23	ML	28	55	55	3.585	0.895	0.038	—	—	—	—

Parcela	Agrohábitat	Fam	S_l	S_r	H'_r	J'_r	D_r	S_l	H'_l	J'_l	D_l
24	ML	26	54	54	3.375	0.846	0.052	—	—	—	—
25	BR	21	57	57	3.449	0.853	0.053	—	—	—	—
26	BR	23	70	70	3.807	0.896	0.030	—	—	—	—
27	BR	26	75	75	3.869	0.896	0.029	—	—	—	—
28	BR	29	85	85	3.942	0.887	0.029	—	—	—	—
29	BR	18	33	33	2.987	0.854	0.070	—	—	—	—
30	BR	14	36	36	2.998	0.836	0.074	—	—	—	—
31	BR	20	35	35	2.989	0.841	0.070	—	—	—	—
32	BR	20	41	41	3.229	0.869	0.057	—	—	—	—
33	BR	18	33	33	3.019	0.863	0.065	—	—	—	—
34	BR	25	61	61	3.529	0.859	0.044	—	—	—	—
35	BR	26	56	56	3.451	0.857	0.045	—	—	—	—
36	BR	29	61	61	3.634	0.884	0.036	—	—	—	—
37	BR	16	44	44	3.119	0.824	0.073	—	—	—	—
38	BR	27	56	56	3.542	0.880	0.042	—	—	—	—
39	BR	26	72	72	3.803	0.889	0.032	—	—	—	—
40	BR	23	69	69	3.713	0.877	0.036	—	—	—	—
41	BR	16	30	30	2.822	0.830	0.084	—	—	—	—
42	BR	20	29	29	2.620	0.778	0.110	—	—	—	—
43	BR	16	31	31	2.702	0.787	0.104	—	—	—	—
44	BR	21	40	40	3.333	0.903	0.043	—	—	—	—
45	BR	19	47	47	3.391	0.881	0.046	—	—	—	—
46	PS	24	42	42	2.982	0.798	0.100	—	—	—	—
47	PS	15	32	32	2.804	0.809	0.090	—	—	—	—
48	PS	18	40	40	3.211	0.870	0.062	—	—	—	—

Parcela	Agrohábitat	Fam	S_r	S_l	H'_r	J'_r	D_r	S_l	H'_l	J'_l	D_l
49	PS	19	56	56	3.214	0.798	0.085	—	—	—	—
50	PS	17	39	39	2.982	0.814	0.076	—	—	—	—
51	PS	17	39	39	2.888	0.788	0.085	—	—	—	—
52	PS	13	33	33	3.010	0.861	0.069	—	—	—	—
53	PS	18	43	43	3.315	0.881	0.046	—	—	—	—
54	PS	19	37	37	3.239	0.897	0.053	—	—	—	—
55	PS	21	44	44	3.270	0.864	0.055	—	—	—	—
56	PS	18	46	46	3.224	0.842	0.060	—	—	—	—
57	PS	21	39	39	3.192	0.871	0.061	—	—	—	—
58	PS	18	47	47	3.062	0.795	0.080	—	—	—	—
59	PS	20	47	47	3.187	0.828	0.072	—	—	—	—
60	PS	15	34	34	2.903	0.823	0.095	—	—	—	—
61	PS	22	54	54	3.275	0.821	0.060	—	—	—	—
62	PS	23	53	53	3.405	0.858	0.048	—	—	—	—
63	PS	18	57	57	3.494	0.864	0.043	—	—	—	—
64	PS	21	46	46	2.999	0.783	0.096	—	—	—	—
65	PS	20	39	39	3.064	0.836	0.064	—	—	—	—
66	PS	18	39	39	3.139	0.857	0.060	—	—	—	—
67	PS	17	31	31	2.741	0.798	0.104	—	—	—	—
68	PS	24	51	54	3.409	0.855	0.047	—	—	—	—
69	PS	15	34	34	2.966	0.841	0.072	—	—	—	—
70	MT	32	78	69	3.855	0.911	0.027	19	2.563	0.871	0.115
71	MT	29	71	56	3.425	0.851	0.050	22	2.716	0.879	0.087
72	MT	27	83	66	3.889	0.928	0.025	23	2.722	0.868	0.094
73	MT	34	89	74	3.902	0.907	0.027	25	2.848	0.885	0.080

Parcela	Agrohábitat	Fam	S_l	S_r	H'_r	J'_r	D_r	S_l	H'_l	J'_l	D_l
74	MT	25	58	52	3 266	0 827	0 062	13	2.134	0.832	0 166
75	MT	34	77	57	3 527	0 872	0 040	23	2.758	0 880	0.090
76	MT	32	82	62	3 659	0 886	0 042	30	2 989	0 879	0 072
77	MT	31	93	82	4 027	0 914	0 025	23	2.798	0 892	0.084
78	MT	34	70	50	3 334	0.852	0 055	31	3.108	0 905	0 062
79	MT	36	83	73	3 618	0 843	0 043	32	3.178	0.917	0.052
80	MT	30	90	74	3 917	0 910	0 027	28	2.982	0.895	0 064
81	MT	31	84	72	3 824	0 894	0 032	26	3 003	0 922	0 059
82	MT	27	65	51	3.322	0 845	0 053	20	2 620	0.874	0 105
83	MT	31	74	62	3.279	0 794	0.079	21	2 653	0 871	0.100
84	MT	26	66	55	3 524	0.879	0.042	14	2 210	0 838	0.160
85	MT	36	96	72	3 686	0.862	0 040	42	3 278	0 877	0.064
86	AC	31	67	67	3 730	0.887	0 033	23	2.664	0 850	0.106
87	AC	24	46	46	3.406	0 890	0.046	20	2.450	0 818	0 134
88	AC	34	48	48	3.376	0 872	0 048	35	3 223	0.906	0 053
89	AC	27	36	36	3.242	0 905	0 050	31	3 140	0.914	0.054
90	AC	24	44	44	3.405	0.900	0.045	27	2 870	0 870	0.085
91	AC	32	56	56	3.532	0 877	0.042	29	3 056	0 907	0.067
92	AC	24	34	34	2.961	0 840	0 084	27	2 993	0.908	0 067
93	AC	26	46	46	3.250	0 849	0.062	20	2.647	0 884	0.090
94	AC	28	45	45	3 099	0.814	0 096	24	2 822	0.888	0 078
95	AC	27	53	53	3.518	0 886	0.043	23	2.740	0 874	0.090
96	AC	28	62	62	3.700	0.897	0 033	26	2.899	0.890	0 070
97	AC	33	54	54	3 473	0.871	0 045	24	2.850	0 897	0.081
98	AC	27	32	32	3.048	0.879	0.064	26	3 009	0.923	0 061

Parcela	Agrohábitat	Fam	S_t	S_r	H'_r	J'_r	D_r	S_l	H'_l	J'_l	D_l
99	AC	31	33	33	3.047	0.871	0.066	38	3.381	0.929	0.042
100	AC	28	48	48	3.382	0.874	0.051	24	2.892	0.910	0.069
101	AC	41	59	59	3.608	0.885	0.039	38	3.353	0.922	0.044
102	AC	26	45	45	3.329	0.875	0.051	18	2.614	0.904	0.089
103	AC	36	77	77	3.947	0.909	0.027	33	3.196	0.914	0.053
104	AC	29	50	50	3.484	0.891	0.044	25	2.782	0.864	0.089
105	AC	25	44	44	3.023	0.799	0.087	21	2.720	0.893	0.083
106	AC	28	39	39	3.104	0.847	0.080	23	2.897	0.924	0.066
107	AC	28	30	30	2.970	0.873	0.075	26	2.963	0.909	0.064
108	AC	27	39	39	3.070	0.838	0.066	28	2.850	0.855	0.081
109	AC	33	44	44	3.090	0.817	0.079	37	3.186	0.882	0.061