

Estructura, composición, riqueza y diversidad de árboles en tres muestras de selva mediana subperennifolia

OLIVA GODÍNEZ-IBARRA*

LAURO LÓPEZ-MATA*

Resumen. Este estudio se llevó a cabo en una comunidad localizada en el límite norte de distribución de la selva mediana subperennifolia. El objetivo fue comparar la estructura, composición, riqueza y diversidad de especies de árboles presentes en tres parcelas de selva de una hectárea cada una con diferentes fases de regeneración natural. La hipótesis planteada es que existen diferencias en estructura, composición, riqueza y diversidad entre las tres parcelas dependiendo del grado de su regeneración natural. En cada parcela se censaron, registraron y midieron todos los individuos con ≥ 1 cm diámetro a la altura del pecho (dap). El análisis estructural del bosque se basó en los valores de importancia relativos de cada especie, en la distribución por clases diamétricas de los individuos de las especies más importantes y en la estratificación vertical. La diversidad de especies se estimó usando tres índices: Shannon-Wiener, Simpson, y α de Fisher. En total se censaron 13 106 árboles pertenecientes a 131 especies y 42 familias. La parcela P1 contiene 4919 tallos.ha⁻¹ pertenecientes a 75 especies y 37 familias, y en ella *Bursera simaruba*, *Pleuranthodendron lindenii*, *Psychotria costivenia*, *Aphananthe monoica* y *Nectandra ambigens* fueron las especies más importantes. En cambio, en la parcela P2, con 4617 tallos.ha⁻¹, 109 especies y 37 familias, *Tabernaemontana alba*, *B. simaruba*, *Dendropanax arboreus*, *Manilkara zapota* y *Litsea glaucescens* fueron las especies más importantes. La parcela P3 es la menos densa con 3570 tallos.ha⁻¹, distribuidos en 78 especies y 33 familias; allí las especies más importantes fueron *T. alba*, *P. lindenii*, *A. monoica*, *Bunchosia lanceolata* y *B. simaruba*. Se identificaron tres patrones generales de estructuras diamétricas (tipo I, II y IV), los dos primeros fueron registrados con anterioridad en otros estudios, mientras que el tipo IV se describe por primera vez. El patrón tipo I prevaleció en las tres parcelas e incluye elevados porcentajes de individuos en las clases diamétricas más pequeñas, disminuyendo a medida que los diámetros se incrementan. El patrón tipo II mostró elevados porcentajes de individuos en la clase diamétrica más pequeña, una disminución en la clase siguiente, incrementos en las clases diamétricas intermedias, y porcentajes menores en las clases más grandes. El patrón tipo IV se caracterizó por presentar elevados

*Programa de Botánica, Colegio de Postgraduados, Montecillo 56230, Texcoco, Estado de México.
Correo-e: lauro@colpos.colpos.mx

porcentajes de individuos en las clases diamétricas intermedias y porcentajes menores en la clase más pequeña y en las clases más grandes. La selva estudiada presentó tres estratos: el sotobosque con alturas ≥ 10 m; el dosel intermedio que incluyó árboles entre 10 y 20 m de altura, y el dosel superior con árboles de más de 20 m de altura. De las 131 especies registradas, 50 fueron comunes a las tres parcelas y 31 se registraron en solo una de ellas. Las parcelas P1 y P3, a pesar de que compartieron el menor número de especies, fueron las de mayor similitud en composición. En cambio las parcelas P2 y P3 que compartieron más especies entre sí tuvieron una similitud intermedia mientras que P1 y P2 presentaron la similitud más baja. La diversidad de especies mostró la existencia de diferencias estadísticamente significativas entre las parcelas P1 y P2, y entre P2 y P3, pero no entre las parcelas P1 y P3. Las parcelas P1 y P3 resultaron las más similares en composición de especies y la parcela P2 la más disímil entre las tres. La P2 fue la parcela más rica en especies y también la más diversa de las tres. Esta selva comparada con otros bosques neotropicales, es relativamente pobre en riqueza y diversidad de especies, lo cual es explicable por localizarse en el límite norte de la distribución natural de la selva tropical húmeda.

Palabras clave: estructura, riqueza, diversidad de especies, regeneración natural, selva tropical húmeda, Veracruz.

Abstract. This study was conducted near the latitudinal northern-limit of the tropical wet forests. The objective was to compare the structure, richness and species diversity of trees contained in three 1-ha plots of forest with different phases of natural regeneration. The working hypothesis was that there are differences in forest structure, composition, richness and species diversity among the three plots depending on their degree of natural regeneration. In each plot, all stems ≥ 1 cm diameter at breast height (dbh) were recorded, inventoried, and measured in dbh, height, and status. Forest structure was based on species relative importance values, diameter classes distribution, and vertical stratification. Species diversity was estimated using three indexes: Simpson, Shannon-Wiener, and Fisher's α . In total 13 106 trees were inventoried, belonging to 131 species and 42 families. Plot P1 contains 4919 stems.ha⁻¹ belonging to 75 species and 37 families, being *Bursera simaruba*, *Pleuranthodendron lindenii*, *Psychotria costivenia*, *Aphananthe monoica*, and *Nectandra ambigens* the most important species. Plot P2 with 4617 stems.ha⁻¹, 109 species and 37 families, is codominated by *Tabernaemontana alba*, *B. simaruba*, *Dendropanax arboreus*, *Manilkara zapota*, and *Litsea glaucescens*. Plot P3 with 3570 stems.ha⁻¹, distributed in 78 species and 33 families, being the most important species *T. alba*, *P. lindenii*, *A. monoica*, *Bunchosia lanceolata*, and *B. simaruba*. Three general patterns of diameter structures were identified (type I, II, and IV). Patterns I and II were formerly reported in other studies whereas pattern type IV is described here for the first time. Pattern type I prevailed in all three plots, and includes high percentages of individuals in the smaller diametric classes, diminishing as diameters increases. Pattern type II showed high percentages of individuals in the smallest diametric class, a de-

creased one in the next class, higher in intermediate classes and lower ones in the largest classes. Pattern type IV presented higher percentages of individuals in intermediate diametric classes and lower ones in the smallest and largest classes. The studied forest plots showed three strata: the understory with heights ≥ 10 m; the subcanopy included trees between 10 and 20 m tall, and the canopy included trees taller than 20 m. Of the 131 recorded species, 50 were common to the three plots and 31 were present in only one of them. Although plots P1 and P3, shared the lowest number of species, they were the most similar in tree composition. In contrast, plots P2 and P3 shared the most number of species, they had an intermediate similarity whereas plots P1 and P2 presented the lowest similarity. Of the 131 recorded species, 50 were common to the three plots and 31 were present in only one of them. Although plots P1 and P3, shared the lowest number of species, they were the most similar in tree composition. In contrast, plots P2 and P3 shared the most number of species, they had an intermediate similarity whereas plots P1 and P2 presented the lowest similarity. Species diversity showed statistically significant differences only among plots P1 and P2, and P2 and P3. Plots P1 and P3 were more similar in species and plot P2 was the most dissimilar among the three plots and also the most diverse among them. This forest is relatively poor in both species richness and species diversity compared with other neotropical forests, which may be explained by its location on the northern-limit of Neotropical wet forests range.

Key words: Species richness, species diversity, forest structure, tropical wet forests, natural regeneration, Veracruz.

Introducción

Las selvas tropicales húmedas son ecosistemas que albergan un gran número y diversidad de especies. Estos sistemas son formaciones naturales compuestas de un mosaico de parches de formas y tamaños heterogéneos y en distintas fases de regeneración natural (Brokaw, 1985; Whitmore, 1992, Martínez-Ramos, 1994). La naturaleza discontinua del dosel de la selva tropical define, entre otras cosas, la presencia de gremios o grupos ecológicos de árboles, en función de sus requerimientos de luz y del tamaño del parche o claro, necesarios para completar sus ciclos de vida. La búsqueda de las causas que originan y mantienen la diversidad de especies tropicales ha motivado el interés por su estudio, tanto entre naturalistas como entre ecólogos desde hace ya poco más de un siglo (Hubbell, 2001; Leigh, 1999). Existen hipótesis sobresalientes que han reunido evidencias a favor y en contra sobre los procesos ecológicos que podrían explicar por qué la coexistencia de tantas especies de árboles tropicales es posible. Dichas hipótesis se resumen en cuatro categorías basadas en: 1) heterogeneidad ambiental en el espacio y tiempo (Ricklefs, 1977), 2) heterogeneidad ambiental producida por disturbios naturales (Connell, 1978), 3) presión de los consumidores (Janzen, 1970; Connell, 1971) y

4) tasas de formación de especies competitivamente similares (Ricklefs, 1989; Ricklefs y Schluter, 1993). Muchas explicaciones de la elevada diversidad de especies en los sistemas tropicales se han concentrado en el estudio del papel que desempeñan los disturbios naturales en la conformación de los mosaicos de vegetación y en la generación de las condiciones heterogéneas relevantes para la dispersión, la germinación, el establecimiento y el crecimiento de plántulas en los claros formados en el dosel de la selva (Ricklefs, 1987). Sin embargo, a pesar de los progresos alcanzados, a la fecha no existe consenso claro que explique la elevada diversidad de especies de árboles en ecosistemas tropicales (Leigh, 1999; Hubbell, 2001; Wright, 2002).

El objetivo de este trabajo es caracterizar una selva mediana subperennifolia (*sensu* Miranda y Hernández X., 1963), en términos de su estructura, composición florística, riqueza y diversidad de especies arbóreas y comparar su diversidad tanto localmente como con otras selvas neotropicales. La particularidad de esta selva es que se localiza en el límite latitudinal norte de las selvas tropicales húmedas de México, en una zona de protección forestal y fáunica (*Diario Oficial de la Federación*, 1982), con régimen de propiedad privada desde finales del siglo XIX y una extensión de 925 ha, de las cuales aproximadamente sólo el 10% de su superficie ha sido intervenida por el hombre, lo que implica que ha permanecido por más de cien años bajo un régimen esencialmente de disturbios naturales y a la fecha no ha sido estudiada con un enfoque cuantitativo.

Las preguntas que se plantean son: ¿qué tanta riqueza arbórea está contenida en muestras pequeñas de esta selva?, ¿qué tan diversa es esta selva comparada con la selva alta perennifolia de otras regiones de México? y ¿qué tan distinta es en términos del número de individuos, riqueza y diversidad de especies arbóreas de otras selvas tropicales? La hipótesis de trabajo es que existen diferencias en estructura, composición, riqueza y diversidad de especies de árboles entre las tres muestras de la selva estudiada, y que tal diversidad es relativamente menor a la de otras selvas neotropicales.

Sitio de estudio

El área de estudio, conocida localmente con el nombre de Santa Gertrudis, se ubica en el municipio de Vega de Alatorre, en el centro del estado de Veracruz (Fig. 1); se localiza entre las coordenadas 19°49'37" y 19°51'50" latitud norte y 96°32'37" y 96°37'39" longitud oeste. La caracterización climática del área se infirió a partir de la estación meteorológica más cercana y de altitud similar (Misantla, 19°56'N, 96°50'W y 419 m snm). La precipitación total anual es de 1845 mm y la media mensual es de 153.7 mm (Fig. 2). La temperatura media anual de 20.16°C; la mínima promedio corresponde a enero y es de 15.9°C, mientras que la máxima promedio se presenta en mayo y asciende a 22.9°C.

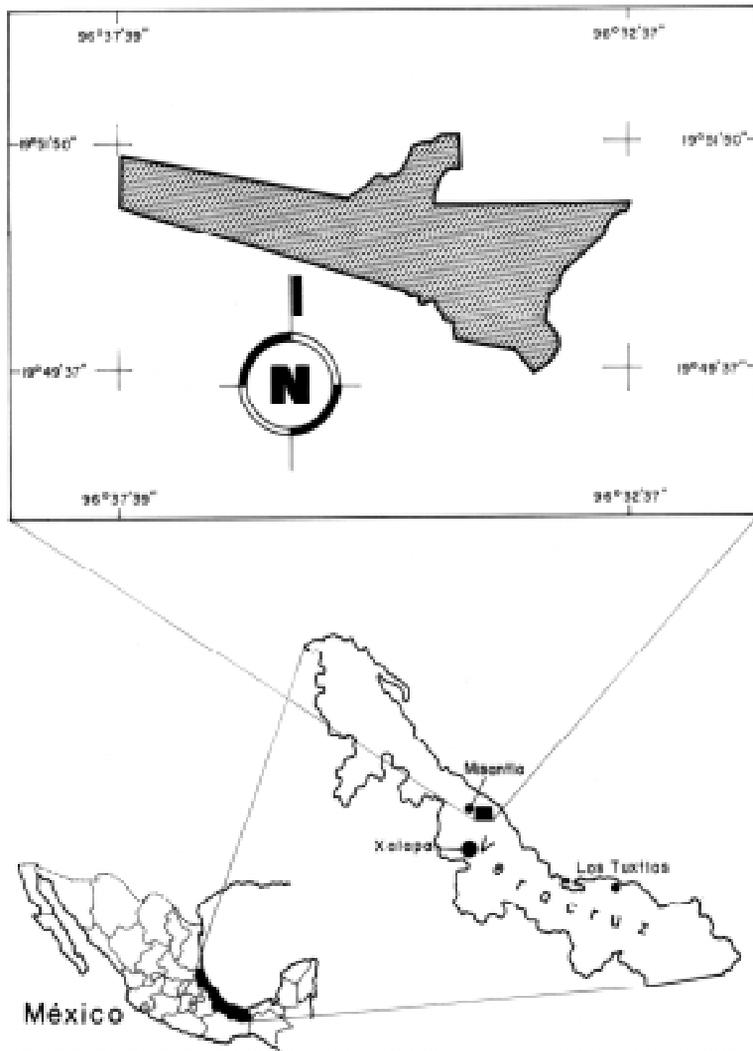


Fig. 1. Localización de la zona de protección forestal y fáunica Santa Gertrudis, Municipio Vega de Alatorre, Veracruz, México.

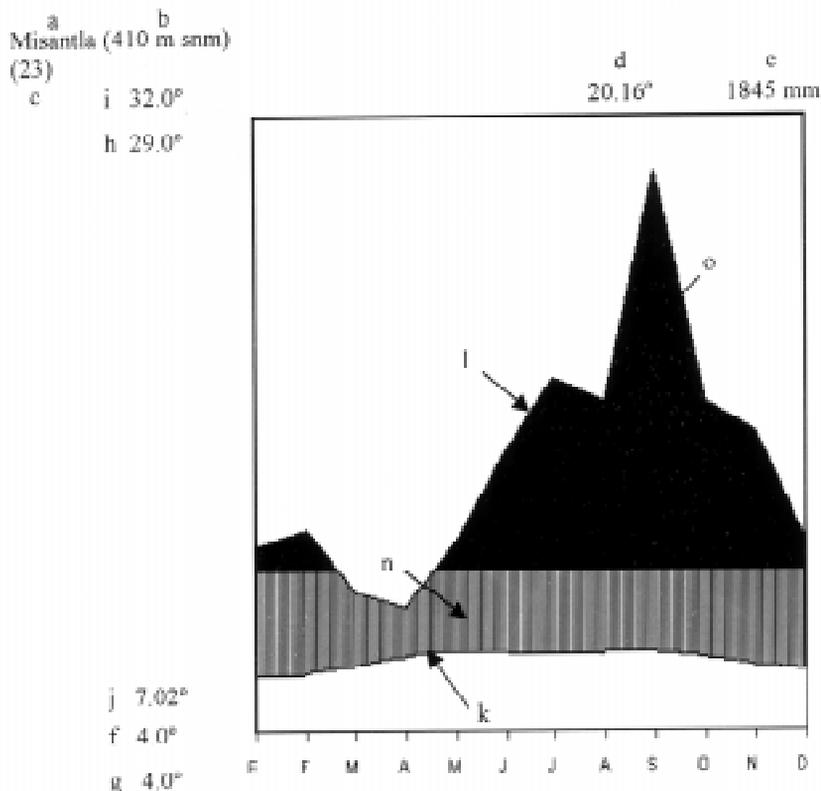


Fig. 2. Diagrama ombrotérmico (Walter, 1977), de Misantla, la estación meteorológica más cercana al sitio de estudio, con datos de 1965 a 1987. En las abscisas se presentan los meses del año y en las ordenadas los valores de temperatura a intervalos de 10° y la precipitación a cada 20 mm. Los datos representan: a=localidad; b=altura sobre el nivel del mar en metros; c=número de años de observación; d=temperatura media anual en $^{\circ}\text{C}$; e= precipitación media anual en mm; f= mínima diaria del mes más frío; g=temperatura mínima registrada; h=máxima diaria media del mes más caluroso; i=temperatura máxima registrada; j=oscilación diaria media de la temperatura; l=curva de precipitación media mensual; n=meses relativamente húmedos (rayado vertical), la precipitación excede a la evaporación; y o=lluvias medias mensuales >100 mm (en negro).

En el área se localizaron tres parcelas permanentes de observación (P1, P2 y P3) con base en sus diferencias fisonómicas. Debido a las características topográficas del sitio, las parcelas tienen tamaños y formas diferentes: las parcelas P1 y P2 tienen forma rectangular, la primera con una superficie de 9600 m² (120 m × 80 m) y la segunda con una extensión de 9900 m² (110 m × 90 m). La parcela P3 con 10000 m² tiene forma irregular ajustada a lo accidentado del terreno. Los resultados para las parcelas P1 y P2 fueron extrapolados a 1 ha.

La parcela P1 se ubica a unos 500 m del poblado de Santa Gertrudis, a una altitud de 400 m snm, sobre terrenos semiplanos de inclinaciones menores que 10°. Esta parcela está protegida del impacto directo de los vientos por la interposición del cerro conocido localmente como Chichimecas que alcanza una altitud de 850 m snm. La parcela P2 se localiza a 200 m del poblado Naranjos, a una altitud de 450 m snm, con pendientes entre 10° y 15°. La vegetación sobre la ladera donde se localizó la parcela P2 se encuentra directamente expuesta a los vientos y fue afectada por el huracán Janet que tocó tierra el 29 de Septiembre de 1955 con vientos de 150 kmh⁻¹ (<http://weather.unisys.com/hurricane/atlantic/index.html>). Janet causó la caída y muerte de árboles y la ruptura de troncos y ramas (comunicación personal de Elvira Hernández Ochoa), con la consecuente apertura de claros de diferente tamaño. La parcela P3 se localiza entre Santa Gertrudis y Naranjos a una altitud de 651 m snm; está sobre terreno accidentado con pendientes de hasta 20°, y protegida del impacto de los vientos.

Métodos

Las parcelas fueron trazadas con teodolito y brújula, y sus lados corren paralelos a las orientaciones norte-sur y este-oeste. Las parcelas se dividieron en una retícula de cuadros permanentes de 10 m × 10 m; la parcela P1 tiene 96 cuadros, la parcela P2 99 cuadros y la parcela P3 100 cuadros. Los cuadros están señalados en sus vértices con estacas de metal de 40 cm de largo, marcadas y enumeradas con etiquetas de aluminio. Dentro de cada cuadro y con la ayuda de cintas métricas, se localizaron por sus coordenadas cartesianas (x, y) y se marcaron con números consecutivos todos los árboles con diámetro a la altura del pecho (dap) ≥ 1 cm. Se registró *in situ* el número de individuo, sus coordenadas, el nombre de la especie, su dap, una estimación visual de su altura, y el cuadro donde se localizó. Para árboles con contrafuertes, el dap se midió inmediatamente arriba de ellos, mientras que para árboles con tallos múltiples se midieron los diámetros de todos ellos a la altura del pecho.

Análisis estructural

La estructura de la vegetación en las parcelas, se analizó con base en los valores relativos del área basal, densidad y frecuencia de las especies en los cuadros. Los valores relativos se combinaron en el valor de importancia relativa (VIR; Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974).

$VIR(\%) = \frac{1}{3}$ (área basal relativa + densidad relativa + frecuencia relativa); donde el área basal

(AB) de cada árbol se obtuvo con la fórmula: $AB = \pi \left(\frac{dap}{2} \right)^2$; donde $\pi = 3.1416$.

El área basal relativa es el área basal de cada especie dividida por el área basal total en la hectárea $\times 100$. La densidad relativa es el número de individuos por unidad de superficie por especie dividida por el número total de individuos presentes por hectárea $\times 100$. La frecuencia relativa está dada por la fórmula:

$$\text{Frecuencia relativa} = \frac{\text{Número de cuadros en los que está presente la especie}}{\text{Número de cuadros de todas las especies}} \times 100$$

donde el numerador es el número de cuadros permanentes de 10 \times 10 m en los que se registró la especie.

En un intento por encontrar patrones estructurales comunes para las tres parcelas estudiadas se analizó la estructura poblacional de las especies con VIR más elevado. Dicha estructura se basó únicamente en el agrupamiento en clases diamétricas de los individuos de las especies más importantes. La estructura vertical de la vegetación en cada parcela se examinó a partir de una representación gráfica de la distribución de la altura de todos los individuos registrados en cada una de ellas.

Un análisis de similitud florística basado en datos de presencia/ausencia de especies y utilizando el coeficiente de similitud de Sørensen, fue realizado con el propósito de distinguir qué tan similares son las comunidades estudiadas (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). El coeficiente de similitud de Sørensen (S_{ϕ}) está dado por:

$$S_{\phi} = \frac{2a}{(2a+b+c)},$$

donde b y c es la riqueza de especies en el par de parcelas examinadas, y a es el número de especies que comparten el mismo par de parcelas. El valor de este

coeficiente fluctúa entre 0 y 1, y cuantifica una semejanza completa (1) hasta una completa disimilitud (0).

La diversidad de especies se analizó con base en: el índice de Shannon-Wiener (H') base logaritmo natural, el inverso del índice de Simpson ($\lambda = D^{-1}$) y el índice α de Fisher (Fisher *et al.*, 1943). Este último está dado por: $S = \alpha \log_e [1 + (N/\alpha)]$, donde S es el número total de especies registradas en la muestra, N es el número de individuos en la muestra y α es el índice de diversidad. El cálculo de éstos índices de diversidad de especies se realizó mediante el programa EstimateS (Colwell, 2000).

Para efectos comparativos se utilizó el índice de diversidad α de Fisher ya que con él es posible comparar cualitativamente otros estudios entre sí, conociendo tan solo el número de especies (S) y el número total de individuos (N) en las muestras estudiadas (Leigh, 1999). El valor de α para los estudios con los que se comparó el presente, se obtuvo de los datos tabulares publicados por Hayek y Buzas (1997) que relacionan N y S . El índice α de Fisher es apropiado para realizar comparaciones entre sitios ya que para su cálculo solo se requiere conocer N y S y tiene la ventaja de que depende menos del tamaño del área de estudio que λ o H' (Leigh, 1999). Por otra parte, las comparaciones entre muestras o sitios no siempre son posibles cuando se utilizan los índices λ o H' ya que para su cálculo se requiere conocer la densidad de cada especie en las muestras que se examinan.

Las diferencias estadísticas en los valores de diversidad entre pares de parcelas fueron evaluadas por el procedimiento propuesto por Solow (1993) que consiste en la aleatorización combinada de pares de datos, seguida del cálculo de la diferencia en el valor de diversidad entre los pares de muestras y la repetición del procedimiento 10 000 veces a partir de lo cual se estima la significancia (P). Tales diferencias fueron obtenidas con el mismo procedimiento (Solow, 1993) para los tres índices de diversidad empleados en el análisis.

Resultados

Composición florística. En el Apéndice se listan los nombres científicos y comunes de las especies encontradas en las tres parcelas agrupadas por familia. Se registraron 13106 árboles pertenecientes a 131 especies, de las cuales 30 no han sido determinadas, debido a que sus ejemplares fueron colectados estériles; estas especies tienen en general densidades muy bajas. Las 101 especies determinadas se encuentran repartidas en 42 familias. En las parcelas estudiadas, la familia Rubiaceae con 12 especies fue la más importante, sobresaliendo el género *Psychotria* con cuatro especies; de ellas, *P. costivenia* presentó densidades muy altas, especialmente en la parcela P1. La familia Moraceae, con nueve especies, fue la segunda en importancia y *Brosimum alicastrum* la especie con mayor número de individuos; además, se registraron cuatro especies de *Ficus*, las cuales se presentaron en densidades bajas, pero con áreas basales altas. La familia Fabaceae es también una de las más ricas,

con siete especies; las más abundantes fueron *Acacia cornigera*, *Cojoba arborea*, *Inga punctata*, *Lennea melanocarpa* y *Leucaena leucocephala*. Sin embargo, todas ellas tuvieron una baja importancia estructural en las parcelas estudiadas. La familia Lauraceae con seis especies, destacó por la densidad de individuos presentes en las parcelas.

Estructura de la selva. En el cuadro 1 se presentan los atributos estructurales de las tres parcelas estudiadas con base en las cinco especies de mayor VIR en cada una de ellas; dichas especies mostraron diferencias estructurales importantes. *Bursera simaruba* fue la especie más importante en la P1 y *Tabernaemontana alba* en las parcelas P2 y P3. El VIR de *B. simaruba* en P1 está fuertemente afectado por su elevada área basal ya que su densidad relativa es baja comparada con la de *Pleuranthodendron lindenii* y *Psychotria costivenia* que ocuparon la segunda y tercera posición en importancia estructural. En las parcelas P2 y P3, *B. simaruba* presentó también áreas basales elevadas y densidades relativamente bajas; esta especie retiene también una buena posición estructural, llegando a ser segunda en importancia en P2 y quinta en P3. En las parcelas P2 y P3 *T. alba* fue la especie más importante y mostró un patrón diferente al de *B. simaruba*; en ambas parcelas su VIR está influenciado por su elevada densidad y no por sus áreas basales que son reducidas y muy por debajo de las de *B. simaruba* (Cuadro 1). *Tabernaemontana alba* es una especie intolerante a la sombra, típica de vegetación perturbada, de dimensiones diamétricas pequeñas, generalmente menores que 30 cm de dap, de rápido crecimiento y madera blanda. *Pleuranthodendron lindenii* fue la segunda especie en importancia en las parcelas P1 y P3 y presentó un patrón estructural similar al de *T. alba*, con densidades elevadas y áreas basales reducidas (Cuadro 1).

En cuanto a la tercera especie en importancia en las parcelas, no hay un patrón en la secuencia de su identidad específica. *Psychotria costivenia* fue tercera en la P1, *Dendropanax arboreus* en la P2 y *Aphananthe monoica* en la P3. En P1, la importancia estructural de *P. costivenia* estuvo fuertemente influenciada por su elevada densidad, cuyo valor fue el más alto de todas las especies en las tres parcelas; sin embargo, presentó también uno de los valores más bajos de área basal relativa en las tres parcelas (Cuadro 1). *Psychotria costivenia* es una especie perennifolia, tolerante a la sombra, típica del sotobosque, de crecimiento relativamente rápido y reproducción continua a lo largo del año (*observación personal*), de alturas que no excedieron los 10 m en P1 y P2 y 4 m en P3, y cuyos diámetros máximos fueron de 12 cm en P1, 6.3 en P2 y 4.1 en P3. La importancia estructural de *D. arboreus* y *A. monoica* en las parcelas P2 y P3 respectivamente, mostró mayor influencia por sus áreas basales que por sus densidades y frecuencias relativas (Cuadro 1).

Las diferencias entre las parcelas también se reflejan en los valores totales de área basal y densidad de individuos. La P1 acumuló 45.33 m² de área basal, mientras que en las parcelas P2 y P3 fueron de 33.35 m² y 37.3 m², respectivamente. P1 presentó la mayor densidad con 4919 ind.ha⁻¹, seguida de la P2 con 4617 ind.ha⁻¹ y P3 con 3570 ind.ha⁻¹. P3 tiene una menor densidad pero un área basal mayor

Cuadro 1. Atributos estructurales de la vegetación en las tres parcelas estudiadas. Se muestran solo las primeras cinco especies con valores de importancia relativos (VIR) máximo para cada una de las parcelas. La columna P se refiere a la posición estructural que ocupa la especie en cada parcela de acuerdo con su VIR. Se muestran los valores absolutos de la Densidad (D), Área Basal (AB) y Frecuencia (F) de individuos ha⁻¹ seguidos de sus respectivos valores relativos (%)

Especie	Parcela P1								Parcela P2								Parcela P3							
	D	(%)	AB	(%)	F	(%)	VIR	P	D	(%)	AB	(%)	F	(%)	VIR	P	D	(%)	AB	(%)	F	(%)	VIR	P
<i>T. alba</i>	224	4.6	1.73	3.8	77	4.9	4.4	8	692	15.0	1.50	4.5	74	4.3	7.9	1	611	17.1	1.15	3.1	98	6.7	8.9	1
<i>B. simaruba</i>	207	4.2	10.26	22.6	77	4.9	10.6	1	128	2.8	4.91	14.7	60	3.5	6.9	2	73	2.0	4.11	11.0	49	3.4	5.5	5
<i>P. lindenii</i>	743	15.1	2.46	5.4	88	5.6	8.7	2	84	1.8	1.09	3.3	41	2.4	2.5	11	480	13.4	2.79	7.5	86	5.9	8.9	2
<i>P. costivenia</i>	907	18.4	0.47	1.0	93	5.9	8.5	3	54	1.2	0.04	0.1	33	1.9	1.1	29	65	1.8	0.02	0.1	42	2.9	1.6	19
<i>D. arboreus</i>	129	2.6	2.71	6.0	55	3.5	4.0	9	127	2.8	4.16	12.5	73	4.2	6.5	3	58	1.6	2.14	5.7	36	2.5	3.3	11
<i>A. monoica</i>	198	4.0	3.63	8.0	68	4.3	5.4	4	44	1.0	2.69	8.1	34	2.0	3.7	7	72	2.0	6.37	17.1	57	3.9	7.7	3
<i>M. zapota</i>	8	0.2	0.03	0.1	7	0.4	0.2	48	137	3.0	3.28	9.9	50	2.9	5.2	4	4	0.1	0.03	0.1	3	0.2	0.13	61
<i>N. ambigens</i>	299	6.1	1.37	3.0	70	4.4	4.5	5	35	1.0	0.27	0.8	25	1.4	1.0	33	145	4.1	0.43	1.1	69	4.7	3.3	10
<i>L. glaucescens</i>	90	1.8	0.06	0.1	46	2.9	1.6	17	415	9.0	1.00	3.0	63	3.6	5.2	5	44	1.2	0.03	0.1	27	1.8	1.1	28
<i>B. lanceolata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	44	1.0	0.38	1.1	26	1.5	1.2	27	330	9.2	0.71	1.9	85	5.8	5.7	4
Total	4919		45.33		1577				4617		33.35		1734				3570		37.3		1456			

que la de P2. El área basal de la P2 fue la menor de las tres parcelas a pesar de que ésta excedió con 1047 individuos a P3 y fue superada por la P1 con tan solo 302 individuos. Sin embargo, las diferencias en área basal fueron más grandes entre P1 y P2 que entre P1 y P3 (Cuadro 1).

En las tres parcelas el número de especies agrupadas con un $VIR \geq 1\%$ fue menor que el de las especies agrupadas con un $VIR < 1\%$. Las especies estructuralmente poco importantes ($VIR < 1\%$) acumularon aproximadamente 10% de densidad relativa, entre 7% y 13% de área basal relativa y 20% de frecuencia relativa. Estas especies presentaron densidades bajas que oscilaron entre 1 y 50 ind.ha⁻¹; con áreas basales relativas inferiores a 1% (en ocasiones despreciable, 0.0006%), y frecuencias relativas que fluctúan de 1 a 20 cuadros.

Estructura poblacional de las especies. Con base en la distribución por clases diamétricas de las especies de mayor importancia estructural se distinguieron tres tipos de patrones generales de estructura poblacional. Los patrones tipo I y II fueron reportados por Bongers *et al.* (1988) para la selva de Los Tuxtlas, y un tercero corresponde a un nuevo patrón, el tipo IV, no reportado previamente por Bongers *et al.* (1988). El patrón tipo III de Bongers *et al.* (1988) no lo presentó ninguna de las especies estructuralmente importantes en las tres parcelas estudiadas. El patrón tipo I (Fig. 3) agrupó a aquellas especies que presentaron un número elevado de individuos en las clases diamétricas más pequeñas, el cual tendió a disminuir fuertemente en las clases intermedias y decayó a niveles muy bajos en las clases diamétricas mayores. De acuerdo con Bongers *et al.* (1988), las especies en el patrón tipo I presentan buena reproducción, establecimiento y regeneración natural continuas. En las tres parcelas de estudio el 90% de las especies presentaron este tipo de patrón. En la P1 este patrón lo mostraron siete de las ocho especies que acumularon el 50% del VIR e incluyeron a *Aphananthe monoica*, *Ficus glabra*, *Nectandra ambigens*, *Pleuranthodendron lindenii*, *Psychotria costivenia*, *Tabernaemontana alba* y una especie no determinada conocida localmente como “palo blanco”. En la P2 las primeras once especies que acumularon el 50% del VIR y que presentaron el patrón tipo I son: *A. monoica*, *Bursera simaruba*, *Dendropanax arboreus*, *Litsea glaucescens*, *Manilkara zapota*, *Picramnia andicola*, *P. lindenii*, *Sapindus saponaria*, *Symplocos coccinea*, *T. alba* y *Trophis racemosa*. En la P3, siete de las ocho especies que acumularon el 50% de VIR lo presentaron, e incluyeron a *A. monoica*, *Bunchosia lanceolata*, *Ficus sp 2.*, *Piper amalago*, *P. lindenii*, *T. alba* y *Trophis racemosa* (Fig. 3).

El patrón de estructura poblacional tipo II lo presentó únicamente *B. simaruba* en la P3 (Fig. 4). Este patrón se caracterizó por la presencia de un elevado número de individuos en la clase diamétrica más pequeña, con una disminución en la clase siguiente, incrementándose en las clases diamétricas intermedias y disminuyendo en las clases mayores. El patrón tipo IV (Fig. 5) se caracterizó por la presencia de bajos porcentajes de individuos en las clases diamétricas más pequeñas, incrementándose en las clases intermedias y disminuyendo en las clases mayores.

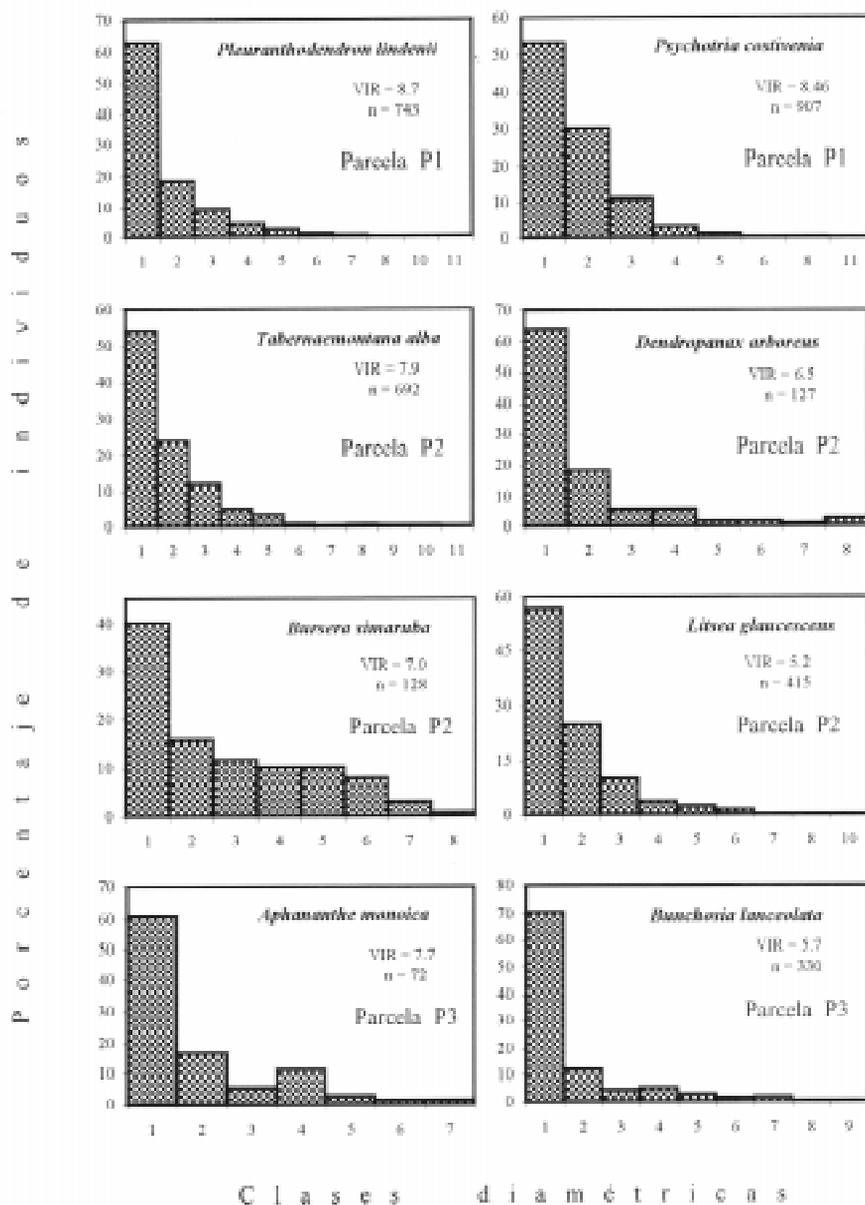


Fig. 3. Ejemplo de especies estructuralmente importantes de las parcelas P1, P2 y P3 que se ajustan al patrón de estructura poblacional tipo I. Estas especies presentan buena reproducción y establecimiento continuo, reflejado en un número elevado de individuos en las clases diamétricas más pequeñas, disminuyendo paulatinamente en las intermedias y muy bajo en las mayores. Se presenta su VIR y su densidad de individuos por hectárea.

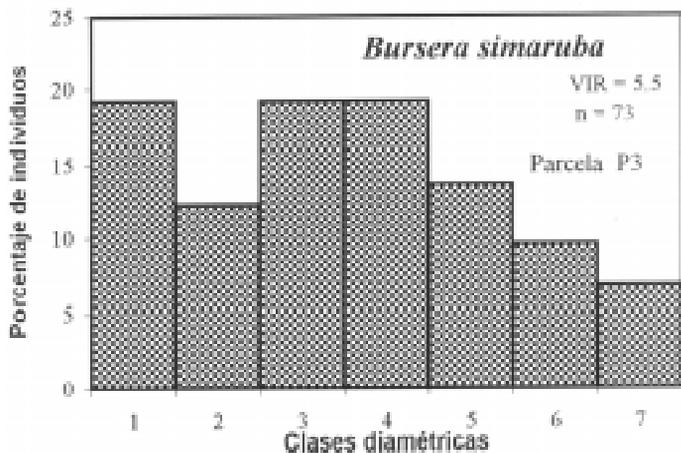


Fig. 4. Especie estructuralmente importante de la parcela P3 con patrón estructural tipo II, esta especie presenta un porcentaje de individuos bajo en las primeras dos clases, incrementándose en las clases intermedias, para disminuir en las clases subsecuentes. Se presenta su VIR y su densidad de individuos por hectárea.

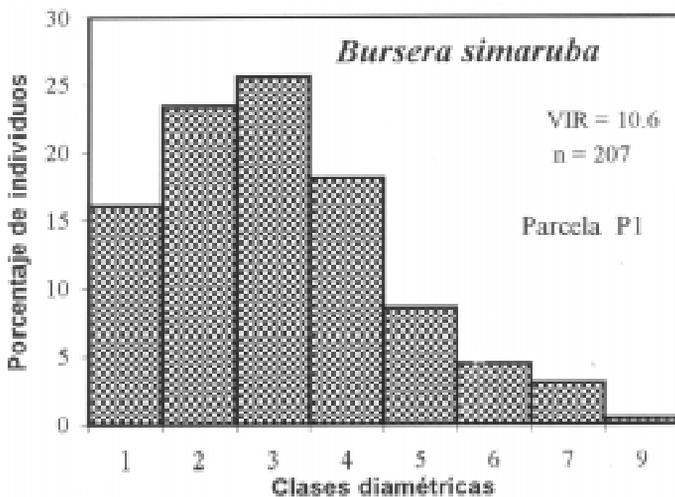


Fig. 5. El patrón tipo IV se caracterizó por la presencia de bajos porcentajes de individuos en la clase diamétrica más pequeña, incrementándose en las clases intermedias y disminuyendo en las clases de mayor dap.

Estructura vertical de la selva. Los árboles de la selva alcanzaron alturas hasta de 35 m. Una representación gráfica de la distribución de la altura de todos los individuos en cada una de las parcelas no permitió observar discontinuidades que indicaran la existencia de límites naturales para definir estratos claramente (Fig. 6). Sin embargo, se decidió establecer subjetivamente tres estratos a intervalos de 10 m de altura con el propósito de describir verticalmente el dosel en las tres parcelas. Los tres estratos fueron: sotobosque, dosel intermedio y dosel superior. El sotobosque se integró por individuos con alturas menores o iguales a 10 m; el dosel intermedio por individuos con entre 10.1 y 20 m de altura; y el dosel superior por individuos con alturas mayores que los 20 m. El cuadro 2 muestra la composición de especies que por su densidad caracterizan a cada uno de los estratos por parcela. *Tabernaemontana alba* fue una especie común al sotobosque de las tres parcelas; *P. lindenii* resultó común a la P1 y P3, *Picramnia andicola* lo fue para P1 y P2; y *Trophis racemosa* para P2 y P3. En la P1 destacó por su elevada densidad *P. costivenia*, una especie perennifolia, tolerante a la sombra, de alturas generalmente entre 4 y 6 m pero no mayores que 10 m y con entre 4.5 y 6.5 cm de dap y excepcionalmente hasta de 12 cm, pero con baja densidad en P2 ($n=54$) y P3 ($n=65$). En cambio, *Symplocos coccinea* y *Litsea glaucescens* solo se presentaron en la P2, y *Bunchosia lanceolata* y *Piper amalago* en la P3 (Cuadro 2). En las tres parcelas más del 88% de los individuos se localizaron en el sotobosque en el cual se presentaron también el 95% de las especies registradas.

En el estrato intermedio la especie común a las tres parcelas fue *B. simaruba*, mientras que *P. lindenii* lo fue para la P1 y P3 y *Montanoa tomentosa* y *Sapindus saponaria* para la P2 y P3. En cambio, *A. monoica*, *Croton soliman*, *D. arboreus*, *T. alba*, *Trophis racemosa* y “palo blanco” se presentaron en sólo una de las tres parcelas (Cuadro 2). El porcentaje de individuos presentes en el dosel intermedio fue de aproximadamente 10% en las tres parcelas. *Bursera simaruba* fue la especie con mayor densidad en la P1 y P2, y *P. lindenii* lo fue en la P3.

El dosel superior presentó tres especies en común: *A. monoica*, *B. simaruba*, y *D. arboreus*, mientras que *Cecropia obtusifolia*, *Cedrela odorata*, *Ficus glabra*, *Manilkara zapota*, *Sapindus saponaria* y “palo blanco” aparecieron en sólo una de las parcelas. El dosel superior fue el estrato con menor porcentaje de individuos ascendiendo tan solo a 0.5%, 3.2% y 0.5%, en P1, P2 y P3, respectivamente (Cuadro 2). En P1 la especie más abundante fue el “palo blanco”, en P2 fue *B. simaruba* y en P3 *A. monoica*.

Diversidad de especies. El cuadro 3 muestra los valores de riqueza y diversidad de especies calculada para cada una de las tres parcelas. La P2 resultó la de mayor riqueza y diversidad de especies, seguida de la P3 y luego de la P1. Los análisis de las diferencias de diversidad para los tres índices entre pares de parcelas (Solow, 1993) revelaron diferencias estadísticamente significativas entre P1 y P2 y entre P2

Cuadro 2. Especies que caracterizan los estratos de la selva: sotobosque, dosel intermedio y dosel superior para cada una de las tres parcelas. Sólo se presentan las primeras cinco especies que registraron mayor densidad de individuos (N) por ha

Parcela P1	(N)	Parcela P2	(N)	Parcela P3	(N)
Sotobosque: árboles ≤ 10 m de altura					
<i>Psychotria costivenia</i>	907	<i>Tabernaemontana alba</i>	663	<i>Tabernaemontana alba</i>	608
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	692	<i>Symplocos coccinea</i>	441	<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	404
<i>Nectandra ambigens</i>	272	<i>Litsea glaucescens</i>	407	<i>Bunchosia lanceolata</i>	318
<i>Picramnia andicola</i>	239	<i>Picramnia andicola</i>	195	<i>Trophis racemosa</i>	202
<i>Tabernaemontana alba</i>	194	<i>Trophis racemosa</i>	170	<i>Piper amalago</i>	192
Total de especies	72		105		74
	436		401		
Total (Ind. ha ⁻¹)	0		6		3202
Total (%)	88.6		87.0		89.7
Dosel intermedio: árboles de 10.1 a 20 m de altura					
<i>Bursera simaruba</i>	154	<i>Bursera simaruba</i>	40	<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	76
“palo blanco”	56	<i>Montanoa tomentosa</i>	36	<i>Bursera simaruba</i>	51
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	51	<i>Trophis racemosa</i>	32	<i>Sapindus saponaria</i>	34
<i>Dendropanax arboreus</i>	36	<i>Sapindus saponaria</i>	29	<i>Aphananthe monoica</i>	23
<i>Croton soliman</i>	34	<i>Tabernaemontana alba</i>	28	<i>Montanoa tomentosa</i>	22
Total de especies	37		58		36
Total (Ind. ha ⁻¹)	533		463		351
Total (%)	10.8		10.0		9.8
Dosel superior: árboles > 20 m de altura					
“palo blanco”	5	<i>Bursera simaruba</i>	30	<i>Aphananthe monoica</i>	6
<i>Aphananthe monoica</i>	3	<i>Manilkara zapota</i>	21	<i>Dendropanax arboreus</i>	3
<i>Bursera simaruba</i>	3	<i>Dendropanax arboreus</i>	20	<i>Bursera simaruba</i>	2
<i>Dendropanax arboreus</i>	3	<i>Aphananthe monoica</i>	11	<i>Cedrela odorata</i>	2
<i>Ficus glabra</i>	3	<i>Sapindus saponaria</i>	9	<i>Cecropia obtusifolia</i>	1
Total de especies	11		31		8
Total (Ind. ha ⁻¹)	26		145		17
Total (%)	0.5		3.2		0.5

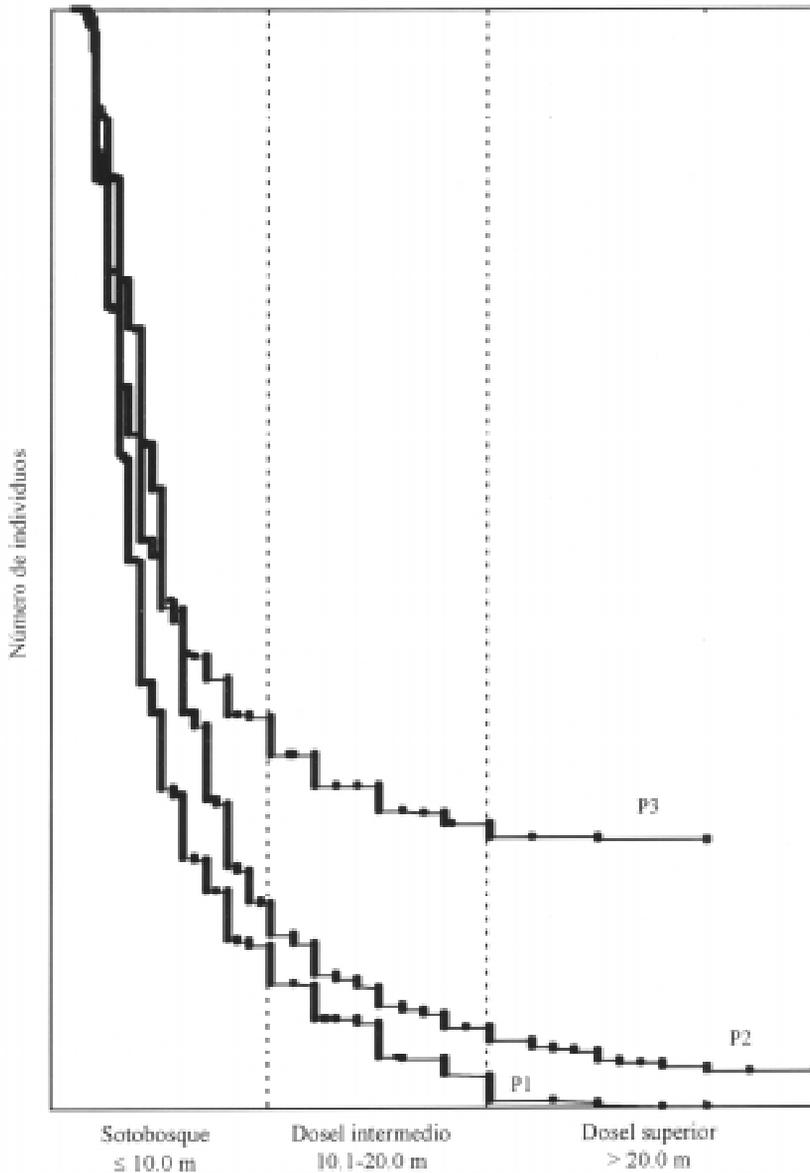


Fig. 6. Representación de las alturas de todos los individuos arbóreos con $dap \geq 1$ cm, para las tres parcelas en estudio (P1, P2 y P3). Se definen tres estratos verticales: Sotobosque (≤ 10 m), Dosel intermedio (10.1-20.0 m) y Dosel superior (> 20.0 m).

Cuadro 3. Diferencias en riqueza y diversidad de especies en las tres parcelas estudiadas. Los valores con letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas entre pares de parcelas para un índice particular de diversidad de especies

Diversidad	parcela P1	parcela P2	parcela P3
Riqueza (S)	75	109	78
Shannon-Wiener (H')	3.15 ^a	3.52 ^b	3.23 ^a
Simpson (λ)	13.10 ^a	18.80 ^b	14.10 ^a
Fisher (α)	12.57 ^a	20.03 ^b	14.09 ^a

y P3 ($P < 0.001$) pero no entre P1 y P3 ($P > 0.05$). Las diferencias fueron consistentes utilizando cualquiera de los tres índices (Solow, 1993), pero fue con los índices de Simpson y en particular con el α de Fisher donde éstas fueron más claras (Cuadro 3).

Similitud entre las parcelas. De las 131 especies registradas en Santa Gertrudis, 50 fueron comunes a las tres parcelas y 31 se registraron en solo una de ellas. Siete especies se presentaron exclusivamente en la P1, 19 en la P2 y cinco en la P3. En las parcelas P1 y P2 se registraron 63 especies en común, entre las que destacan por su densidad: *Aphananthe monoica*, *Brosimum alicastrum*, *Bursera simaruba*, *Carpodiptera ameliae*, *Dendropanax arboreus*, *Faramaea occidentalis*, *Litsea glaucescens*, *Nectandra ambigens*, *Picramnia andicola*, *Pleuranthodendron lindenii*, *Protium copal*, *Psychotria costivenia*, *Symplocos coccinea*, *Tabernaemontana alba* y *Ternstroemia tepezapote*. En cambio, 57 especies fueron comunes a las parcelas P1 y P3, de las cuales *Aphananthe monoica*, *Bursera simaruba*, *Carpodiptera ameliae*, *Dendropanax arboreus*, *Nectandra ambigens*, *Pimenta dioica*, *Pleuranthodendron lindenii*, *Protium copal*, *Psychotria costivenia* y *Tabernaemontana alba* se encontraron entre las más abundantes. Por último las parcelas P2 y P3 compartieron 66 especies entre las cuales *Acalypha schlehtendaliana*, *Bunchosia lanceolata*, *Bursera simaruba*, *Dendropanax arboreus*, *Litsea glaucescens*, *Nectandra ambigens*, *Piper aduncum*, *Piper amalago*, *Pleuranthodendron lindenii*, *Protium copal*, *Sapindus saponaria*, *Tabernaemontana alba* y *Trophis racemosa* estuvieron entre las de mayor densidad.

Los valores de los coeficientes de similitud de Sørensen ($S\phi$) revelaron que las parcelas P1 y P3 fueron las más similares en composición de especies arbóreas ($S\phi = 0.427$), no obstante que fueron las que compartieron el menor número de ellas. En cambio, las parcelas P2 y P3 que compartieron más especies entre sí mostraron una similitud intermedia ($S\phi = 0.414$); mientras que la P1 y P2 presentaron la similitud más baja ($S\phi = 0.406$), a pesar de que compartieron un número de especies ligeramente menor que P2 y P3.

Discusión

Composición florística. Santa Gertrudis pertenece a la misma zona geográfica estudiada por Gómez-Pompa (1966), ya que Misantla se localiza aproximadamente a 10 km al occidente. Para Misantla, Gómez-Pompa (1966) reportó 71 familias, de las cuales 42 se registraron en las tres parcelas; además se encontró un 26% de especies de árboles comunes a Misantla y a Santa Gertrudis. Tales diferencias se deben seguramente a que Gómez-Pompa (1966) estudió una superficie mucho más amplia que las tres hectáreas censadas en Santa Gertrudis. Cabe mencionar que Gómez-Pompa (1966) distinguió selvas de *Brosimum alicastrum* como uno de los tres tipos de asociaciones en Misantla, tanto en vegetación madura como secundaria. En las parcelas estudiadas, *B. alicastrum* es una especie abundante pero no llegó a ser la especie estructuralmente más importante. Sin embargo, en parches de vegetación madura en otras áreas de Santa Gertrudis *B. alicastrum* llegó a ser junto con *Manilkara zapota* la primera y segunda especie más importante, respectivamente (datos no publicados). Por otra parte, Gómez-Pompa (1966) registró selvas de lauráceas en la base de la Sierra de Chiconquiaco, donde varias especies de esta familia son importantes por sus elevadas densidades. En las parcelas estudiadas, con excepción de *Nectandra ambigens* en la PI, ninguna de las otras cinco especies de Lauraceae registradas presentó importancia estructural relevante.

En las parcelas de estudio, 32 de las 42 familias presentaron sólo 1 ó 2 especies. Un patrón similar ha sido registrado en otras selvas húmedas de México (Meave del Castillo, 1990; Vázquez-Torres, 1991; Valle, 2000). Los géneros con mayor número de especies no pertenecen siempre a las familias florísticamente más importantes; por ejemplo, aunque *Ficus* y *Psychotria* presentaron cuatro especies en estas parcelas y ambos pertenecen a las familias con mayor número de especies, los géneros *Chamaedorea*, *Eugenia* y *Prunus*, con tres especies cada uno, corresponden a familias florísticamente menos importantes en nuestro sitio. La mayoría de las especies registradas en Santa Gertrudis pertenecen a un solo género; sin embargo, los que hacen la excepción fueron, *Chamaedorea*, *Croton*, *Eugenia*, *Ficus*, *Iresine*, *Nectandra*, *Persea*, *Picramnia*, *Piper*, *Prunus* y *Psychotria*. El género *Psychotria* es uno de los que también presenta mayor número de especies en las selvas húmedas de Los Tuxtlas (Bongers *et al.*, 1988), de Bonampak (Meave del Castillo, 1990), de Yaxchilán (Valle, 2000) y de Chajul (Carrillo, 1999).

Santa Gertrudis presentó un elevado número de especies ($S = 49$) en común con otras selvas localizadas cerca del límite latitudinal boreal. En particular se encontraron 28 especies en común con el bosque tropical siempre verde estudiado por Rzedowski (1963) en San Luis Potosí y Tamaulipas. De ellas destacan 16 especies de importancia estructural en Santa Gertrudis, entre las que sobresalen por su densidad: *A. monoica*, *B. alicastrum*, *B. simaruba*, *D. arboreus*, *Faramea occidentalis*, *P. copal*, *S. saponaria* y *T. alba*.

Con Misantla se registraron 34 especies en común y con excepción de *T. alba*, éstas también coinciden con las listadas por Rzedowski (1963). Con la selva media-

na subperennifolia de Gómez Farías (Valiente-Banuet *et al.*, 1995) hay 23 especies en común, entre las cuales se incluyen las mencionadas para el bosque tropical siempre verde; siendo además comunes con Misantla *Cedrela odorata*, *Cupania dentata*, *Guazuma ulmifolia*, *Piper amalago* y *Trophis racemosa*.

Por otra parte, Gómez-Pompa (1966) y Rzedowski (1963) mencionan que en otras áreas de la planicie del Golfo de México, suelen presentarse bosques relictos de encinos, con *Quercus oleoides* como la especie más abundante llegando a ser dominantes fisonómicos en las faldas de la Sierra de Chiconquiaco. En Santa Gertrudis existen parches de vegetación fisonómicamente dominados casi exclusivamente por *Q. oleoides*, los cuales pueden representar formaciones relicto similares a la registrada en Misantla por Gómez-Pompa (1966) y por Sarukhán (1968) y Sousa (1968) en otras áreas del sureste de Veracruz.

Estructura de la selva. La selva mediana subperennifolia de Santa Gertrudis muestra diferencias en su estructura con las selvas altas perennifolias de México. Meave del Castillo (1990) registró a *Psychotria chiapensis*, *Protium copal*, *Cecropia obtusifolia*, *Manilkara zapota* y *Brosimum alicastrum* como especies con densidades importantes en la selva de Bonampak, Chiapas. En cambio, en la selva alta de Yaxchilán, Chiapas, Valle (2000) cita entre las más importantes a *Chamaedorea tepejilote*, *P. copal*, *B. alicastrum* y *Ceiba pentandra*. De esas siete especies, solamente *P. copal*, *M. zapota* y *B. alicastrum* estuvieron presentes con grados de importancia variables en la estructura de las comunidades de Santa Gertrudis. *Protium copal* se registró en las tres parcelas, *M. zapota* en la P2, y *B. alicastrum* en las parcelas P1 y P2. Con excepción de *M. zapota* en la P2 (Cuadro 1), las otras especies ocuparon una posición estructural poco importante, con posiciones alrededor del No. 15 de sus respectivos valores de importancia. La presencia de especies estructuralmente poco importantes (VIR < 1%) son numéricamente raras y representan una característica general de las selvas tropicales del mundo, ya que un gran número de especies presentan densidades muy bajas y pocas especies densidades altas (Jacobs, 1988; Richards, 1952; Whitmore, 1992).

Por otra parte, los valores de área basal de Santa Gertrudis fueron similares a los valores promedio obtenidos por Meave del Castillo (1990), Bongers *et al.* (1988) y Valiente-Banuet (1984) para Bonampak, Los Tuxtlas y Gómez Farías, respectivamente. En promedio, el área basal en las parcelas de Santa Gertrudis (38.66 m² ha⁻¹) fue muy similar a la de Los Tuxtlas (38.07 m² ha⁻¹), a la de Bonampak (41.83 m² ha⁻¹) y a la de Gómez Farías (40.3 m² ha⁻¹). Sin embargo, de las tres muestras de Santa Gertrudis solo el área basal de la P1 (Cuadro 1) fue mayor que el área basal consignada para las selvas de Bonampak, Los Tuxtlas y Gómez Farías. La variación del área basal en las parcelas de Santa Gertrudis puede ser resultado de disturbios naturales causados por la acción de vientos fuertes que podrían incidir diferencialmente abatiendo la biomasa en pie, en función del grado de exposición de las parcelas a los vientos. En parches de vegetación madura localizados en otras áreas de Santa Gertrudis donde *B. alicastrum* y *M. zapota* son las dos especies

estructuralmente más importantes se obtuvo un área basal de 49.78 m² ha⁻¹ (datos no publicados). La variación en el área basal de las tres parcelas estudiadas sugiere que éstas se encuentran en una fase de regeneración natural con desarrollo intermedio probablemente influenciadas por la incidencia diferencial de vientos fuertes sobre ellas. De acuerdo con Enquist y Niklas (2001), el área basal en muestras de tamaño similar refleja la capacidad potencial de los individuos para llenar el área superficial o espacio disponible.

Los análisis realizados por Enquist y Niklas (2001) con datos de 227 sitios de 0.1 ha pertenecientes a comunidades boscosas tropicales, templadas y secas o estacionales muestran que la biomasa total en pie presenta poca variación con respecto tanto al número de especies, como a la latitud o a la altitud. Además, estos autores encuentran que la poca variación de la biomasa en pie es independiente de la densidad; que la diversidad de especies tampoco tiene efecto significativo sobre la biomasa y que el área basal varía poco con respecto a la latitud (Enquist y Niklas, 2001). Sus resultados indican que la cantidad de biomasa en pie y el área basal en sitios de tamaño similar, independientemente del bosque en estudio, es virtualmente idéntica. Las áreas basales promedio en Santa Gertrudis y en los otros bosques neotropicales estudiados por Meave del Castillo (1990), Bongers *et al.* (1988) y Valiente-Banuet (1984), concuerdan con el patrón observado por Enquist y Niklas (2001) ya que sus valores varían poco entre ellos a pesar de que provienen de datos obtenidos con métodos distintos y de áreas de tamaños variables.

Estructura poblacional de las especies. Con excepción de *B. simaruba*, todas las especies que son estructuralmente importantes ($VIR \geq 1$) en más de una parcela presentaron el patrón de estructura poblacional tipo I. Dentro de este patrón destacaron por sus densidades *P. lindenii* y *A. monoica* en las parcelas P1 y P3, y *T. alba* en las parcelas P2 y P3. Tanto *P. lindenii* como *A. monoica* son especies típicas de vegetación secundaria tardía (*sensu* Pennington y Sarukhán, 1998 y Bongers *et al.*, 1988), de tolerancia a la sombra intermedia y en la selva de Santa Gertrudis características del dosel intermedio y alto, respectivamente. En cambio *T. alba* es una especie intolerante a la sombra que crece preferentemente o casi exclusivamente en claros de luz causados por disturbios en el dosel (*observación personal*). Esto sugiere que en las tres parcelas han ocurrido recientemente disturbios naturales (caída de ramas grandes y muerte de árboles, *observación personal*) dando paso a la formación de aperturas en el dosel, de cuya luz se beneficia la mayoría de las especies, ya que el patrón tipo I también lo mostraron especies típicas de vegetación madura como *N. ambigens* en la P1 y *M. zapota* en la P2.

La presencia de los patrones tipo II y IV en *B. simaruba*, sugiere la existencia de áreas con disturbio que se encuentran en la fase avanzada de llenado de claros. *Bursera simaruba* presentó también el patrón tipo I en la P2, lo que sugiere que aunque la especie se regenera en claros pequeños (probablemente ≤ 100 m²), su rápido crecimiento vertical le permite alcanzar el dosel superior y llegar a la madurez después de que estos claros se han cerrado o bien bajo doseles relativamente

cerrados provenientes de claros que ya han sido colonizados (Dirzo y Sinaca-Colín, 1997).

Estructura vertical de la selva. En virtud de que en promedio, más del 88% de los individuos se localizaron en el sotobosque de las tres parcelas, y de que más del 50% de las especies estructuralmente importantes presentó un patrón de distribución diamétrica tipo I, indicó que la gran mayoría de los individuos son de tamaños pequeños. Además, las 10 especies estructuralmente más importantes (Cuadro 1) representan un mosaico de tolerancias a la sombra; desde especies intolerantes como *T. alba* y *B. simaruba*, pasando por las de tolerancia intermedia como *B. lanceolata*, *D. arboreus*, *L. glaucescens* y *P. lindenii*, hasta las tolerantes como *M. zapota*, *N. ambigens* y *P. costivenia*. Esto sugiere que la selva en Santa Gertrudis ha estado sujeta a un régimen de disturbios naturales cuya frecuencia, intensidad, magnitud y efectos sobre la estructura y composición florística se debe estudiar con detalle.

Por otra parte, entre las especies características del dosel superior y emergentes registradas en las selvas de Los Tuxtlas (Martínez-Ramos, 1980), Bonampak (Meave del Castillo, 1990) y Yaxchilán (Valle, 2000) se encuentran: *Aspidosperma megalocarpon*, *B. alicastrum*, *Ceiba pentandra*, *Cojoba arborea*, *D. arboreus*, *F. glabra*, *M. zapota* y *P. lindenii*, las cuales también estuvieron presentes en el dosel de las tres parcelas en Santa Gertrudis. Sin embargo, a pesar de que *B. simaruba* es una especie típica de todas las selvas subhúmedas de México incluyendo a Santa Gertrudis, no se presentó en el dosel superior de las selvas de Bonampak (Meave del Castillo, 1990) y Yaxchilán (Valle, 2000).

Diversidad de especies. La diversidad de especies arbóreas de Santa Gertrudis comparada con otras selvas neotropicales resultó relativamente baja. Al confrontar los valores del índice de diversidad α de Fisher obtenidos en Santa Gertrudis con el de otras selvas, se observa que efectivamente su diversidad es una de las más bajas (Cuadro 4). Tomando los datos consignados por Bongers *et al.* (1988), para la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, se obtuvieron valores de $\alpha > 35$, aún en áreas menores a 1 ha o con un límite diamétrico mayor (≥ 10 cm). Sin embargo las selvas altas perennifolias de Bonampak y de Yaxchilán en Chiapas, con censos desde 1 y 3.3 cm de dap en adelante, presentaron mayor diversidad que Santa Gertrudis y que Los Tuxtlas (Cuadro 4). En Yaxchilán se obtuvo una densidad arbórea muy similar a la registrada en la P1 de Santa Gertrudis (Cuadro 1), sin embargo, el número de especies en aquella localidad es mayor a la máxima registrada en la P2 de Santa Gertrudis (Cuadro 3). La diversidad de especies de Santa Gertrudis también es baja comparada tanto con la de Los Tuxtlas, como con la de La Selva Costa Rica, la de Barro Colorado Panamá, la de Cuyabeno Ecuador y la de Manaus Brasil (Cuadro 4). Solamente los valores α de Fisher obtenidos para El Verde Luquillo en Puerto Rico y la Cordillera Central en Colombia, son más parecidos a los de Santa Gertrudis. Sin embargo, dichos valores están afectados por el

Cuadro 4. Comparación de la densidad (N), la riqueza (S) y diversidad α de Fisher entre diferentes selvas neotropicales

Localidad	Tamaño (ha)	Límite inferior de dap (cm)	Número de árboles (N)	Número de especies (S)	α de Fisher	Referencia
Sta. Gertrudis, Veracruz, México.	(P1) 1	1	4919	75	12.6	Este trabajo.
	(P2) 1	1	4617	109	20.0	
	(P3) 1	1	3570	78	14.1	
Los Tuxtlas, Veracruz, México.	1	1	3344	185	42.2	Bongers <i>et al.</i> (1988)
	0.5	1	1584	136	35.6	
	1	10	359	88	37.2	
Bonampak, Chiapas, México.	1 (4x0.25)	3.3	1899	160	40.9	Meave del Castillo (1990)
Yaxchilán, Chiapas, México.	1	1	4913	208	43.9	Valle (2000)
La Selva, Costa Rica.	1	10	418	93	37.1	Lieberman <i>et al.</i> (1985)
Barro Colorado, Panamá.	1	1	4615	173	35.5	Leigh (1999)
	1	10	409	91	36.2	
Cuyabeno, Ecuador.	1	10	693	307	211.0	Valencia <i>et al.</i> (1994)
Manaus, Brasil.	1	15	350	179	146.9	Prance <i>et al.</i> (1976)
El Verde, Luquillo, Puerto Rico.	0.72	4	1019	50	11.0	Crow (1980)
Cordillera Central, Colombia.	0.2	10	110	30	13.6	Bernhard-Reversart <i>et al.</i> (1980)

reducido tamaño de las parcelas examinadas (0.7 y 0.2 ha) y por el límite diamétrico inferior seleccionado (dap \geq 4 y 10 cm, respectivamente), los cuales influyen sobre la riqueza de especies (S) y el número total de individuos (N) censados.

Similitud entre las parcelas. De las 50 especies comunes a las tres parcelas solo seis destacaron por su elevada densidad en todas ellas: *Bursera simaruba*, *Dendropanax arboreus*, *Nectandra ambigens*, *Pleuranthodendron lindenii*, *Protium copal* y *Tabernaemontana alba*. Las parcelas que tuvieron la más alta similitud (P1 y P3) fueron también las que menos especies compartieron; en cambio las parcelas de menor similitud (P1 y P2) tuvieron en común un número de especies ligeramente inferior a las parcelas P2 y P3. Las parcelas P2 y P3 se ubicaron en laderas distintas del mismo

cerro, lo que explica en parte, que ambas compartieran el mayor número de especies que otra combinación de pares de parcelas; sin embargo, dichas parcelas mostraron una similitud intermedia. Esta evidencia sugiere que la similitud entre los pares de parcelas analizadas está fuertemente asociada con la riqueza de especies registradas en ellas y en menor medida con el número de especies que se comparan entre ellas.

Las parcelas P1 y P3 se localizaron en laderas protegidas del impacto de vientos fuertes y son además fisonómicamente muy similares. Ambas presentaron baja penetración de luz hasta los estratos inferiores del dosel y baja colonización de hierbas y plántulas heliofilas en el piso de la selva. En cambio P2 se localizó sobre una ladera expuesta a los vientos fuertes donde los disturbios naturales como caída de ramas y árboles fue más frecuente que en P1 y P3.

Conclusiones

Las diferencias consignadas en las tres muestras de vegetación estudiadas están asociadas con su grado distinto de desarrollo. Las diferencias se reflejan en la fisonomía, estructura, composición, y especialmente en las distribuciones diamétricas de las especies estructuralmente más importantes así como en la magnitud del valor de área basal en cada una de ellas. En virtud de que en las parcelas estudiadas, no se tengan registros de un uso y manejo en los últimos 100 años, sugiere que su composición, fisonomía y estructura pueden ser producto de la acción de disturbios naturales y en particular de la acción de los vientos fuertes, lo que a su vez sugiere que las muestras estudiadas se encuentran en una fase de regeneración natural con un grado de desarrollo intermedio.

El valor del área basal y el número de individuos de las especies estructuralmente más importantes, mostró una relación inversa entre el tamaño de los individuos y su abundancia. Dicha relación es uno de los patrones más prevalentemente observada tanto en comunidades de plantas como de animales. La gran mayoría de las especies registradas en las tres parcelas mostraron un patrón de estructura poblacional asimétricamente sesgadas hacia los diámetros más pequeños, de alturas inferiores a los 10 m, con áreas basales específicas también reducidas, y numéricamente abundantes. Este patrón fue especialmente consistente en la parcela P2, la cual resultó con la mayor riqueza y diversidad de especies, intermedia en número de individuos e inferior en área basal con respecto a las otras dos.

La similitud entre los pares de parcelas estuvo fuertemente asociada con la riqueza de especies que las parcelas contienen y no sólo con las especies que compartieron.

Santa Gertrudis comparada con otras selvas neotropicales es mucho menor tanto en riqueza como en diversidad de especies. Su relativamente baja riqueza y diversidad de especies se explica parcialmente como consecuencia de que se loca-

liza cerca del límite latitudinal norte de distribución de las selvas húmedas neotropicales.

Agradecimientos. Este proyecto fue financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) contrato 0443P-N otorgado a Lauro López Mata. Otorgó apoyos adicionales, el Instituto de Recursos Naturales del Colegio de Postgraduados. La primera autora agradece a CONACYT por otorgarle una beca crédito para realizar sus estudios de maestría en ciencias. Agradecemos a los propietarios de Santa Gertrudis, la familia Hernández Ochoa y particularmente al Ing. Bernardo Vega Hernández, su hospitalidad y facilidades otorgadas para la realización de este trabajo. La asistencia en campo de Dolores Mújica y Segundo Sarate Cortés es altamente apreciada. Estamos en deuda con Ismael Calzada y Francisco Ramos Marchena del Herbario Nacional en la UNAM por su ayuda en la determinación de gran parte de las especies colectadas. Al Dr. José Luis Villaseñor Ríos le agradecemos la determinación de una especie de la familia Compositae, y a Tomás Carmona su ayuda en el censo de una de las parcelas.

Literatura citada

- BERNHARD-REVERSAT, F.C., C. HUTTEL Y G. LEMÉE. 1980. Estructura y funcionamiento de los ecosistemas del bosque pluvial siempre verde de Costa de Marfil. *In: UNESCO. Ecosistemas de los bosques tropicales*. UNESCO, París, CIFCA, Madrid, pp. 631-651.
- BONGERS F., J. POPMA, J. MEAVE DEL CASTILLO Y J. CARABIAS. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. *Vegetatio* 74: 55-80.
- BROKAW, N.V.L. 1985. treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. *In: S.T.A. Pickett y P.S. White (eds.) The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic, New York, pp.53-69.
- BRUMMITT, R.K. Y C.E. POWELL (eds.). 1992. *Authors of plant names*. Royal Botanic Gardens, Kew. 732 p.
- CARRILLO, F.A. 1999. *Caída de árboles, ambiente lumínico y diversidad de especies arbóreas en una selva tropical húmeda*. Tesis de maestría Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 109 p.
- COLWELL, R.K. 2000. *EstimateS V6.01b1. Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- CONNELL, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1309.
- CONNELL, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive in some marine animals and in rain forest trees. *In: P.J. den Boer y G.R. Gradwell (eds.) Dynamics of populations*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands, pp 298-313.
- CROW, T.R. 1980. A rainforest chronicle: a 30-year record of change in structure and composition at El Verde, Puerto Rico. *Biotropica* 12: 42-55.
- DIARIO OFICIAL DE LA FEDERACIÓN. 1982. Decreto por el que se establece la Zona de Protección Forestal y Fáunica en la región conocida como Santa Gertrudis, que se localiza dentro de una superficie de 925 ha, de propiedad particular en el Municipio de Vega de Alatorre, Veracruz. Estados Unidos Mexicanos, Presidencia de la República, México, D.F., lunes 16 de agosto de 1982, pp. 73-74.

- DIRZO, R. Y S. SINACA-COLÍN. 1997. *Bursera simaruba* (mulato, palo mulato). In: E. González-Soriano, R. Dirzo y C.R. Vogt (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Instituto de Biología e Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F., pp. 101-102.
- ENQUIST, B.J. Y K.J. NIKLAS. 2001. Invariant scaling relations across tree-dominated communities. *Nature* 410: 655-660.
- FISHER, R.A., A.S. CORBET Y C.B. WILLIAMS. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology* 12: 42-58.
- GÓMEZ-POMPA, A. 1966. *Estudios botánicos en la región de Mianztlá, Veracruz*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México, D.F. 173 p.
- HAYEK, C.L.A. Y M. BUZAS. 1997. *Surveying natural populations*. Columbia University Press, New York. 563 p.
- HUBBELL, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- JACOBS, M. 1988. *The tropical rain forest: A first encounter*. Springer-Verlag, Berlin. 295 p.
- JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
- LEIGH, G.E. 1999. *Tropical forest ecology. A view from Barro Colorado Island*. Oxford University Press, New York.
- LIEBERMAN, M., D. LIEBERMAN, G.S. HARTSHORN Y R. PERALTA. 1985. Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation. *Journal of Ecology* 73: 505-516.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. 1980. *Aspectos sincológicos del proceso de renovación natural de una selva alta perennifolia*. Tesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 181 p.
- 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 DEL CASTILLO, J. 1990. *Estructura y composición de la selva alta perennifolia de los alrededores de Bonampak*. Colección Científica, serie Arqueología, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, D.F. 147 p.
- MIRANDA, F. Y E. HERNÁNDEZ X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 20-179.
- MUELLER-DOMBOIS, D. Y H. ELLENBERG. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. Wiley, New York. 547 p.
- PENNINGTON, T.D. Y J. SARUKHÁN. 1998. *Árboles tropicales de México*. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica, México, D.F. 521 p.
- PRANCE, G.T., W.A. RODRIGUES Y M.F. DA SILVA. 1976. Inventário florestal de um hectare de mata de terra firme Km 30 da Estrada Manaus-Itacoatiara. *Acta Amazonica* 6: 9-35.
- RICHARDS, P.W. 1952. *The tropical rain forest: An ecological study*. 2a ed. Cambridge University Press, Cambridge. 450 p.
- RICKLEFS, R.E. 1989. Speciation and diversity: Integration of local and regional processes. In: D. Otte y J.A. Endler (eds.). *Speciation and its consequences*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pp. 599-622.
- RICKLEFS, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-171.
- RICKLEFS, R.E. 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity. An hypothesis. *American Naturalist* 111: 376-381.

- RICKLEFS, R.E. Y D. SCHLUTER. 1993. Species diversity: Regional and historical influences. In: R.E. Ricklefs y D. Schluter (eds.). *Species diversity in ecological communities, historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago, pp 350-363.
- RZEDOWSKI, J. 1963. El extremo boreal del bosque tropical siempre verde en Norteamérica continental. *Vegetatio* 11: 173-198.
- SARUKHÁN, J. 1968. *Análisis sinecológico de las selvas de Terminalia amazonia*. Tesis. Escuela Nacional de Agricultura, Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. 300 p.
- SOLOW, R.A. 1993. A simple test for change in community structure. *Journal of Animal Ecology* 62: 191-193.
- SOUZA, M. 1968. Ecología de las leguminosas de los Tuxtlas, Veracruz. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 39: 121-160.
- VALENCIA, R., H. BALSLEW, G. PAZ Y C. MINH. 1994. High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 3: 21-28.
- VALIENTE-BANUET, A. 1984. *Análisis de la vegetación de la región de Gómez Farías, Tamaulipas*. Tesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 86 p.
- VALIENTE-BANUET, A., F. GONZÁLEZ-MEDRANO Y D. PIÑERO DALMAU. 1995. La vegetación selvática de la región de Gómez Farías, Tamaulipas, México. *Acta Botánica Mexicana* 33: 1-36.
- VALLE, J.A. 2000. *Análisis estructural de una hectárea de selva alta perennifolia en el monumento natural Yaxchilán (Chiapas), México*. Tesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 99 p.
- VÁZQUEZ-TORRES, M. 1991. *Flora vascular y diversidad de especies arbóreas del dosel superior (en una muestra de selva alta sobre substrato cástico en la zona de Uxpanapa)*. Textos Universitarios. Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz. 184 p.
- VILLASEÑOR, J.L. 2001. *Catálogo de autores de plantas vasculares de México*, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 40 p.
- WALTER, H. 1977. *Zonas de vegetación y clima, breve exposición desde el punto de vista causal y global*. Omega, Barcelona. 245 p.
- WHITMORE, T.C. 1992. *An introduction to tropical rain forests*. Oxford University Press, New York. 226 p.
- WRIGHT, J. S. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.

Recibido:22.xi.2001

Aceptado:7.x.2002

Apéndice. Lista de especies de árboles con dap \geq 1 cm, registradas en las tres parcelas permanentes de observación (P1, P2, y P3) en Santa Gertrudis, Veracruz (Autoridades según Brummitt y Powell, 1992 y Villaseñor, 2001).

No.	Especie	Nombre común
AMARANTHACEAE		
1.	<i>Iresine herrerae</i> Blake	—
2.	<i>Iresine nigra</i> Uline & Bray	—
ANACARDIACEAE		
3.	<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	Granadillo
4.	<i>Spondias mombin</i> L.	Jobo
5.	<i>Tapirira mexicana</i> Marchand	Bienvenido
ANNONACEAE		
6.	<i>Annona globiflora</i> Schlttdl.	Chirimoya, anona
7.	<i>Desmopsis trunciflora</i> (Schlttdl. & Cham.) G.E. Schatz	—
APOCYNACEAE		
8.	<i>Aspidosperma megalocarpon</i> Müll. Arg.	Volador
9.	<i>Tabernaemontana alba</i> Mill.	Huevos de gato
ARALIACEAE		
10.	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	Cucharo
11.	<i>Oreopanax capitatus</i> (Jacq.) Decne. & Planch.	—
ARECACEAE		
12.	<i>Chamaedorea oblongata</i> Mart.	Tepejilote brillante
13.	<i>Chamaedorea tepejilote</i> Liebm. ex Mart.	Tepejilote
14.	<i>Chamaedorea</i> sp. 1	Camedor
15.	<i>Chamaedorea</i> sp. 2	Camedor angosta
16.	<i>Chamaedorea</i> sp. 3	Tepejilote chapana
ASTERACEAE		
17.	<i>Montanoa tomentosa</i> var. <i>tomentosa</i> Cerv.	Gomilla
BIGNONIACEAE		
18.	<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) DC.	Roble
BOMBACACEAE		
19.	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	Ceiba
BURSERACEAE		
20.	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Chaca
21.	<i>Protium copal</i> (Schlttdl. & Cham.) Engl.	Copal

No.	Especie	Nombre común
CELASTRACEAE		
22.	<i>Wimmeria concolor</i> Schlttdl. & Cham.	Huesillo
EBENACEAE		
23.	<i>Diospyros digyna</i> Jacq.	Zapote prieto
EUPHORBIACEAE		
24.	<i>Acalypha schlehtendaliana</i> Müll. Arg.	Ocotillo
25.	<i>Cnidocolus multilobus</i> (Pax) I.M. Johnst.	Mala mujer
26.	<i>Croton draco</i> Schlttdl.	Sangregado
27.	<i>Croton soliman</i> Cham. & Schlttdl.	Soliman
FABACEAE		
28.	<i>Acacia cornigera</i> (L.) Willd.	Cornezuelo
29.	<i>Albizia purpusii</i> Britton & Rose	Guajillo
30.	<i>Bauhinia mexicana</i> Vogel	Pata de cabra
31.	<i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton & Rose	Frijolillo, Timbre
32.	<i>Inga punctata</i> Willd.	Chalahuite
33.	<i>Lennea melanocarpa</i> (Schlttdl.) Vatke ex Harms	Palo amarillo
34.	<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) de Wit	Guaje blanco
FAGACEAE		
35.	<i>Quercus oleoides</i> Schlttdl. & Cham.	Encino
FLACOURTIACEAE		
36.	<i>Casearia corymbosa</i> Kunth	—
37.	<i>Pleuranthodendron lindenii</i> (Turcz.) Sleumer	Maicillo
LAURACEAE		
38.	<i>Licaria capitata</i> (Schlttdl. & Cham.) Kosterm.	Misanteco
39.	<i>Litsea glaucescens</i> Kunth	Sufricayo
40.	<i>Nectandra ambigens</i> (S.F. Blake) C.K. Allen	Aguacatillo
41.	<i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Nees	Laurelillo
42.	<i>Persea americana</i> Mill.	Aguacate
43.	<i>Persea schiedeana</i> Nees	Chinene
LILIACEAE		
44.	<i>Yucca elephantipes</i> Regel	Yuca
MALPIGHIACEAE		
45.	<i>Bunchosia lanceolata</i> Turcz.	Zapotillo
46.	<i>Malpighia glabra</i> L.	Palo de manzanita
MALVACEAE		
47.	<i>Hampea</i> sp.	Jonote manso
48.	<i>Malva viscus arboreus</i> Cav.	—

No.	Especie	Nombre común
MELIACEAE		
49.	<i>Cedrela odorata</i> L.	Cedro
50.	<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.	Rama tinaja
MONIMIACEAE		
51.	<i>Mollinedia viridiflora</i> Tul.	—
MORACEAE		
52.	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	Ojite
53.	<i>Castilla elastica</i> Sessé	Hule
54.	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	Hormiguillo
55.	<i>Ficus glabra</i> Vell.	Higuera blanca
56.	<i>Ficus</i> sp1	Higuera prieta
57.	<i>Ficus</i> sp2	Higuera
58.	<i>Ficus</i> sp3	Mata palo
59.	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> Donn. Sm.	—
60.	<i>Trophis racemosa</i> (L.) Urb.	Ramoncillo
MYRSINACEAE		
61.	<i>Ardisia escallonioides</i> Schlttdl. & Cham.	Capulín sabana
MYRTACEAE		
62.	<i>Calyptanthes schlechtendaliana</i> O. Berg	Guayabillo
63.	<i>Eugenia capuli</i> (Schlttdl. & Cham.) Hook. & Arn.	Capulín zorrillo
64.	<i>Eugenia colipensis</i> O. Berg	Guindo (a)
65.	<i>Eugenia</i> sp.	—
66.	<i>Pimenta dioica</i> (L.) Merr.	Pimienta
PIPERACEAE		
67.	<i>Piper aduncum</i> L.	Cordoncillo, C. Prieto
68.	<i>Piper amalago</i> L.	Canutillo
POLYGONACEAE		
69.	<i>Coccoloba barbadensis</i> Jacq. Uvero	
ROSACEAE		
70.	<i>Prunus brachybotrya</i> Zucc.	—
71.	<i>Prunus capuli</i> Cav.	Capulín
72.	<i>Prunus lundelliana</i> Standl.	—
RUBIACEAE		
73.	<i>Chiococca alba</i> (L.) Hitchc.	—
74.	<i>Chomelia protracta</i> (Bartl. ex DC.) Standl.	Limoncillo
75.	<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich.	Cafesillo
76.	<i>Hamelia patens</i> Jacq.	Negrillo

No.	Especie	Nombre común
77.	<i>Psychotria chiapensis</i> Standl.	—
78.	<i>Psychotria costivenia</i> Griseb.	Hoja dura
79.	<i>Psychotria limonensis</i> K. Krause.	—
80.	<i>Psychotria micrantha</i> Kunth	Calabacillo
81.	<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.	Crucetillo
82.	<i>Rondeletia heteranthera</i> Brandegee	—
83.	<i>Casimiroa edulis</i> La Llave & Lex.	Zapote blanco
84.	<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) (Sarg.)	—
SAPINDACEAE		
85.	<i>Cupania dentata</i> DC.	Guacamayo
86.	<i>Exothea copalillo</i> (Schltdl.) Radlk.	Frutillo
87.	<i>Sapindus saponaria</i> L.	Chololote
SAPOTACEAE		
88.	<i>Chrysophyllum mexicanum</i> Brandegee ex Standl.	Lecherillo
89.	<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	Chicozapote
SIMAROUBACEAE		
90.	<i>Picramnia andicola</i> Tul.	Capulincillo
91.	<i>Picramnia antidesma</i> Sw.	—
STERCULIACEAE		
92.	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Guácimo (a)
STYRACEAE		
93.	<i>Styrax warscewiczii</i> Perkins	Marangola
SYMPLOCACEAE		
94.	<i>Symplocos coccinea</i> Bonpl.	Garrapatillo
THEACEAE		
95.	<i>Ternstroemia tepezapote</i> Schltdl. & Cham.	Palo colorado
THEOPHRASTACEAE		
96.	<i>Jacquinia aurantiaca</i> W.T. Aiton	Matijuan
THYMELAEACEAE		
97.	<i>Daphnopsis mollis</i> (Cham. & Schltdl.) Standl.	—
TILIACEAE		
98.	<i>Carpodiptera ameliae</i> Lundell	Hojancho
99.	<i>Heliocarpus donnell-smithii</i> Rose	Jonote

No.	Especie	Nombre común
ULMACEAE		
100.	<i>Aphananthe monoica</i> (Hemsl.) Leroy	Alamo
URTICACEAE		
101.	<i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Griseb.	Mal hombre

Existen 30 especies no determinadas, conocidas localmente como: canutillo corrugado, canutillo mono, capulín corona, capulín de mayo, cuaretamo, chacuaco, guaje, guaje prieto, hoja rasposa, mal hombre chino, mata caballos, moral, ocote, palo apestoso, palo blanco, palo de quina, quibrachi, rosa blanca, sufricayo macho, trompillo, uña de gato, zapote y zarzaparrilla; y siete especies no conocidas localmente.