



Boletín de la Sociedad Botánica de México

ISSN: 0366-2128

victoria.sosa@inecol.edu.mx

Sociedad Botánica de México

México

Romero Romero, Marco Antonio; Castillo, Silvia; Van Der Wal, Hans  
Análisis Florístico de la Vegetación Secundaria Derivada de la Selva Húmeda de Montaña de Santa  
Cruz Tepetotutla (Oaxaca) México  
Boletín de la Sociedad Botánica de México, núm. 67, 2000, pp. 89-106  
Sociedad Botánica de México  
Distrito Federal, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57706706>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

## ANÁLISIS FLORÍSTICO DE LA VEGETACIÓN SECUNDARIA DERIVADA DE LA SELVA HÚMEDA DE MONTAÑA DE SANTA CRUZ TEPETOTUTLA (OAXACA), MÉXICO

<sup>1</sup>MARCO ANTONIO ROMERO-ROMERO, <sup>1</sup>SILVIA CASTILLO,  
<sup>1</sup>JORGE MEAVE Y <sup>2</sup>HANS VAN DER WAL

<sup>1</sup>Laboratorio de Ecología, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México 04510 D.F., México. Tel. 56-22-48-35, Fax 56-22-48-28. <sup>2</sup>Department of Ecological Agriculture, Wageningen University, Wageningen, The Netherlands. marr@hp.fciencias.unam.mx.

**Resumen.** Se realizó un análisis florístico de la vegetación secundaria derivada del sistema agrícola de roza, tumba y quema en la selva húmeda de montaña en Santa Cruz Tepetotutla, Sierra Norte de Oaxaca, México. El análisis florístico de la cronosecuencia estudiada se basa en una colección de 2 668 ejemplares procedentes de 60 transectos paralelos de 0.01 ha (25 X 4 m), distribuidos en 18 acahuales con edades entre 5 y aproximadamente 100 años. Se distinguieron 499 especies distribuidas en 223 géneros y 104 familias (incluidas 38 especies de la vegetación secundaria recolectadas fuera de los transectos), entre las que están representados árboles, arbustos, hierbas, plantas trepadoras, palmas, helechos y epífitas. Sólo 28 morfoespecies no pudieron ser identificadas a ningún nivel taxonómico. La riqueza florística no disminuyó ni tampoco incrementó significativamente en relación con la edad de los acahuales. En contraste, se observó una tendencia de cambio, si bien no significativa, para las abundancias relativas de las formas de crecimiento, ya que las especies herbáceas fueron reemplazadas gradualmente por las arbóreas, mientras que las palmas y los helechos arborescentes aparecieron inicialmente en sitios de edad intermedia y a partir de allí incrementaron su abundancia. Los resultados de este estudio sugieren que una proporción importante de la diversidad florística de la región está presente en la vegetación secundaria. El reemplazo de los métodos agrícolas tradicionales por sistemas productivos inadecuados amenaza este potencial florístico, ya que afecta propiedades del sistema, fundamentales para el mantenimiento de la riqueza, tales como el tiempo de descanso y el tamaño de la matriz de vegetación primaria en la que están embebidos los acahuales.

**Palabras clave :** Dinámica de la vegetación, florística, bosque húmedo de montaña, selva mediana de montaña, roza, tumba y quema, sucesión, Oaxaca.

**Abstract.** A floristic analysis was conducted of the secondary vegetation derived from slash and burn agriculture in a montane rain forest region at Santa Cruz Tepetotutla, located in the Northern Oaxaca Range, Mexico. The analysis of the studied chronosequence is based on a collection of 2 668 specimens encountered in 60 parallel 0.01 ha belt transects (25 X 4 m), distributed in 18 second-growth stands with ages ranging between 5 and ca. 100 years. A total of 499 species were distinguished, which are distributed in 223 genera and 104 families (including 38 secondary vegetation species collected outside of the transects), among which the following growth forms are represented: trees, shrubs, herbs, herbaceous and woody climbers, palms, ferns, and epiphytes. Only 28 morphospecies were not determined to any taxonomic level. Floristic richness did not decrease nor increased significantly with stand age. In contrast, changing trends, albeit non significant, were observed for different life forms, as arboreal species gradually replaced herbaceous ones, whereas palms and tree ferns only appeared in stands of intermediate age and their abundances increased thereof. The results of this study suggest that a considerable proportion of the regional floristic diversity occurs in the secondary vegetation. The abandonment of traditional agricultural methods for modern but usually inadequate, productive systems threatens this floristic potential, because it affects characteristics of the system fundamental for the maintenance of species, such as stand age and the area of the primary vegetation matrix in which these stands are embedded.

**Key words:** Floristic, montane rain forest, shifting agriculture, succession, vegetation dynamics, Oaxaca.

En muchas zonas tropicales del mundo se han desarrollado prácticas agrícolas que aprovechan las características ecológicas particulares de cada región. En el trópico mexicano persisten las de estilo nómada con antecedentes prehispánicos (Hernández-X., 1959, 1980; Rojas-Rabiela, 1991, 1997), que se aplican con diferentes modalidades en las tierras bajas y en las laderas de las montañas tropicales (Vásquez-Dávila, 1995), y se conocen con el nombre de sistemas de "roza, tumba y quema" (RTQ). Durante el periodo de descanso o barbecho de los terrenos donde se aplica este sistema, se desarrollan comunidades vegetales que, como los claros en el dosel de las selvas, se distinguen estructural y florísticamente de la vegetación original (Martínez-Ramos, 1994). En muchas regiones del trópico húmedo de México se utiliza el término "achual" para referirse a las "comunidades secundarias en distintas etapas de regeneración...que suceden al abandono de un terreno cultivado por cierto número de años" (Sarukhán, 1964:115). Con el paso del tiempo, estas comunidades pueden llegar a ser estructural y florísticamente muy semejantes a

los bosques originales, aunque en ocasiones llegan a conformar una vegetación totalmente diferente, que incluso puede llegar a estar dominada por especies ruderales.

La vegetación secundaria derivada de la agricultura tradicional puede jugar un papel importante en la conservación de la diversidad biológica, pues su flora comprende una gran variedad de especies que van desde las netamente ruderales con distribución cosmopolita hasta las propias de vegetación primaria, algunas de las cuales inclusive están clasificadas como raras o endémicas (Gómez-Pompa, 1971). Además, muchas familias que tienen una gran riqueza de especies tropicales y subtropicales, como Asteraceae, Poaceae, Euphorbiaceae y Piperaceae, entre otras, poseen numerosas especies típicas de vegetación secundaria. Gómez-Pompa (1971:125) plantea que "...la riqueza de especies en los trópicos está fuertemente vinculada a la vegetación secundaria y la evolución de muchos taxa tropicales no puede entenderse sin tomar en cuenta su comportamiento en la sucesión secundaria...". Esto se debe a que los cambios en tiem-

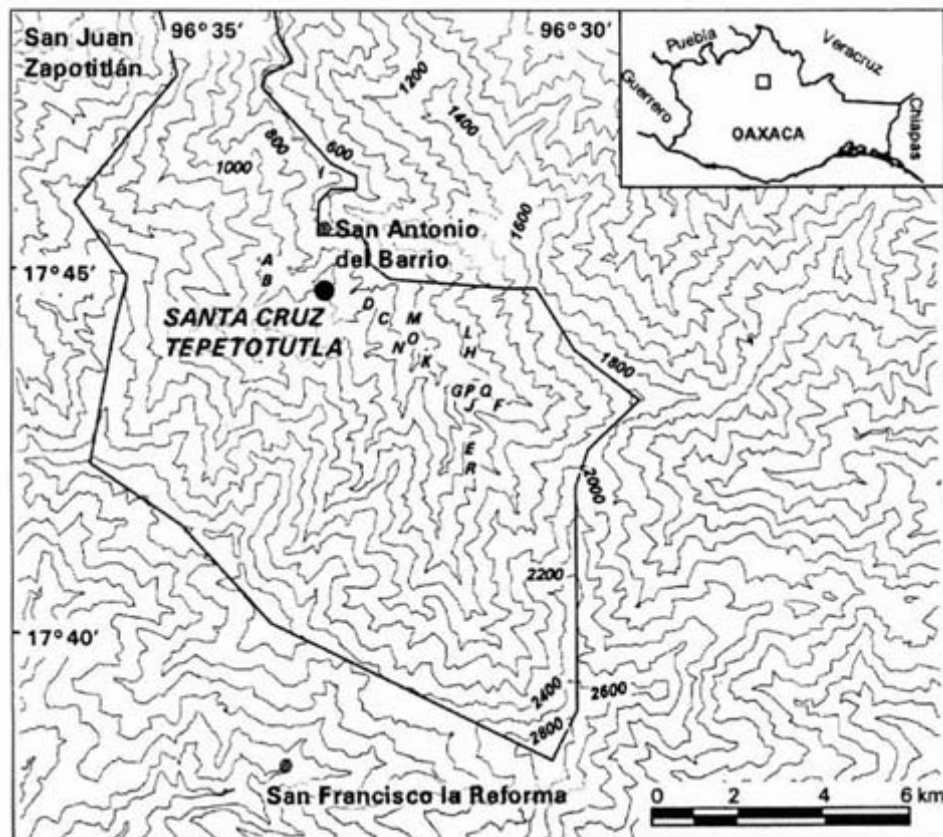


Figura 1. Distribución de los achuales estudiados en la comunidad de Santa Cruz Tepetotutla, del Municipio de Usila, Oaxaca. (Modificado de De Teresa y Hernández-Cárdenas, 1997).

po y espacio debidos a la dinámica propia de la vegetación secundaria pueden producir combinaciones ambientales que favorecen de manera diferencial a las distintas poblaciones silvestres de plantas y animales. Por otra parte, el hecho de que la mayor parte de las regiones tropicales de México estén integradas por mosaicos de comunidades secundarias que reflejan el efecto de diferentes grados de disturbio (Rzedowski, 1978), hace que los acahuales se hayan convertido hoy día en la principal fuente de recursos para las comunidades humanas y animales que sustentan.

El estudio de las características florísticas de la vegetación tropical secundaria de tierras bajas en México comenzó hace más de 30 años (*e.g.* Sarukhán, 1964; Sousa, 1964), y desde entonces ha tenido un auge considerable (*e.g.* Gómez-Pompa y Ludlow-Wiechers, 1976; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1976; Carabias-Lillo, 1979; Purata, 1986a,b). Estos trabajos han permitido describir patrones generales de desarrollo florístico en estas comunidades. Por ejemplo, entre otras cosas hoy sabemos que pueden existir diferencias importantes en la composición de comunidades de edad similar pero con historias de uso diferentes (Purata, 1986a). Muchos de estos estudios han descrito tendencias crecientes de la riqueza específica conforme avanza el proceso sucesional en los acahuales; por ello, es razonable esperar la existencia de patrones monotónicos en la riqueza florística relacionados con la edad de los acahuales.

El conocimiento de la dinámica florística de la vegetación secundaria en regiones tropicales montañosas es muy escaso, no sólo en México sino también en otras regiones donde existen comunidades de este tipo (*e.g.* Breceda Solís-Camara y Reyes-Gallardo, 1990; Giraldo-Cañas, 1995). Esta carencia de conocimiento puede ser crítica, ya que actualmente en países con poca tecnología agrícola como México, gran parte de la agricultura tropical basada en sistemas tradicionales ha sido desplazada hacia zonas montañosas. Los objetivos del presente estudio, realizado en sitios que en conjunto representan una cronosecuencia, fueron: 1] elaborar un listado de la flora presente en la vegetación secundaria de una región montañosa muy húmeda del sur de México derivada del sistema agrícola de RTQ, y 2] analizar los patrones generales de cambio en la riqueza florística de las comunidades secundarias de esta región a través de su desarrollo sucesional.

#### Área de estudio

El estudio se realizó en terrenos de la comunidad de Santa Cruz Tepetotutla, ubicada en el extremo sudoriental del Municipio San Felipe Usila (Oaxaca), en

la región denominada "La Chinantla", Sierra Norte de Oaxaca (figura 1). Su abrupta topografía se caracteriza por pendientes fuertes (40° o más), y en menor proporción, moderadas (13 a 25°). Numerosos valles en forma de "V" forman barrancas de paredes muy altas; en las partes altas de la sierra existen crestas agudas y sólo ocasionalmente se presentan algunas mesetas angostas (Estrada, 1995). Los suelos dominantes por debajo de los 1 400 m son oxisoles, y a partir de los 1 600 m predominan los podzoles; entre ambas elevaciones existe una zona de transición de los dos tipos (van der Wal, 1996).

La comunidad de Santa Cruz Tepetotutla abarca un gradiente altitudinal que va de 500 m en el norte, a más de 2 700 m en su límite sur, el cual coincide con el parteaguas de la sierra. Las cartas climáticas muestran una precipitación media anual de entre 2 500 y 4 000 mm; sin embargo, es posible que esta cifra sea una subestimación, ya que en la estación Vista Hermosa, ubicada a una altitud similar pero fuera de la comunidad, se registró un promedio anual de *ca.* 5 700 mm (Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977). Durante el periodo en el que se realizó el trabajo de campo para este proyecto y otros relacionados, se observaron lluvias prácticamente durante todo el año, y aun en la estación relativamente seca se presentaron neblinas persistentes. Los numerosos arroyos que se forman alimentan a los ríos Perfume y Tlacuache, que son las mayores corrientes de agua en la zona de estudio, ambos pertenecientes a la cuenca alta del Palapoan.

A pesar de la carencia de datos climáticos para la zona, es evidente que existe un gradiente térmico relacionado con la variación altitudinal. Es probable que la temperatura media anual fluctúe alrededor de 20°C, con temperaturas promedio en invierno de entre 15 y 20°C, y en verano de entre 20 y 25°C (Rodrigo, 1994).

La vegetación original en la zona corresponde de manera general a los bosques tropical perennifolio y mesófilo de montaña en la clasificación de Rzedowski (1978), o bien a las selvas alta perennifolia, mediana subperennifolia y baja perennifolia del sistema de Miranda y Hernández-X. (1963). Sin embargo, la dificultad para precisar los límites entre estos tipos de vegetación en esta zona transicional motivó a utilizar en este estudio el criterio de Meave *et al.* (1994), quienes agruparon a estas comunidades vegetales en la categoría de "selva húmeda de montaña" (*montane rain forest*), término ampliamente usado para designar a los bosques húmedos de regiones montañosas en América tropical (*e.g.* Grubb *et al.*, 1963; Breedlove, 1973; Kappelle, 1996; ver además referencias incluidas en Churchill *et al.*, 1995).

**Tabla 1.** Características generales de los acahuales estudiados en Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca.

Acahual	Edad del acahual (años)	Pendiente promedio (grados)	Altitud (m s.n.m.)	Número de transectos
A	5	23	1000	4
B	5	23	1000	2
C	5	34	745	4
D	5	39	795	4
E	5	30	1170	4
F	5	40	1120	1
G	6	32	1100	4
H	6	40	920	4
I	6	36	580	4
J	7	40	1150	1
K	10	39	900	4
L	12	37	870	4
M	15	42	650	4
N	17	43	840	1
O	25	42	720	4
P	50	40	920	4
Q	50	40	1000	4
R	100	38	1170	3

## Métodos

Entre marzo y noviembre de 1994 se estudiaron 18 acahuales ubicados a altitudes de entre 580 y 1 170 m. Para determinar su composición florística se realizaron 60 transectos colocados en forma paralela a la pendiente en los que inicialmente se planeó utilizar cuatro transectos de 25 X 4 m (0.01 ha) por acahual, colocados en forma paralela a la pendiente, en los que se recolectaron las plantas vasculares presentes. Desafortunadamente no fue posible utilizar este número de transectos en todos los acahuales, ya que

algunos de ellos fueron rozados y tumbados antes de concluir el muestreo (tabla 1). En total se registraron las plantas de 60 transectos. Para describir la variación florística entre acahuales, los datos de los diferentes transectos muestreados en cada acahual fueron combinados para formar una muestra única. Las especies encontradas se clasificaron en ocho formas de crecimiento: árboles, palmas, helechos arborescentes, arbustos, hierbas terrestres, hierbas epífitas, trepadoras herbáceas y trepadoras leñosas. Adicionalmente, el listado incluye algunas especies que fueron recolectadas fuera de los transectos pero que no forman parte del muestreo y que por lo tanto no se consideraron para el análisis de la riqueza florística entre acahuales.

La determinación de los especímenes se hizo, en la medida de lo posible, hasta el nivel de especie. Las plantas fueron determinadas por personal de los herbarios MEXU (Universidad Nacional Autónoma de México) y XAL (Instituto de Ecología, A.C.), y del Departamento de Biología de la Facultad de Ciencias, UNAM. El proceso de determinación del material recolectado se llevó a cabo durante un periodo de más de dos años, y fue hecho con el mayor cuidado posible por los especialistas y conocedores de la flora regional que fueron consultados. El material que no pudo ser determinado a nivel de especie fue sometido a una rigurosa comparación morfológica para disminuir al máximo la posibilidad de sobrestimar la riqueza específica. Las entidades que no fueron determinadas a ningún nivel taxonómico (denominadas morfoespecies) no fueron consideradas para la estimación de la riqueza. La información sobre la distribución de las especies en los acahuales fue capturada para su análisis en tablas ordenadas utilizando un modelo relacional de bases de datos. De aquí en adelante el uso del término "especie" incluye a las morfoespecies diferenciadas morfológicamente y asignadas claramente a alguna categoría taxonómica superior.

## Resultados

En los transectos se recolectaron 2 668 ejemplares, de los cuales 2 622 (98.3%) fueron determinados hasta los niveles taxonómicos de especie, género o familia, y sólo 46 (1.7%) quedaron sin determinar. En este conjunto se distinguieron 489 entidades específicas (especies nombradas y morfoespecies); de éstas, 271 (55.4%) se determinaron hasta el nivel de especie, 126 (25.8%) hasta género (porcentaje acumulado a nivel de género: 81.2%), y 64 (13.1%) solamente hasta familia (porcentaje acumulado a nivel de familia: 94.3%). El número de morfoespecies fue de 28 (5.7%) y, como se mencionó anteriormente, éstas no se con-

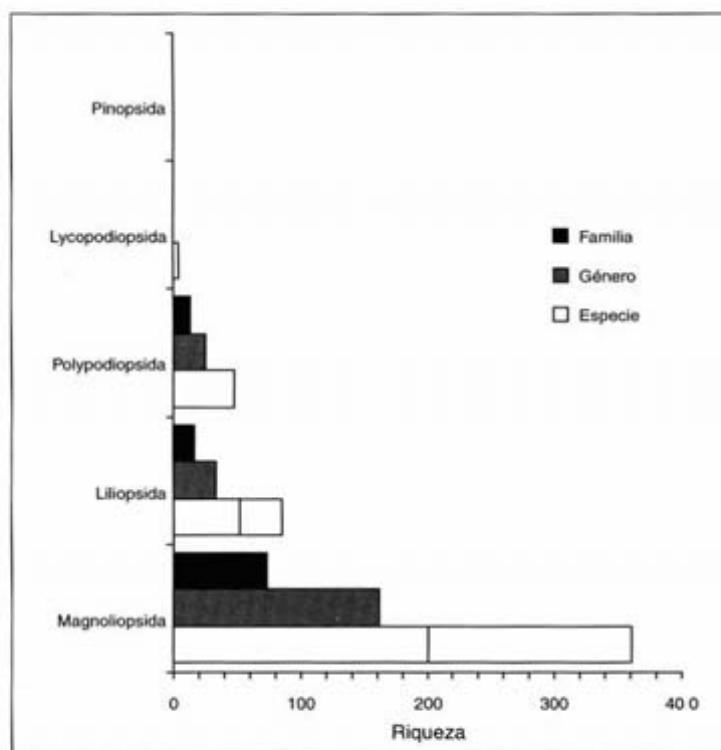
sideran en la descripción florística ni en el cálculo del total de especies. En el listado se incluyen además 38 especies recolectadas en los acahuales estudiados, pero que no aparecieron en los transectos; esto produce un total de 499 entidades específicas presentes en la vegetación secundaria de Santa Cruz Tepetotutla. El listado completo junto con la forma de crecimiento de cada especie se muestra en el Apéndice 1.

La figura 2 muestra la riqueza de familias, géneros y especies para las cinco clases mayores de plantas vasculares. Las angiospermas con sus dos clases (Cronquist, 1981), Liliopsida (85 especies) y Magnoliopsida (361), fueron el grupo taxonómico con mayor riqueza, con un total de 446 especies. Las gimnospermas (clase Pinopsida) estuvieron representadas por una especie de *Pinus*. Para el grupo de las Pteridophyta y grupos afines con dos de sus clases, Polypodiopsida y Lycopodiopsida (Brummitt, 1992), se determinaron 52 especies.

En el conjunto florístico estuvieron representadas 104 familias. Las 35 familias con cinco o más especies que

se muestran en la figura 3, contienen en conjunto el 60.1% de los géneros y el 76.2% de las especies. Tan sólo son diez familias las que tienen al menos 10 especies y que acumulan el 43.1% de la riqueza específica. Entre ellas, las más ricas fueron Asteraceae con 37 especies y 13 géneros (cociente especies/género = 2.8) y Rubiaceae (33 especies y 13 géneros; S/G = 2.5). La familia Piperaceae tuvo el mayor número de especies por género (S/G = 11.5); en cambio, para las Papilionaceae el cociente S/G tan sólo tuvo un valor de 1.7. Las otras 25 familias que se muestran en la figura 3 contienen cada una entre cinco y nueve especies, y en conjunto agrupan al 33.1% del total.

No fue posible asignar ninguna forma de crecimiento a 47 especies cuya determinación llegó solamente a nivel de familia o género porque los taxa de estos rangos incluyen numerosas formas de vida. La distribución de formas de crecimiento entre las restantes 452 especies determinadas se muestra en la figura 4. Las hierbas fueron las mejor representadas (137 especies), seguidas por los árboles (106) y los arbustos (102). Las trepadoras herbáceas y leñosas sumaron



**Figura 2.** Riqueza de familias, géneros y especies para los cinco grupos taxonómicos de plantas vasculares recolectadas en la vegetación secundaria. Las barras correspondientes al número de especies de angiospermas (Liliopsida y Magnoliopsida) están compuestas por dos partes; el segmento de la izquierda indica el número de especies totalmente determinadas y el de la derecha corresponde a las que no fueron identificadas taxonómicamente, pero que fueron diferenciadas morfológicamente de las anteriores.

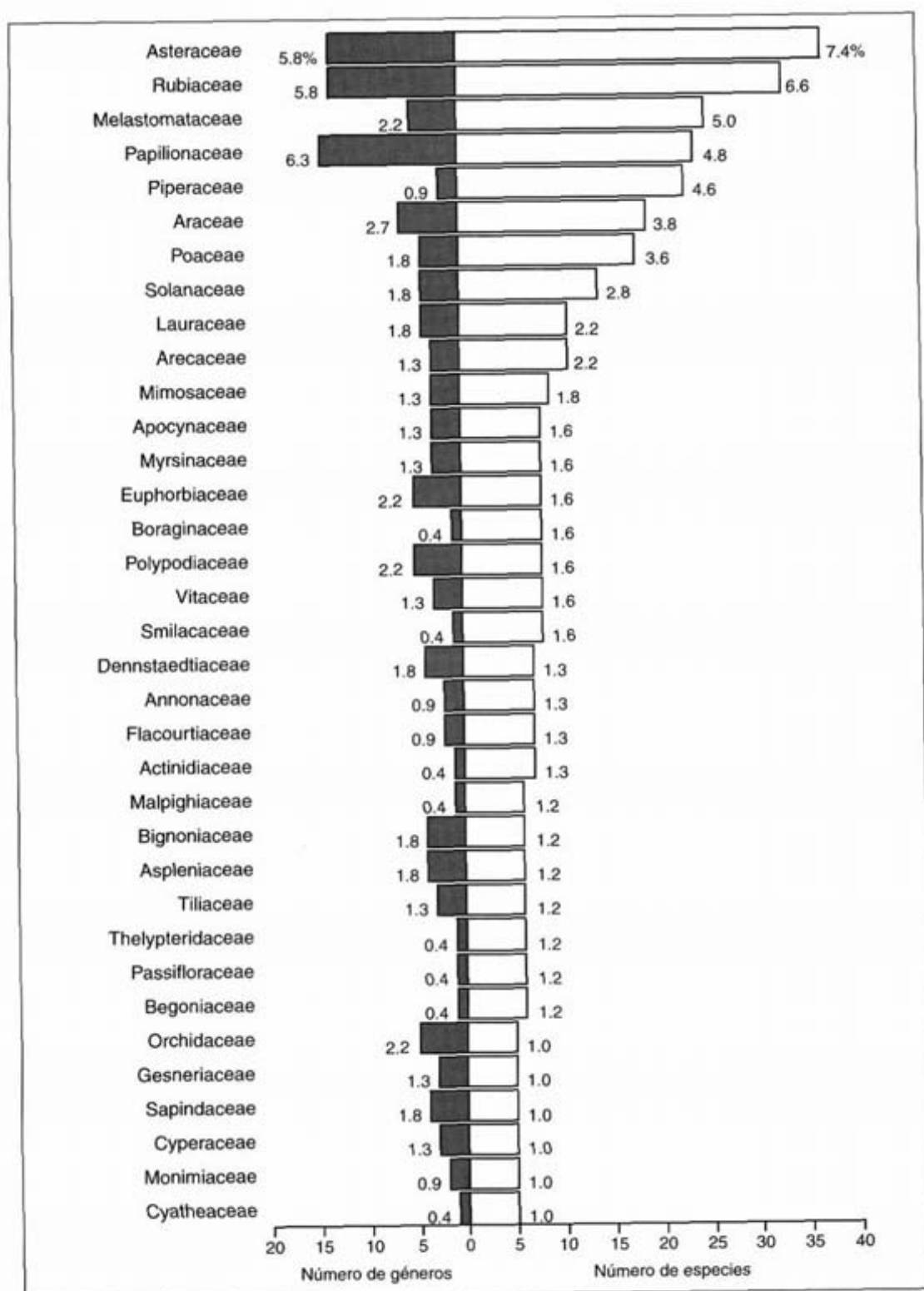


Figura 3. Riqueza taxonómica de las 35 familias que presentaron cinco o más especies y que en total contienen el 60.1% de los géneros y el 76.2% de las especies encontradas. El porcentaje correspondiente a cada familia con respecto al total de géneros y especies se indica a un costado de cada barra.

68 especies, y las epífitas, las palmas y los helechos arborescentes contribuyeron en conjunto con 35 especies. La distribución de formas de crecimiento entre familias fue muy heterogénea. Por ejemplo, las Asteraceae incluyeron hierbas, trepadoras herbáceas y arbustos; mientras que entre las Rubiaceae predominaron los arbustos, aunque esta familia también incluyó algunos árboles y hierbas. De hecho, muchas familias tuvieron representantes de una o pocas formas de crecimiento; por ejemplo, Piperaceae sólo estuvo representada por hierbas epífitas y arbustos, Poaceae y Araceae solamente por hierbas, Fabaceae principalmente por hierbas, y Melastomataceae por arbustos.

Al hacer el desglose de esta flora entre los acahuales se encontró una gran variación en la riqueza de todos los niveles taxonómicos (figura 5). La mayor variación correspondió al nivel de especie, ya que el acahual con más especies (acahual A) tuvo 4.3 veces más (119 especies) que el más pobre (J, 28 especies). Esta variación fue mucho menor en los dos niveles taxonómicos superiores, ya que para los géneros la diferencia entre los acahuales con mayor y menor número (A, 74 géneros; J, 25) fue de 3.0 veces, mientras que para las familias esta diferencia (entre el D, 48 familias, y el R, 21) fue de 2.3 veces. El número de especies de cada acahual estuvo muy fuertemente correlacionado con el número de géneros ( $R^2 = 0.83$ ,  $p < 0.001$ , g.l. = 16) y de familias ( $R^2 = 0.75$ ;  $p < 0.001$ ; g.l. = 16).

Es evidente que esta variación se debe al menos parcialmente al hecho de que no todos los acahuales fueron muestreados con el mismo número de transectos. Para evaluar el efecto de esta diferencia, en la gráfica de riqueza total de especies por acahual (figura 5c), se muestran también los valores de riqueza promedio ( $\pm 1$  D.E.) por transecto. El número de especies en el único transecto del acahual J está por debajo de la media, mientras que en los transectos únicos de los acahuales F y N la riqueza fue superior a la media; de hecho, el transecto del acahual N tuvo casi tantas especies como los acahuales C y G, ambos muestreados con cuatro transectos.

La heterogeneidad en la riqueza de todos los niveles taxonómicos también se mantuvo al agrupar a los acahuales en grupos de edad, de la siguiente manera: entre 5 y 7 años, acahuales jóvenes (A al J); de 5 a 25 años, acahuales de edad intermedia (K al O); de 50 a 100 años, acahuales viejos (P, Q y R). Esta variabilidad fue particularmente notable para los acahuales jóvenes (promedio  $\pm 1$  E.E. =  $74.4 \pm 8.0$  especies) y para los viejos ( $73.02 \pm 11.9$  especies). Los acahuales de edad intermedia no sólo tuvieron la menor variación, sino que a ellos correspondió la mayor riqueza promedio ( $85.8 \pm 6.5$  especies). Sin embargo,

estas diferencias no fueron significativas (Kruskal-Wallis;  $H = 1.1746$ ;  $N = 18$ ; n.s.).

La comparación de la riqueza entre acahuales por grupo de edad puede estar sesgada por el uso de diferentes números de transectos en cada acahual y por la típica forma curva de las funciones acumulativas de riqueza. Para evaluar esta posibilidad, se compararon también las densidades promedio de especies por unidad de área (transecto), agrupados en las mismas clases de edad, ya que esta variable representa una medida estandarizada de la riqueza (Magurran, 1988). El promedio ( $\pm 1$  E.E.) más alto correspondió de nuevo a los transectos de acahuales de edad intermedia ( $40.1 \pm 2.0$ ), mientras que los de acahuales jóvenes y viejos fueron menores ( $36.8 \pm 1.8$ , y  $32.2 \pm 2.4$ , respectivamente). Si bien estos resultados también muestran la existencia de un incremento en la riqueza correspondiente a los acahuales de mediana edad, la comparación estadística tampoco arrojó diferencias significativas entre ellos (Kruskal-Wallis,  $H = 3.9548$ ;  $N = 60$ ; n.s.).

Las diferencias entre acahuales están dadas no sólo por la riqueza de los diferentes taxa, sino también por su composición florística. Algunas especies solamente se encontraron en acahuales jóvenes (A al J), por ejemplo *Conostegia xalapensis*, *C. caelestis*, *Diodia sarmatosa*, *Lasiacis procerrima*, *Heliocarpus* sp. 1, *Hibiscus uncinellus*, *Verbesina turbacensis* y *Vernonia patens*, mientras que otras sólo estuvieron presentes en acahuales viejos (P, Q y R), tales como *Blechnum ensiforme*, *Garcinia intermedia*, *Licaria misantlae*, *Myrcia splendens*, *Piper yzabalanum*, *Pseudolmedia spuria* y *Ticodendron incognitum*, entre otras.

La figura 6 muestra la distribución porcentual de las formas de crecimiento por acahual. A primera vista se observaron tendencias claras para este atributo. Por ejemplo, la proporción de hierbas decreció con la edad de los sitios, de valores tan altos como 35% en acahuales jóvenes a otros tan bajos como 10% en acahuales viejos, mientras que para los árboles la tendencia fue inversa, variando de poco más del 20% a más del 35%. Por otra parte, las palmas, los helechos arborescentes y las hierbas epífitas, prácticamente ausentes en las primeras etapas, aparecen e incrementan su contribución conforme transcurre la sucesión. Sin embargo, estas tendencias no fueron suficientemente fuertes para ser significativas, de acuerdo con una prueba de cociente de verosimilitud logarítmica (*log-likelihood ratio test*; Zar, 1999;  $G = 16.7$ ; g.l. = 12; n.s.).

## Discusión

El área total muestreada en este estudio (0.6 ha) es pequeña si se toma en cuenta que en las 12 300 ha

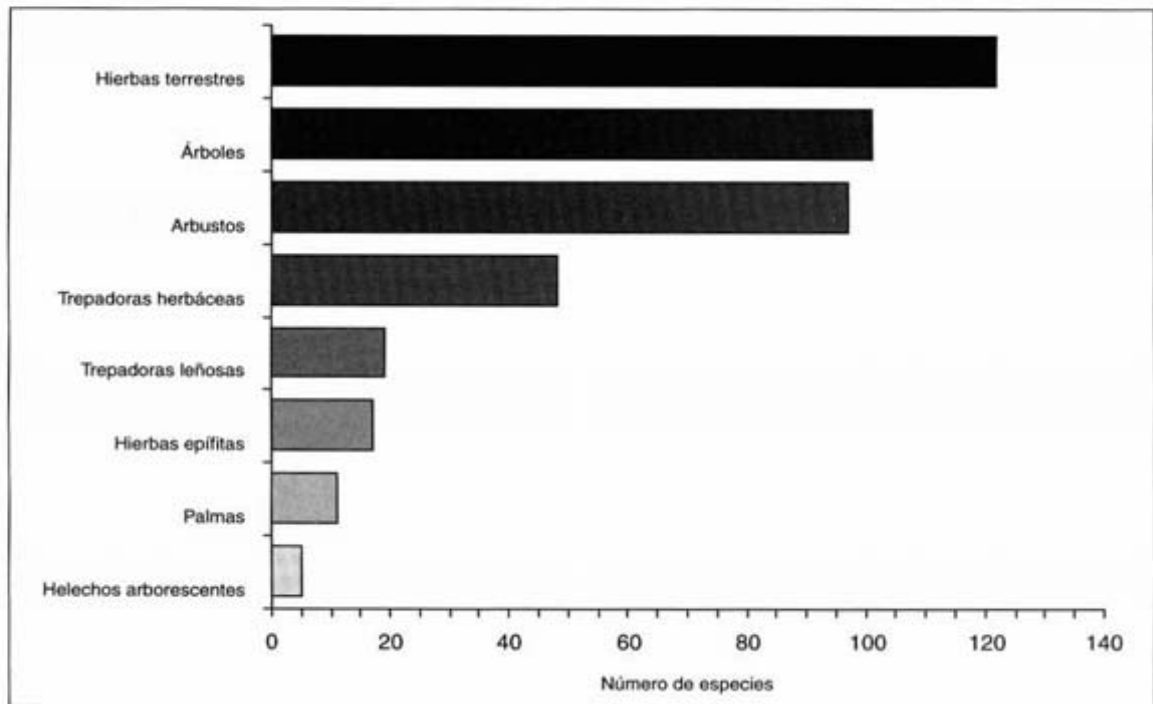


Figura 4. Distribución de la riqueza de especies para las ocho formas de crecimiento encontradas.

de la comunidad de Santa Cruz Tepetotutla existen aproximadamente 1 970 ha de acahuales (van der Wal, 1996). Aun así, el registro de más de 500 especies en la vegetación secundaria de esta localidad no sólo confirma la importancia de la Sierra Norte de Oaxaca como una de las regiones más ricas de México desde el punto de vista botánico (Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977), sino que además pone de manifiesto que la vegetación secundaria, al menos bajo las condiciones que prevalecen en esta localidad, tiene un enorme potencial para la conservación de la biodiversidad a través del mantenimiento de una gran riqueza de especies.

Esta gran riqueza no se limita al conjunto de especies secundarias que aprovechan las oportunidades de establecimiento que normalmente se presentan cuando hay alteraciones de la vegetación original. A través de la cronosecuencia sucesional representada por los acahuales aquí estudiados no sólo se encontraron grupos típicamente secundarios (*e.g.* Poaceae y Asteraceae), sino que también hubo una buena representación de taxa que normalmente se encuentran en comunidades no alteradas (*e.g.* *Ticodendron*, *Asplenium*, *Ocotea*, *Arpophyllum*); además, se reconoció un grupo de especies que parecen tener amplias tolerancias ecológicas, ya que se presentan de manera indiferente en distintas etapas sucesionales. Por ello,

el conjunto de resultados sugiere que el proceso sucesional se parece más al modelo de florística inicial de Egler (1954). Es decir, numerosas especies se suceden al paso del tiempo o cohabitan bajo ciertas condiciones ambientales, haciendo que el componente florístico del proceso de regeneración de la selva húmeda de montaña sea muy dinámico.

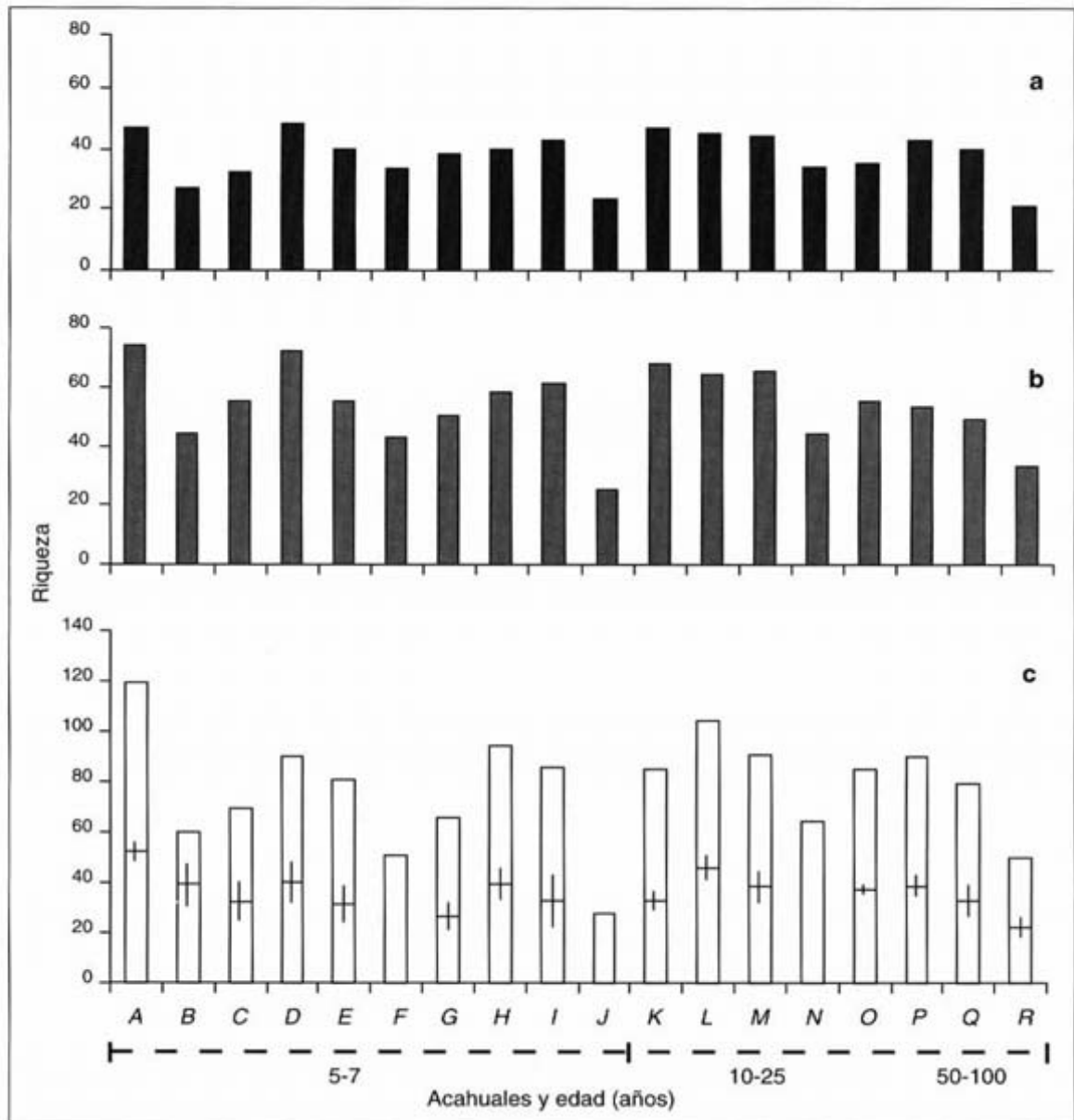
En el proceso sucesional estudiado en Santa Cruz Tepetotutla la riqueza de especies por forma de crecimiento muestra algunos resultados fácilmente predecibles. Por ejemplo, el número de hierbas disminuye paulatinamente al paso del tiempo y simultáneamente se establecen, rebrotan o incrementan su tamaño los árboles, los helechos arborescentes y las palmas. De esta manera se efectúa un reemplazo de formas de crecimiento que mantiene sin cambios significativos a la riqueza de especies, la cual está ligada, a su vez, a la riqueza de géneros y de familias.

Existen varios indicios de que la riqueza florística de la vegetación secundaria de esta localidad es mayor, incluso quizá mucho más grande, que la registrada en este estudio. En primer lugar, a pesar de que el muestreo se realizó en sitios representativos de las etapas jóvenes de la sucesión (nueve acahuales de 5 a 6 años), no se tiene información para las etapas anteriores en las que es posible que haya más especies por encontrar. En segundo lugar, el estudio se

restringió a los acahuales derivados del sistema de RTQ dedicados al cultivo de maíz, por lo que quedaron excluidos los cafetales abandonados, los sitios usados eventualmente como potreros, las huertas o las parcelas abandonadas donde se cultivó frijol u otros productos, y los helechales. Por otra parte, para las etapas de mayor edad la muestra fue proporcionalmente más pequeña, por lo que no se puede descartar

la posibilidad de que en otros acahuales viejos existan especies que sólo aparecieron en los acahuales más jóvenes, o que ni siquiera fueron registradas durante el estudio.

Originalmente se esperaba encontrar un patrón monótonico en la riqueza florística, es decir, que ésta incrementara o decreciera significativamente en relación con la edad de los sitios. Sin embargo, esto no



**Figura 5.** Riqueza por nivel taxonómico (a: familias, b: géneros y c: especies) para los acahuales muestreados, ordenados de acuerdo al tiempo de descanso en clases de edad, de 5 a 7 años: jóvenes; de 10 a 25 años: de edad intermedia; y de 50 a 100 años: maduros. En 5c se muestra también los promedios por transecto ( $\pm 1$  D.E.), excepto para los acahuales muestreados con un solo transecto (F, J y N).

fue así, ya que la variación observada en la riqueza florística de los acahuales fue más o menos errática, claramente independiente del tiempo de desarrollo de éstos. A pesar de que este resultado contrasta con los obtenidos por González-Espinosa *et al.* (1991), quienes sí encontraron un incremento gradual de la riqueza de especies en la secuencia sucesional de un bosque de *Pinus-Quercus* en las tierras altas de Chiapas, no parece ser una situación única; en particular, Giraldo-Cañas (1995) también encontró en un ambiente húmedo de montaña en Colombia que los estadios sucesionales más avanzados no son necesariamente más diversos que los jóvenes. Estas diferencias evitan el uso generalizado de la riqueza florística como un indicador del grado de desarrollo de las comunidades secundarias.

Connell (1978) predijo que la máxima riqueza de especies corresponde a comunidades sometidas a situaciones de disturbio intermedio, y por extensión, que comunidades con una edad intermedia de desarrollo albergan más especies que otras sucesionalmente

más jóvenes o más desarrolladas. Según su modelo, la dificultad de muchas especies para establecerse en los duros ambientes de sitios recientemente perturbados, en el caso de sitios jóvenes, o los procesos de exclusión competitiva que pueden ocurrir en los sitios de mayor edad, explicarían el comportamiento curvilíneo de la riqueza durante la sucesión. Las tendencias observadas en los acahuales estudiados en Santa Cruz Tepetotutla se asemejan a este comportamiento, sugiriendo la operación de este tipo de mecanismos reguladores de la riqueza. No obstante, la gran riqueza de especies que se registró en los sitios jóvenes no se ajusta al modelo de Connell, ya que el establecimiento de especies en estos sitios parece ser más exitoso de lo que se esperaría.

En Santa Cruz Tepetotutla los acahuales forman parte de un mosaico donde también existen manchones de vegetación conservada y cafetales que se extienden sobre una franja agrícola que va de los 500 a los 1 200 m.s.n.m. El sistema agrícola no es extensivo (milpas < 2 ha, hasta 1994) ni mecanizado, ya que

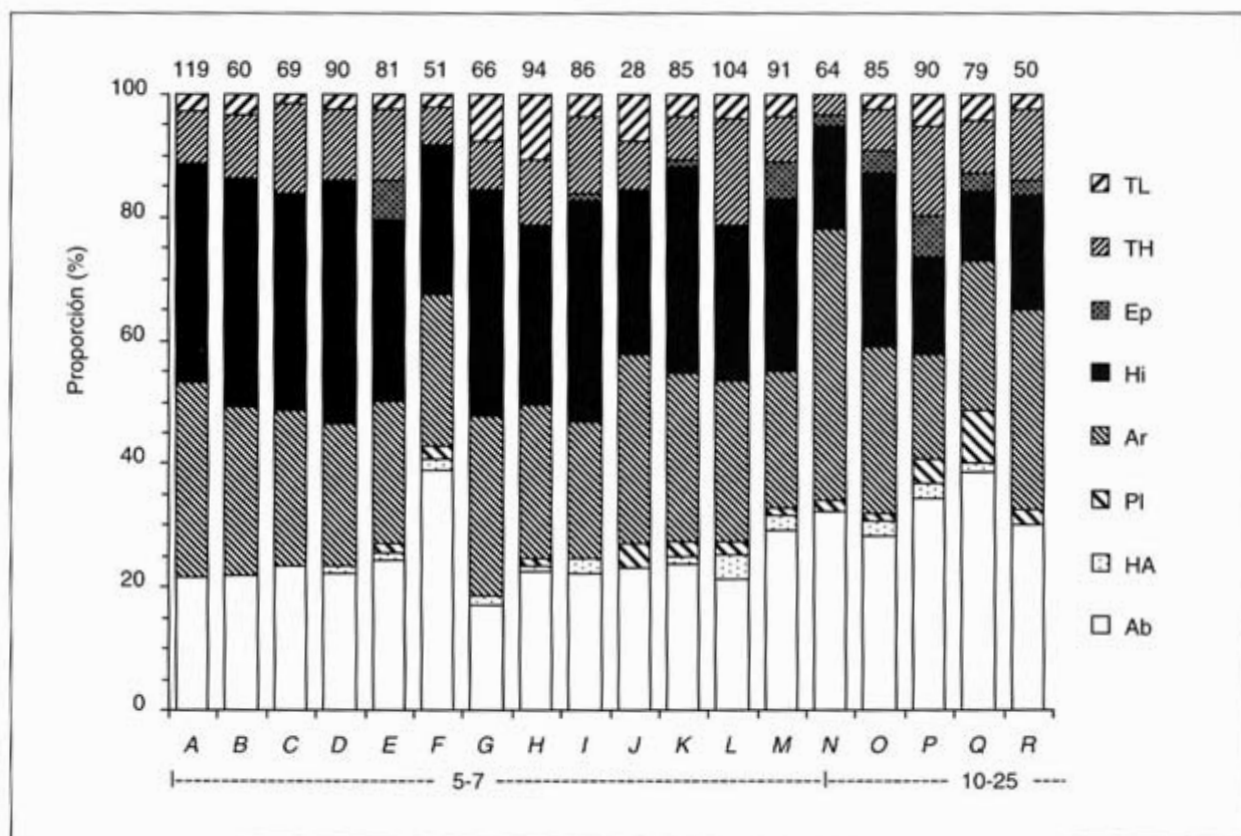


Figura 6. Proporción del total de especies encontradas por acahual correspondiente a cada forma de crecimiento. Ab= árboles, HA= helechos arborescentes, Pl= palmas, Ar= arbusos, Hi= hierbas, Ep= epífitas, TH= trepadoras herbáceas, TL= trepadoras leñosas. El número total de especies por acahual se indica sobre las barras.

sólo se emplea la coa como implemento agrícola. De hecho, aún son pocos los sitios donde se aprecia un impacto negativo por el uso excesivo del suelo, los cuales se reconocen porque en ellos parece haberse detenido la regeneración y están dominados por comunidades herbáceas poco diversas. Ejemplos de ello son los pastizales en laderas abruptas de montaña y los helechales que se desarrollan en sitios afectados por fuegos incontrolados, conocidos localmente como "chamuscaderos".

En Santa Cruz Tepetotutla a las tierras agrícolas se les deja descansar después de un ciclo agrícola durante diferentes periodos de tiempo (desde 5 hasta 50 años o más), antes de ser utilizadas nuevamente, dependiendo de la capacidad de regeneración que muestre el acahual. La decisión de tumar un acahual para restablecer la parcela agrícola puede estar basada en el juicio hecho por un campesino de que hay suficiente biomasa vegetal como para permitir el depósito de nutrimentos en la ceniza que produce su incineración, o en la demanda de tierras para el cultivo. Si la vegetación que rodea a las pequeñas milpas abandonadas está bien conservada, es razonable esperar que la regeneración sea más rápida e incluya una mayor diversidad de especies gracias a la constante lluvia de propágulos provenientes de la vegetación cercana y a la protección contra la erosión que brinda la vegetación de mayor tamaño.

¿Qué pasaría entonces si se reduce la matriz de vegetación conservada? Las políticas recientes de fomento a la agricultura extensiva, incluso en terrenos no aptos para ese sistema de producción, han generado impactos negativos en regiones similares a ésta, ya que entre mayor sea el área preparada para el cultivo, mayor es el estímulo económico otorgado, sin importar que finalmente ésta sea o no utilizada. Paradójicamente, este programa que debería traer beneficios a regiones agrícolas marginales ha producido una disminución en la capacidad de regeneración de los acahuales, al aumentar la destrucción de la vegetación conservada que anteriormente formaba corredores entre los acahuales. Además, los campesinos se ven obligados a incrementar el tiempo de descanso, disminuyendo en consecuencia los sitios disponibles para el siguiente ciclo agrícola. Por otra parte, el efecto erosivo de la abundante lluvia que cae en la región se incrementa al existir una mayor superficie de suelo desnudo, propiciando que disminuya la de por sí escasa fertilidad o incluso que se llegue a perder por completo la delgada capa de suelo que caracteriza a las selvas de montaña. Tomando como referencia los resultados presentados aquí, futuros estudios podrán evaluar los efectos que tendrán estas modificaciones de los sistemas productivos sobre

la diversidad de la vegetación secundaria en Santa Cruz Tepetotutla.

#### Agradecimientos

Agradecemos a la comunidad y autoridades de Santa Cruz Tepetotutla por el permiso para realizar el trabajo, y a los miembros de la cooperativa «La Luz de la Chinantla» y a Samuel Caudillo por su colaboración en el trabajo de campo y hospitalidad. R. Noriega Trejo, G. Ibarra Manríquez, L. Lozada Pérez, R. Ma. Fonseca, R. de Santiago, C. Gallardo Hernández, I. A. Martínez, J. T. Mickel y M. Palacios Ríos colaboraron en la determinación taxonómica del material colectado. Los comentarios de dos revisores anónimos permitieron mejorar sustancialmente este trabajo. Los viáticos y materiales para el trabajo de campo, así como una beca otorgada al primer autor fueron financiados por el Programa de Aprovechamiento Integral de Recursos Naturales de la Facultad de Ciencias, UNAM. Este artículo forma parte de la Tesis de Licenciatura del primer autor.

#### Literatura citada

- Breceda Solís-Camara A. y Reyes-Gallardo G. 1990. Composición florística de la vegetación secundaria inducida por actividades agrícolas en el bosque mesófilo de montaña de la reserva de la biosfera "El Cielo", Tamaulipas, México. *Biotam* 2:30-41.
- Breedlove D.E. 1973. The phytogeography and vegetation of Chiapas (Mexico). En: Graham A. y Breedlove D.E. Eds. *Vegetation and vegetational history of northern Latin America*. Elsevier, Amsterdam, 149-165.
- Brummitt R.K. 1992. *Vascular plant families and genera*. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Carabias-Lillo J. 1979. *Análisis de la vegetación de la selva alta perennifolia y comunidades derivadas de ésta en una zona cálida húmeda de México, Los Tuxtlas, Veracruz*. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Churchill S.P., Balslev H., Forero E. y Luteyn J.L. 1995. *Biodiversity and conservation of neotropical montane forest*. Proceedings of the Neotropical Montane Forest Biodiversity and Conservation Symposium, The New York Botanical Garden, Bronx, Nueva York.
- Connell J.H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Cronquist A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, Nueva York.
- De Teresa A.P. y Hernández-Cárdenas G. 1997. *Medioambiente, economía campesina y sistemas productivos de la Chinantla, Oaxaca*. Reporte final del proyecto. Mapa de la Chinantla. Universidad Autónoma Metropolitana, Méxi-

- co, D.F.
- Egler F.E. 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition: a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* 4:412-417.
- Estrada G. 1995. Reporte geológico de la región de Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca. En: van der Wal H. Ed. *Plan de manejo de los recursos naturales en dos comunidades chinantecas de Oaxaca: Reporte final al World Wildlife Fund*. Programa de Aprovechamiento Integral de Recursos Naturales y Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Giraldo-Cañas D. 1995. Estructura y composición de un bosque secundario fragmentado en la Cordillera Central, Colombia. En: Churchill S.P., Balslev H., Forero E. y Luteyn J.L. Eds. *Biodiversity and conservation of neotropical montane forests*. New York Botanical Garden, Bronx, Nueva York, 159-167.
- Gómez-Pompa A. 1971. Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. *Biotropica* 3:125-135
- Gómez-Pompa A. y Ludlow-Wiechers B. 1976. Regeneración de los ecosistemas tropicales y subtropicales. En: Gómez-Pompa A., del Amo S., Vázquez-Yanes C. y Butanda A. Eds. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. I, CECSA e Instituto Nacional de Recursos Bióticos, México, D.F., 11-30.
- Gómez-Pompa A. y Vázquez-Yanes C. 1976. Estudio sobre sucesión secundaria en los trópicos cálido-húmedos: el ciclo de vida de las especies secundarias. En: Gómez-Pompa A., del Amo S., Vázquez-Yanes C. y Butanda A. Eds. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. I, CECSA e Instituto Nacional de Recursos Bióticos, México, D.F. 579-593.
- González-Espinosa M., Quintana-Ascencio P.F., 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.
- Grubb P.J., Lloyd J.R., Pennington T.D. y Whitmore T.C. 1963. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador, I. The forest structure, physiognomy and floristics. *Journal of Ecology* 51:567-601.
- Hernández-X. E. 1959. La agricultura. En: Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. Ed. *Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento*. Parte II Tomo 3, México, D.F., 3-57.
- Hernández-X. E. 1980. Agricultura tradicional y desarrollo. En: *Xolocotzia. Obras de Efraim Hernández Xolocotzi*. Tomo I, Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, 419-422.
- Kappelle M. 1996. *Los bosques de roble (Quercus) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica: biodiversidad, ecología, conservación y desarrollo*. Instituto de Biodiversidad y Universidad de Amsterdam. Wageningen.
- Magurran A.E. 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press. Princeton.
- Martínez-Ramos M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54:179-224.
- Meave J., Gallardo C., Rincón A., Otero A. e Ibarra-Manríquez G. 1994. La vegetación de la Chinantla, Oaxaca, México. En: *Libro de Resúmenes, VI Congreso Latinoamericano de Botánica*. Mar del Plata, Argentina, 749.
- Miranda F. y Hernández-X. E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28:29-79.
- Purata S.E. 1986a. Floristic and structural changes during old-field succession in the Mexican tropics in relation to site history and species availability. *Journal of Tropical Ecology* 2:257-276.
- Purata S.E. 1986b. Transect analysis as a basis for comparing stages of old-field succession in a tropical rain forest area in Mexico. *Tropical Ecology* 27:103-122.
- Rodrigo A.L. 1994. *Geografía general del estado de Oaxaca*. 2ª ed. Carteles Editores, Oaxaca.
- Rojas-Rabiela T. 1991. La agricultura en la época prehispánica. En: *La agricultura mexicana desde sus orígenes hasta nuestros días*. Consejo Nacional para la Cultura y las Artes y Grijalbo, México, D.F.
- Rojas-Rabiela T. 1997. De las muchas maneras de cultivar el maíz: técnicas agrícolas prehispánicas. *Arqueología Mexicana* 5:24-33.
- Rzedowski J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México, D.F.
- Rzedowski J. y Palacios-Chávez R. 1977. El bosque de *Engelhardtia (Oreomunea) mexicana* en la región de la Chinantla (Oaxaca, México): una reliquia del Cenozoico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 36:93-123.
- Sarukhán J. 1964. Estudio sucesional de un área talada en Tuxtepec, Oaxaca. En: *Comisión de estudios sobre la ecología de Dioscoreas*. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Secretaría de Agricultura y Ganadería, México, D.F., 107-172.
- Sousa M. 1964. Estudio de la vegetación secundaria en la región de Tuxtepec, Oaxaca. En: *Comisión de estudios sobre la ecología de Dioscoreas*. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Secretaría de Agricultura y Ganadería, México, D.F., 91-105.
- van der Wal H. 1996. *Plan de manejo de los recursos naturales en dos comunidades chinantecas de Oaxaca: Reporte final al World Wildlife Fund*. Programa de Aprovechamiento Integral de Recursos y Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Vázquez-Dávila M.A. 1995. *La tecnología agrícola tradicional*. Instituto Indígena Interamericano y Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México, D.F.
- Zar J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4ª ed. Prentice Hall, Upper Saddle River.

**Apéndice 1.** Lista florística de la vegetación secundaria de la selva húmeda de montaña de la comunidad de Santa Cruz Tepetotutla, Usila, Oaxaca.

Forma de crecimiento: Ar= árbol, AE= árbol epífita, Pl= palma, HA= helecho arborescente, Ab= arbusto, Hi= hierba, Ep= hierba epífita, TH= trepadora herbácea, TL= trepadora leñosa y ND= no determinada. Las 38 especies marcadas con asterisco (\*) no son parte del muestreo, pero se incluyen porque fueron recolectadas en acahuals que forman parte de la vegetación secundaria de la región.

**PTERIDOPHYTA Y AFINES**

**LYCOPODIOPSIDA**

**SELAGINELLACEAE**

- \* *Selaginella eurynota* A.Braun Hi
- S. galeottii* Spring Hi
- S. martensii* Spring Hi
- S. tarapotensis* Baker Hi

**POLYPODIOPSIDA**

**PTERIDACEAE**

- Pteris biaurita* L. Hi
- P. quadriaurita* Retz. Hi

**ASPLENIACEAE**

- Arachnoides denticulata* (Sw.) Ching Hi
- Asplenium miradorensis* Liebm. Hi
- A. salicifolium* L. Hi
- A. uniseriale* Raddi Hi
- Ctenitis excelsa* (Desv.) Proctor Hi
- Polystichum mickelii* A.R.Sm. Hi

**BLECHNACEAE**

- Blechnum divergens* (Kunze) Mett. Hi
- B. ensiforme* (Liebm.) C.Chr. Ep
- B. glandulosum* Kaulf. Hi
- B. glandulosum* Kaulf. x *occidentale* L. Hi

**CYATHEACEAE**

- Cyathea divergens* Kunze
- var. *tuerckheimii* (Maxon) R.M.Tryon HA
- C. fulva* (M.Martens & Galeotti) Fée HA
- C. myosuroides* (Liebm.) Domin HA
- C. salvinii* (Hook.) Domin HA
- C. schiedeana* (C.Presl) Domin HA

**DENNSTAEDTIACEAE**

- Hypolepis nigrescens* Hook. Hi
- H. repens* (L.) C.Presl Hi
- Lindsaea arcuata* Kunze Hi
- Odontosoria schlechtendalii* (C.Presl) C.Chr. Hi
- Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon Hi
- P. caudatum* (L.) Maxon Hi
- P. feei* (W.Schaffn. ex Fée) Faull Hi

**DRYOPTERIDACEAE**

- Dryopteris pseudo-filix-mas* (Fée) Rothm. Hi
- D. rosea* (E.Fourn.) Mickel & Beitel Hi
- Lastreopsis effusa* (Sw.) Tindale Hi
- Tectaria transiens* (C.V.Morton) A.R.Sm. Hi

**GLEICHENIACEAE**

- Dicranopteris pectinata* (Willd.) Underwood Hi

**HYMENOPHYLLACEAE**

- Trichomanes* sp. Ep

**LOMARIOPSIDACEAE**

- Elaphoglossum sartorii* (Liebm.) Mickel Hi

**MARATTIACEAE**

- Danaea cuspidata* Liebm. Hi
- Marattia weinmanniifolia* Liebm. Hi

**POLYPODIACEAE**

- Campyloneurum phyllitidis* (L.) Presl Ep
- C. tenuipes* Maxon Hi
- Niphidium crassifolium* (L.) Lellinger Ep
- Pecluma plumula* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.G.Price Ep
- \* *Phlebodium areolatum* (Kunth) J.Sm. Ep
- P. decumanum* (Willd.) J.Sm. Ep
- Polypodium longepinnulatum* E.Fourn. Ep
- P. plebeium* Schldt. & Cham. Ep

**THELYPTERIDACEAE**

- Thelypteris dentata* (Forssk.) E.P.St.John Hi
- T. meniscioides* (Liebm.) C.F.Reed Hi
- T. pilosohispida* (Hook.) Alston Hi
- T. reticulata* (L.) Proctor Hi
- T. thomsonii* (Jenman) Proctor Hi
- T. torresiana* (Gaudich.) Alston Hi

**WOODSIACEAE**

- \* *Diplazium ternatum* Liebm. Hi

**GIMNOSPERMAE**

**PINOPIPSIDA**

**PINACEAE**

- Pinus* sp. Ar

**ANGIOSPERMAE**

**MAGNOLIOPSIDA**

**ACANTHACEAE**

- Justicia* aff. *pectoralis* Jacq. Hi
- Justicia* sp. Hi
- Odontonema callistachyum* (Schldt. & Cham.) Kuntze Hi
- Acanthaceae 1 ND

**ACTINIDIACEAE**

- Saurauia aspera* Turcz. Ar
- S. conzattii* Buscal Ar
- S. pringlei* Rose Ar
- S. scabrida* Hemsl. Ar
- \* *S. villosa* DC. Ar
- Saurauia* sp. 1 Ar
- Saurauia* sp. 2 Ar

**AMARANTHACEAE**

- Iresine celosia* L. Hi

**ANNONACEAE**

- Annona globiflora* Schldt. Ab
- A. reticulata* L. Ar
- Annona* sp. Ar
- \* *Guatteria amplifolia* Triana & Planch. Ar
- G. galeottiana* Baill. Ar
- Annonaceae 1 ND
- Annonaceae 2 ND

**APOCYNACEAE**

- Mandevilla subsagittata* (Ruiz & Pav.) Woodson TH
- Mandevilla* sp. 1 TH

<i>Mandevilla</i> sp. 2	TH	* <i>B. ludicra</i> A.DC.	Hi
<i>Prestonia mexicana</i> A.DC.	TL	<i>B. nelumbiifolia</i> Schldt. & Cham.	Hi
<i>Thevetia ahouai</i> (L.) A.DC.	Ab	<i>B. rafaél-torresii</i> Burt-Utley	Hi
Apocynaceae 1	ND	<i>Begonia</i> sp.	Hi
Apocynaceae 2	ND	BIGNONIACEAE	
Apocynaceae 3	ND	<i>Amphitecna macrophylla</i> (Seem.)	
ARALIACEAE		Miers ex Baill.	Ar
<i>Dendropanax arboreus</i> (L.)		<i>Cydista aequinoctialis</i> (L.)	
Decne. & Planch.	Ar	Miers var. <i>aequinoctialis</i>	TL
ARISTOLOCHIACEAE		<i>Cydista</i> sp.	TL
Aristolochiaceae 1	ND	<i>Distictis laxiflora</i> (DC.) Greenm.	TL
ASCLEPIADACEAE		<i>Macfadyena unguis-cati</i> (L.) A.H.Gentry	TL
<i>Gonolobus</i> sp.	TH	Bignoniaceae 1	ND
<i>Marsdenia</i> sp.	TH	BORAGINACEAE	
* <i>Oxypetalum cordifolium</i> (Vent.) Schltr.	TH	<i>Cordia spinescens</i> L.	Ab
ASTERACEAE		<i>C. stellifera</i> I.M.Johnst.	Ar
<i>Baccharis trinervis</i> (Lam.) Pers.	Ab	<i>Cordia</i> sp. 1	Ab
<i>Calea integrifolia</i> (DC.) Hemsl.	Hi	<i>Cordia</i> sp. 2	Ab
<i>C. aff. zacatechichi</i> Schldt.	Hi	Boraginaceae 1	ND
<i>Clibadium arboreum</i> Donn.Sm.	Ab	Boraginaceae 2	ND
* <i>Elephantopus mollis</i> Kunth	Hi	Boraginaceae 3	ND
<i>Elephantopus</i> sp.	Hi	Boraginaceae 4	ND
<i>Eupatorium araliifolium</i> Less.	Ab	BRUNELLIACEAE	
<i>E. macrophyllum</i> L.	Hi	<i>Brunellia mexicana</i> Standl.	Ar
<i>E. pycnocephalum</i> Less.	Hi	BURSERACEAE	
<i>E. sexangulare</i> (Klatt) B.L.Rob.	Ab	<i>Protium copal</i> Engl.	Ar
<i>E. tuerckheimii</i> Klatt	Ab	CAESALPINIACEAE	
<i>Eupatorium</i> sp. 1	Ab	<i>Senna multijuga</i> (Rich.) H.S.	
<i>Eupatorium</i> sp. 2	Ab	Irwin & Barneby ssp. <i>doylei</i> (Britton &	
<i>Eupatorium</i> sp. 3	Ab	Rose) H.S. Irwin & Barneby	Ar
<i>Eupatorium</i> sp. 4	Hi	CARICACEAE	
<i>Eupatorium</i> sp. 5	Ab	* <i>Carica cnidoscoloides</i> Lorence & R.Torres	Ar
<i>Galinsoga urticaefolia</i> (Kunth) Benth.	Hi	CECROPIACEAE	
<i>Galinsoga</i> sp.	Hi	<i>Cecropia</i> sp.	Ar
<i>Liabum discolor</i> (Hook. & Arn.)		CELASTRACEAE	
Benth. & Hook. f. ex Hemsl.	Hi	<i>Perrottetia longistylis</i> Rose	Ar
<i>Mikania cordifolia</i> (L.f.) Willd.	TH	CHLORANTHACEAE	
<i>M. decora</i> Poepp.	TH	<i>Hedyosmum mexicanum</i> C. Cordem.	Ab
<i>M. micrantha</i> Kunth	TH	CLETHRACEAE	
<i>M. pyramidata</i> Donn.Sm.	TH	<i>Clethra mexicana</i> A.DC.	Ar
* <i>Neurolaena aff. lobata</i> (L.) Cass.	Hi	<i>Clethra</i> sp.	Ar
<i>Schistocarpha platyphylla</i> Greenm.	Hi	Clethraceae 1	Ar
<i>Senecio arborescens</i> Steetz	Ab	COMBRETACEAE	
* <i>Tithonia longiradiata</i> (Bertol.) S.F.Blake	Ab	<i>Terminalia amazonia</i> (J.F.Gmel.) Exell	Ar
* <i>Trigonospermum annuum</i> McVaugh & Lask.	Hi	CONVOL VULACEAE	
<i>Verbesina turbacensis</i> Kunth	Ab	<i>Ipomoea</i> sp. 1	TH
<i>Vernonia argyropappa</i> H. Buek	Ab	<i>Ipomoea</i> sp. 2	TH
<i>V. patens</i> Kunth	Ab	CUCURBIT ACEAE	
<i>Vernonia</i> sp. 1	Hi	* <i>Melothria pendula</i> L.	TH
<i>Vernonia</i> sp. 2	Ab	ERICACEAE	
Asteraceae 1	Ab	* <i>Satyria aff. elongata</i> A.C. Sm.	Ar
Asteraceae 2	Hi	* <i>Xolisma squamulosa</i>	
Asteraceae 3	Hi	(M.Martens & Galeottii) Small	Ab
Asteraceae 4	Ab	ERYTHROXYLACEAE	
Asteraceae 5	Hi	<i>Erythroxylum tabascense</i> Britt.	Ar
BALSAMINACEAE		EUPHORBIACEAE	
* <i>Impatiens walleriana</i> Hook. f.	Hi	<i>Acalypha macrostachya</i> Jacq.	Ab
BEGONIACEAE		<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	Ar
<i>Begonia acutiloba</i> Liebm.	Hi	<i>Cnidoscolus multilobus</i> (Pax) I.M.Johnst.	Ab
<i>B. glabra</i> Aubl.	Ep	<i>Croton draco</i> Schldt. & Cham.	Ar

FLORÍSTICA DE SELVA SECUNDARIA HÚMEDA DE MONTAÑA

* <i>Croton xalapensis</i> Kunth	Ar	* <i>Sida rhombifolia</i> L.	Hi
<i>Croton</i> sp.	Ar	MELASTOMATACEAE	
* <i>Phyllanthus compressus</i> Kunth	Hi	<i>Arthrostemma ciliatum</i> Pav. ex D. Don	TH
Euphorbiaceae 1	ND	<i>Clidemia dentata</i> D. Don	Ab
FAGACEAE		* <i>C. hirta</i> (L.) D. Don	Ab
<i>Quercus</i> sp.	Ar	<i>Conostegia caelestis</i> Standl.	Ab
FLACOURTIACEAE		<i>C. icosandra</i> (Sw.) Urb.	Ab
<i>Casearia corymbosa</i> Kunth	Ar	<i>C. xalapensis</i> (Bonpl.) D. Don ex DC.	Ab
<i>Casearia</i> sp. 1	Ar	<i>Conostegia</i> sp. 1	Ab
<i>Casearia</i> sp. 2	Ar	<i>Conostegia</i> sp. 2	Ab
<i>Xylosma</i> sp. 1	Ar	<i>Heterocentron subtriplinervium</i>	
<i>Xylosma</i> sp. 2	Ar	(Link. & Otto) A. Braun & C. D. Bouché	Hi
<i>Xylosma</i> sp. 3	Ar	<i>Miconia argentea</i> (Sw.) DC.	Ar
Flacourtiaceae 1	ND	<i>M. gracilis</i> Triana	Ar
GENTIANACEAE		<i>M. ibaguensis</i> (Bonpl.) Triana	Ar
<i>Chelonanthus alatus</i> (Aubl.) Pulle	Hi	<i>M. laevigata</i> (L.) D. Don	Ar
GESNERIACEAE		<i>M. minutiflora</i> (Bonpl.) DC.	Ar
<i>Achimenes</i> sp.	Hi	<i>M. prasina</i> (Sw.) DC.	Ar
<i>Besleria laxiflora</i> Benth.	Hi	<i>M. aff. serrulata</i> (DC.) Naud.	Ar
<i>Besleria</i> sp.	Hi	<i>M. trinervia</i> (Sw.) D. Don.	Ar
<i>Moussonia deppeana</i>		<i>Miconia</i> sp. 1	Ar
(Schldt. & Cham.) Hanst.	Hi	<i>Miconia</i> sp. 2	Ar
Gesneriaceae 1	ND	<i>Miconia</i> sp. 3	Ar
GUTTIFERAE		<i>Miconia</i> sp. 4	Ar
* <i>Hypericum pratense</i> Schldt. & Cham.	Hi	<i>Miconia</i> sp. 5	Ar
<i>Garcinia intermedia</i> (Pittier) Hammel	Ar	<i>Miconia</i> sp. 6	Ar
<i>Vismia mexicana</i> Schldt.	Ar	<i>Miconia</i> sp. 7	Ar
HAMAMELIDACEAE		<i>Miconia</i> sp. 8	Ar
<i>Liquidambar macrophylla</i> Oerst.	Ar	MELIACEAE	
HIPPOCRATEACEAE		<i>Guarea glabra</i> Vahl	Ar
Hippocrateaceae 1	TL	<i>G. cf. grandifolia</i> DC.	Ar
<i>Salacia</i> sp.	TL	MENISPERMACEAE	
LAMIACEAE		<i>Abuta panamensis</i> (Standl.)	
<i>Hyptis atrorubens</i> Poit.	Hi	Krukoff & Barneby	TL
LAURACEAE		<i>Cissampelos pareira</i> L.	TL
<i>Cinnamomum</i> sp.	Ar	<i>C. tropaeolifolia</i> DC.	TH
<i>Licaria caudata</i> (Lundell) Kosterm.	Ar	MIMOSACEAE	
<i>L. excelsa</i> Kosterm.	Ar	<i>Calliandra grandiflora</i> (L'Hér.) Benth.	Ab
<i>L. guatemalensis</i> Lundell	Ar	<i>C. houstoniana</i> (Mill.) Standl.	Ab
<i>L. misantlae</i> (Brandege) Kosterm.	Ar	<i>Inga acrocephala</i> Steud.	Ar
<i>L. peckii</i> (I.M. Johnston) Kosterm.	Ar	<i>I. latibracteata</i> Harms	Ar
<i>Licaria</i> sp.	Ar	<i>I. pavoniana</i> G. Don	Ar
<i>Nectandra longicaudata</i> (Lundell) C. K. Allen	Ar	<i>Mimosa albida</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	Ab
<i>N. salicifolia</i> (Kunth) Nees	Ar	<i>M. hondurana</i> Britton	Ab
<i>Ocotea helicterifolia</i> (Meisn.) Hemsl.	Ar	<i>M. somnians</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	Ab
<i>O. henkwerffii</i> Lorea-Hern.	Ar	<i>Mimosa</i> sp.	Ab
LOGANIACEAE		MONIMIACEAE	
* <i>Spigelia splendens</i> Wendl. ex Hook.	Hi	<i>Mollinedia oaxacana</i> Lorence	Ab
MAGNOLIACEAE		<i>M. viridiflora</i> Tul.	Ab
Magnoliaceae 1	Ar	<i>Siparuna andina</i> (Tul.) A. DC.	Ab
MALPIGHIACEAE		<i>S. austromexicana</i> Lorence	Ab
<i>Bunchosia lindeniana</i> A. Juss.	Ar	<i>Siparuna</i> sp.	Ab
Malpighiaceae 1	ND	MORACEAE	
Malpighiaceae 2	ND	<i>Ficus</i> sp.	AE
Malpighiaceae 3	ND	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> Donn. Sm.	Ar
Malpighiaceae 4	ND	<i>P. spuria</i> (Sw.) Griseb.	Ar
Malpighiaceae 5	ND	MYRICACEAE	
MALVACEAE		<i>Myrica cerifera</i> L.	Ab
* <i>Hibiscus costatus</i> A. Rich.	Ab	MYRSINACEAE	
<i>H. uncinellus</i> DC.	Ab	<i>Ardisia aff. paschalis</i> Donn. Sm.	Ab

<i>A. revoluta</i> Kunth	Ab	<i>P. fragranum</i> Trel.	Ab
<i>Ardisia</i> sp.	Ab	<i>P. hispidum</i> Sw.	Ab
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.)		<i>P. cf. luxii</i> C.DC.	Ab
R.Br. ex Roem. & Schult.	Ar	<i>P. marginatum</i> Jacq.	Ab
* <i>Psidium guineense</i> Sw.	Ab	<i>P. maxonii</i> C.DC.	Ab
Myrsinaceae 1	ND	<i>P. umbellatum</i> L.	Ab
Myrsinaceae 2	ND	<i>P. yzabalanum</i> C.DC.	Ab
Myrsinaceae 3	ND	<i>Piper</i> sp. 1	Ab
MYRTACEAE		<i>Piper</i> sp. 2	Ab
<i>Calyptanthes chytraculia</i> (L.)		<i>Piper</i> sp. 3	Ab
Sw. var. <i>americana</i> McVaugh	Ab	<i>Piper</i> sp. 4	Ab
<i>Calyptanthes</i> sp.	Ab	<i>Piper</i> sp. 5	Ab
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	Ab	<i>Piper</i> sp. 6	Ab
OCHNACEAE		<i>Piper</i> sp. 7	Ab
<i>Sauvagesia erecta</i> L.	Hi	<i>Piper</i> sp. 8	Ab
PAPAVERACEAE		POLYGALACEAE	
<i>Bocconia frutescens</i> L.	Ar	* <i>Polygala paniculata</i> L.	Hi
PAPILIONACEAE		PROTEACEAE	
<i>Aeschynomene</i> sp.	Hi	<i>Roupala montana</i> Aubl.	Ar
<i>Centrosema pubescens</i> Benth.	TH	RANUNCULACEAE	
<i>Centrosema</i> sp.	TH	<i>Clematis grossa</i> Benth.	TL
<i>Clitoria</i> sp.	Hi	RHAMNACEAE	
<i>Dalbergia</i> sp.	Ar	<i>Gouania lupuloides</i> (L.) Urb.	TL
<i>Desmodium adscendens</i> (Sw.) DC.	Hi	<i>Rhamnus capreifolia</i> Schltl. var.	
<i>D. cinereum</i> (Kunth) DC.	Ab	<i>grandifolia</i> M.C.Johnst. & L.A.Johnst.	Ar
<i>Desmodium</i> sp. 1	Hi	ROSACEAE	
<i>Desmodium</i> sp. 2	Hi	<i>Rubus urticaefolius</i> Poir.	Ab
* <i>Erythrina rubinervia</i> Kunth	Ar	<i>Rubus</i> sp. 1	Ab
<i>Lonchocarpus</i> sp.	Ar	<i>Rubus</i> sp. 2	Ab
<i>Machaerium floribundum</i> Benth.	TL	RUBIACEAE	
<i>Machaerium</i> sp. 1	TH	<i>Cephaelis elata</i> Sw.	Ab
<i>Machaerium</i> sp. 2	TH	<i>C. tomentosa</i> (Aubl.) Vahl	Ab
<i>Machaerium</i> sp. 3	TH	<i>Coccocypselum guianense</i> (Aubl.) K.Schum.	Hi
<i>Ormosia</i> sp.	Ar	<i>Crusea calocephala</i> DC.	Hi
<i>Pterocarpus</i> sp.	Ar	<i>Diodia sarmentosa</i> Sw.	Hi
<i>Rhynchosia erythrinoides</i> Schltl. & Cham.	Ab	<i>Faramea schultesii</i> Standl.	Ar
<i>Swartzia</i> sp. 1	Ar	<i>F. stenura</i> Standl.	Ar
<i>Swartzia</i> sp. 2	Ar	<i>Holifmannia discolor</i> (Lem.) Hemsl.	Ab
<i>Teramnus labialis</i> (L. f.) Spreng.	TH	<i>H. ixtlanensis</i> Lorence	Ab
<i>Vigna</i> sp.	Hi	<i>H. aff. tonduzii</i> Standl.	Ab
Papilionaceae 1	ND	<i>Palicourea padifolia</i>	
Papilionaceae 2	ND	(Willd. ex Roem. & Schult.)	
PASSIFLORACEAE		C.M.Taylor & Lorence	Ab
<i>Passiflora cookii</i> Killip	TH	<i>Posoqueria coriacea</i> M.Martens & Galeotti	Ar
<i>Passiflora</i> sp. 1	TH	<i>Psychotria berteriana</i> DC.	Ab
<i>Passiflora</i> sp. 2	TH	<i>P. panamensis</i> Standl.	Ab
<i>Passiflora</i> sp. 3	TH	<i>Psychotria</i> sp. 1	Ab
<i>Passiflora</i> sp. 4	TH	<i>Psychotria</i> sp. 2	Ab
<i>Passiflora</i> sp. 5	TH	<i>Psychotria</i> sp. 3	Ab
PHYTOLACCACEAE		<i>Psychotria</i> sp. 4	Ab
<i>Phytolacca icosandra</i> L.	Hi	<i>Psychotria</i> sp. 5	Ab
PIPERACEAE		<i>Rondeletia rufescens</i> B.L.Rob.	Ab
* <i>Peperomia floribunda</i> (Miq.) Dahlst.	Ep	<i>R. aff. secundiflora</i> B.L.Rob.	Ab
<i>P. obtusifolia</i> (L.) A.Dietr.	Ep	<i>Sabicea mexicana</i> Wernham	Ab
<i>Peperomia</i> sp. 1	Ep	<i>Sommeria arborescens</i> Schltl.	Ar
<i>Peperomia</i> sp. 2	Ep	Rubiaceae 1	ND
<i>Peperomia</i> sp. 3	Ep	Rubiaceae 2	ND
<i>Peperomia</i> sp. 4	Ep	Rubiaceae 3	ND
<i>Piper aequale</i> Vahl	Ab	Rubiaceae 4	ND
<i>P. calophyllum</i> C.DC.	Ab	Rubiaceae 5	ND

FLORÍSTICA DE SELVA SECUNDARIA HÚMEDA DE MONTAÑA

Rubiaceae 6	ND	<i>Vitis popenoei</i> J.H.Fennell	TL
Rubiaceae 7	ND	<i>Vitis</i> sp. 1	TL
Rubiaceae 8	ND	<i>Vitis</i> sp. 2	TL
Rubiaceae 9	ND	<i>Vitis</i> sp. 3	TL
SAPINDACEAE		Vitaceae 1	ND
<i>Cupania</i> sp.	Ar		
<i>Paullinia</i> sp. 1	Ar	<b>LILIOPSIDA</b>	
<i>Paullinia</i> sp. 2	Ar	<b>ARACEAE</b>	
<i>Serjania</i> sp.	Ar	<i>Anthurium microspadix</i> Schott	Ep
<i>Thouinidium</i> sp.	Ar	<i>Monstera acuminata</i> K.Koch	TH
SAXIFRAGACEAE		<i>Philodendron guttiferum</i> Kunth	TH
* <i>Phyllonoma laticuspis</i> (Turcz.) Engl.	Ar	<i>P. hederaceum</i> (Jacq.) Schott	TH
SCROPHULARIACEAE		<i>P. radiatum</i> Schott	TH
<i>Russelia sarmentosa</i> Jacq.	Hi	<i>Philodendron</i> sp. 1	TH
<i>Uroskinnera hirtiflora</i> Hemsl.		<i>Philodendron</i> sp. 2	TH
var. <i>hirtiflora</i>	Hi	<i>Spathiphyllum blandum</i> Schott	Hi
SOLANACEAE		<i>S. cochlearispathum</i> Engl.	Hi
<i>Cestrum</i> sp.	Ab	<i>S. phryniiifolium</i> Schott	Hi
* <i>Datura candida</i> (Pers.) Saff.	Hi	<i>Spathiphyllum</i> sp. 1	Hi
<i>Solanum hispidum</i> Pers.	Ab	<i>Syngonium chiapense</i> Matuda	TH
<i>S. lanceifolium</i> Jacq.	TL	<i>S. podophyllum</i> Schott	TH
<i>S. schlechtendalianum</i> Walp.	Ab	<i>Xanthosoma robustum</i> Schott	Hi
* <i>S. solaniifolium</i> Lamb.	Hi	Araceae 1	ND
* <i>S. aff. stephanocalyx</i> Brandege	Hi	Araceae 2	ND
<i>S. torvum</i> Sw.	Ab	Araceae 3	ND
<i>Solanum</i> sp. 1	ND	Araceae 4	ND
<i>Solanum</i> sp. 2	ND	Araceae 5	ND
<i>Solanum</i> sp. 3	ND	ARECACEAE	
<i>Solanum</i> sp. 4	ND	<i>Astrocaryum mexicanum</i> Liebm.	PI
<i>Witheringia solanacea</i> L'Hér.	Hi	<i>Bactris mexicana</i> Mart.	PI
Solanaceae 1	ND	* <i>Chamaedorea concolor</i> Mart.	PI
STAPHYLEACEAE		<i>C. elegans</i> Mart.	PI
<i>Turpinia occidentalis</i> (Sw.) G.Don	Ar	<i>C. pinnatifrons</i> (Jacq.) Oerst.	PI
STERCULIACEAE		<i>C. tepejilote</i> Liebm.	PI
<i>Helicteres guazumaefolia</i> Pilg.	Ab	<i>Chamaedorea</i> sp. 1	PI
* <i>H. mexicana</i> Kunth	Ab	<i>Chamaedorea</i> sp. 2	PI
* <i>Melochia</i> aff. <i>glandulifera</i> Standl.	Ab	<i>Chamaedorea</i> sp. 3	PI
TICODENDRACEAE		<i>Chamaedorea</i> sp. 4	PI
<i>Ticodendron incognitum</i> Gómez-Laur. & L.D.Gómez	Ar	Arecaceae 1	PI
TILIACEAE		CANNACEAE	
<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	Ar	<i>Canna indica</i> L.	Hi
<i>H. donnellsmithii</i> Rose	Ar	COMMELINACEAE	
<i>Heliocarpus</i> sp. 1	Ar	<i>Tradescantia zanonii</i> (L.) Sw.	Hi
<i>Heliocarpus</i> sp. 2	Ar	<i>Tripogandra serrulata</i> (Vahl) Handlos	Hi
<i>Trichospermum mexicanum</i> (DC.) Baill.	Ar	COSTACEAE	
<i>Triumfetta grandiflora</i> Vahl	Ab	<i>Costus pictus</i> D.Don	Hi
ULMACEAE		CYCLANTHACEAE	
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	Ar	<i>Asplundia chiapensis</i> (Matuda) Harling	Hi
URTICACEAE		CYPERACEAE	
* <i>Boehmeria caudata</i> Sw.	Hi	<i>Rhynchospora radicans</i> (Schltdl. & Cham.) H. Pfeiff.	Hi
<i>Phenax</i> sp.	Hi	* <i>Scleria bracteata</i> Cav.	Hi
<i>Urera elata</i> (Sw.) Griseb.	Ab	<i>S. secans</i> (L.) Urb.	Hi
<i>Urera</i> sp.	Ab	<i>Scleria</i> sp.	Hi
VERBENACEAE		<i>Uncinia hamata</i> (Sw.) Urb.	Hi
* <i>Lantana camara</i> L.	Ab	DIOSCOREACEAE	
VITACEAE		<i>Dioscorea composita</i> Hemsl.	TH
<i>Cissus</i> aff. <i>microcarpa</i> Vahl	TH	<i>D. floribunda</i> M.Martens & Galeotti	TH
<i>Cissus</i> sp.	TH	<i>D. mexicana</i> Scheidw.	TH
<i>Parthenocissus quinquefolia</i> (L.) Planch.	TH	HAEMODORACEAE	

<i>Xiphidium caeruleum</i> Aubl.	Hi	Poaceae 3	Hi
HELICONIACEAE		Poaceae 4	Hi
<i>Heliconia uxpanapensis</i> Gutiérrez	Hi	Poaceae 5	Hi
<i>Heliconia</i> sp.	Hi	Poaceae 6	Hi
LILIACEAE		Poaceae 7	Hi
<i>Bomarea hirtella</i> (Kunth) Herb.	TH	Poaceae 8	Hi
MARANTACEAE		Poaceae 9	Hi
<i>Calathea microcephala</i> (Poepp. & Endl.) Körn.	Hi	Poaceae 10	Hi
<i>C. ovandensis</i> Matuda	Hi	Poaceae 11	Hi
Marantaceae 1	ND	Poaceae 12	Hi
Marantaceae 2	ND	SMILACACEAE	
ORCHIDACEAE		<i>Smilax glauca</i> Walter	TH
<i>Arpophyllum giganteum</i> Hartw. ex Lindl.	Ep	<i>S. lanceolata</i> L.	TH
<i>Deiregyne</i> sp.	Hi	<i>S. regelii</i> Killip & C.V.Morton	TL
<i>Elleanthus cynarcephalus</i> (Rchb.f.) Rchb.f.	Ep	<i>S. subpubescens</i> A.DC.	TL
<i>Spiranthes</i> sp.	Hi	<i>S. velutina</i> Killip & C.V.Morton	TH
<i>Vanilla</i> sp.	TH	<i>Smilax</i> sp. 1	TH
POACEAE		<i>Smilax</i> sp. 2	TH
<i>Homolepis aturensis</i> (Kunth) Chase	Hi	<i>Smilax</i> sp. 3	TH
<i>Lasiacis procerrima</i> (Hack.) Hitchc.	Hi	ZINGIBERACEAE	
<i>Panicum bulbosum</i> Kunth	Hi	* <i>Renealmia aromatica</i> (Aubl.) Griseb.	Hi
<i>P. lepidulum</i> Hitchc. & Chase	Hi	<i>R. mexicana</i> Klotzsch ex Petersen	Hi
<i>Panicum</i> sp.	Hi	<i>R. occidentalis</i> (Sw.) Sweet	Hi
<i>Paspalum caespitosum</i> Flügge	Hi		
Poaceae 1	Hi	<b>Indeterminadas</b>	
Poaceae 2	Hi	28 morfoespecies del muestreo que no pudieron ser determinadas	ND