



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

EFFECTO DE BORDE SOBRE LA
COMUNIDAD DE ÁRBOLES EN UNA
SELVA TROPICAL SECA

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

JULIO CÉSAR GALLARDO VÁSQUEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. JULIETA BENÍTEZ MALVIDO

COMITÉ TUTOR: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS
DR. CÉSAR A. DOMÍNGUEZ PÉREZ-TEJADA

MORELIA, MICH.

JUNIO, 2012



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de marzo del 2012, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno **Gallardo Vásquez Julio César** con número de cuenta **510020462** con la tesis titulada: **"Efecto de borde sobre la comunidad de árboles en una selva tropical seca"** bajo la dirección de la Dra. Julieta Benítez Malvido.

Presidente:	Dr. Roberto A. Lindig Cisneros
Vocal:	Dr. Juan Manuel Dupuy Rada
Secretario:	Dr. César A. Domínguez Pérez-Tejada
Suplente:	Dra. Ek del Val de Gortari
Suplente:	Dr. Diego R. Pérez Salicrup

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 29 de mayo del 2012.

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis fue realizada como parte de mi formación académica en el programa de Maestría del Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, al cual agradezco por las facilidades otorgadas y los cursos impartidos. Asimismo agradezco al programa de becas del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por la beca otorgada durante el tiempo que duraron mis estudios.

Al proyecto del Grupo Mex-LTER: Análisis de la vulnerabilidad del socio-ecosistema del Bosque tropical seco al cambio global en la región de Chamela, Jalisco. Proyecto SEP-CONACYT 2009-2012, clave 83441-R, por el apoyo económico para las salidas de campo.

A mi tutora de Maestría, la Dra. Julieta Benítez Malvido, por su apoyo incondicional a lo largo del posgrado, los consejos y su guía durante el desarrollo del proyecto.

A los miembros del comité tutor: Dr. Miguel Martínez Ramos y Dr. César Augusto Domínguez Pérez-Tejada, por sus valiosos comentarios a lo largo del proyecto y de la maestría.

A los investigadores que conformaron el jurado de revisión de tesis: Dra. Ek del Val de Gortari, Dr. Juan Manuel Dupuy Rada, Dr. Roberto Lindig Cisneros y Dr. Diego Pérez Salicrup, gracias por sus comentarios y correcciones, que fueron de gran utilidad para la finalizar la tesis.

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis se la dedico a todos mis amigos, que cerca o lejos, forman parte de mi vida. A todos ustedes agradezco el compartir cada momento y el disfrutar juntos estos tiempos.

A los primeros compañeros que conocí en el laboratorio: Jessy, Braulio, Isela y Ana; los segundos: Sergio y Pamela; las adoptadas pero muy queridas: Mariana y Erika, y la más reciente Ana Paola. Los días han sido muy divertidos y la convivencia fue inmejorable. Extrañaré mi lugar, el pizarrón, las galletas y las pláticas que compartimos.

A todos los compañeros y vecinos, pero sobre todo amigos del cieco y zonas circunvecinas, y a los que no son de allí también: Marina, John, Nuria, Nahú, Pachi, Susana, Aline, Pauloc, Ángela, Rodrigo, Leo, Adrianita, Liz, Jorge, Paz, Edith, Juan Pablo, Elo, Arturo, Pilar, Alicia, Érika, Roberto, Fabi Parra, Lucy, Juan Luis, Mabel, Norman, Gaby, Celeste, Cristina, Dany, Angy, Eugenia, Leonel, Alex, Aldo, Daniel y Fabi.

A los amigos biólogos, ambientólogos, geógrafos, ingenieros, matemáticos, músicos, químicos, lingüistas, comunicólogos; los de Michoacán, Puebla, Guanajuato, Nuevo León, Yucatán, Chiapas, México (DF y alrededores), Morelos, Oaxaca, Tlahui; los botánicos, zoólogos, ecólogos, bioquímicos, los del edificio norte, los del edificio sur, los del CIGA, de la UNAM, de la UMSNH; los mexicanos, las colombianas, peruanas, ecuatorianas, brasileños, sudamericanos; a los que conocí en el Centro cultural el Güero, casa Guanga, La otra casa, el Bosque Cuauhtémoc, las comidas con la viejita, los cursos en México, y en Chamela.

A mi familia, que aún estando lejos, me apoyan siempre: a mi madre y a mi padre, a mi ajtsy Kuay y a mi utsy Marcos, a mis tíos y a mis primos. También a los que, aún estando lejos, estuvieron pendientes de mí y de mis avances, amigos de mayor o menor tiempo: Ari, Mayra, Dennise, Tajëëw, Augusto, Ceci, Jaco y Alex.

A la Estación de Biología Chamela, por las facilidades prestadas durante mis estancias en sus instalaciones, el trabajo de campo se disfruta en tan bello lugar. Agradezco a quienes me apoyaron durante dicho trabajo: Ari, Mayra, Gaby, y Abel Verduzco; así como a Mariana y Luis por su ayuda en los análisis de datos.

Hay que continuar esta vida, hay mucho camino por recorrer. Este tramo lo he caminado con muy buena compañía, muchas gracias a todos.

ÍNDICE

RESUMEN	3
ABSTRACT	4
I. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	5
1.1 EL DESARROLLO DE LOS EFECTOS DE BORDE	6
1.2 EL CONTRASTE ENTRE HÁBITATS ADYACENTES.....	7
1.3 LOS EFECTOS DE BORDE EN HÁBITATS ESTACIONALES	8
1.4 OBJETIVOS E HIPÓTESIS	9
1.5 ÁREA DE ESTUDIO	10
1.5.1 <i>La selva tropical seca de Chamela, Jalisco</i>	10
1.5.2 <i>Selección de bordes</i>	11
II. ABUNDANCIA Y BIOMASA DE LA VEGETACIÓN ARBÓREA Y ARBUSTIVA EN BORDES DE UNA SELVA TROPICAL SECA	13
2.1 INTRODUCCIÓN	13
2.2 MÉTODOS.....	14
2.2.1 <i>Diseño del muestreo</i>	14
2.2.2 <i>Análisis de datos</i>	15
2.3 RESULTADOS.....	17
2.3.1 <i>Densidad de individuos</i>	17
2.3.2 <i>Densidad de tallos</i>	18
2.3.3 <i>Policaulescencia</i>	19
2.3.4 <i>Forma de crecimiento</i>	20
2.3.5 <i>Área basal total</i>	21
2.3.6 <i>Relaciones entre abundancia y área basal</i>	22
2.4 DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	25

III. EFECTOS DE BORDE EN LA DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE ÁRBOLES EN UNA SELVA TROPICAL SECA	30
3.1 INTRODUCCIÓN.....	30
3.2 MÉTODOS.....	31
3.2.1 <i>Diseño de muestreo</i>	31
3.2.2 <i>Análisis de datos</i>	32
3.3 RESULTADOS.....	33
3.3.1 <i>Riqueza de especies y diversidad alfa</i>	33
3.3.2 <i>Diversidad beta</i>	36
3.3.3 <i>Dominancia</i>	38
3.3.4 <i>Especies de estadíos sucesionales tempranos y especies invasoras</i>	40
3.4 DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	41
IV. CONCLUSIONES GENERALES	47
V. LITERATURA CITADA.....	49

RESUMEN

Los bordes que se crean entre hábitats modificados y naturales producen cambios en el hábitat remanente; dichos cambios ocurren en el área adyacente al borde, también llamada Área de Influencia de Borde (AIB). En este estudio se evaluaron los efectos que la existencia de bordes tienen en el AIB de tres hábitats modificados adyacentes a la selva seca de Chamela, Jalisco: borde gradual con vegetación perturbada (VP), borde abrupto con pastizal (P) y borde abrupto con pastizal y ganado vacuno (V). La evaluación se enfocó en la medición de aspectos estructurales y de diversidad y composición de la comunidad arbórea y arbustiva presente en parcelas de cada AIB, y su comparación con parcelas ubicadas en el interior de la selva (SC), agrupando los individuos hallados en dos clases diamétricas: 1-5 cm (A) y >5 cm (B). No se encontraron efectos de borde en la densidad de individuos y de tallos, y el área basal, pero sí efectos para los bordes abruptos P y V en el porcentaje de individuos policaulescentes y de individuos arbustivos, en particular en la clase diamétrica A; mientras que el borde gradual no difirió del interior de la selva en ninguno de los atributos estructurales. En los atributos de riqueza y composición se encontró una menor riqueza total en las AIB y que éstas comparten entre sí una mayor cantidad de especies que con el interior de la selva. Se encontraron pocos efectos de borde de composición de especies en P, mientras que más efectos de borde estuvieron asociados con la presencia de vacas en los bordes VP y V, cuyo porcentaje de especies de estadios sucesionales tardíos fue menor al del interior de la selva. Se concluye que en la selva seca de Chamela los efectos de borde se concentran en los cambios en la composición de las especies del AIB, y muy pocos en la estructura de la vegetación; además, los efectos se incrementan al existir factores de perturbación adicionales como la presencia de ganado vacuno en los bordes.

ABSTRACT

Edges that occur between modified and natural habitat cause changes in their adjacent area, called Area of Edge Influence (AEI). In this study I evaluated the edge effects on the AEI of three modified habitats adjacent to dry forest in Chamela, Jalisco: gradual edge with perturbed vegetation (PV), abrupt edge with pastures (P) and abrupt edge with pastures and cattle (C). The evaluation was focused on the measure of structural, diversity and composition attributes of tree and shrub community present in plots of each AEI, and its comparison with equivalent measures in plots located into forest interior (FI). For analyses, individuals were grouped into two diametric classes: 1-5 cm (A) and > 5 cm (B). I did not find edge effects in structural attributes such as density of individuals and stems, or basal area. I found edge effects for abrupt edges P and C in the percentage of multi-stemmed individuals and shrubs of diametric class A. Gradual edge did not differ from forest interior in any of the evaluated attributes. Regarding richness and composition, total richness was minor in AEI, and these areas share among them a greater number of species that those shared between AEI and forest interior. Few edge effects were found in species composition in P, while there were more edge effects associated with the presence of cattle in edges PV and C, such as a minor percentage of species of late successional stages compared to inner dry forest. I conclude that in the dry forest in Chamela the edge effects concentrate mainly on changes in composition of species of AEI, but to a minor extent on vegetation structure. Besides, edge effects increase when additional perturbation factors occur, such as the presence of cattle in the edges.

I. INTRODUCCIÓN GENERAL

Los bosques y selvas de México experimentan en la actualidad diversos eventos de fragmentación y perturbación por actividades humanas; un proceso que dio inicio varios siglos atrás (Denevan 1992) y que ha transformado desde entonces los ecosistemas. La fragmentación y alteración han creado un paisaje heterogéneo de hábitats naturales y modificados que, en función de la intensidad con la que se ha efectuado dicho cambio, son vistos como matrices de hábitats modificados, con fragmentos aislados de vegetación primaria (Trejo y Dirzo 2000), o como grandes superficies más o menos continuas de vegetación conservada que limitan con zonas de uso humano de menor área (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2009). En ambos casos, el mosaico del paisaje incluye las áreas de contacto entre los hábitats, llamadas límites o bordes, en los que es posible describir propiedades que no se encuentran en los sitios contiguos, pero que inciden directamente en ambos hábitats (Chen *et al.* 1992, Lidicker 1999, Cadenasso y Pickett 2000, Cadenasso *et al.* 2003). En este trabajo se utiliza el concepto de hábitat de una comunidad de organismos, es decir, aquel ambiente físico y químico en el cual existe un complejo de plantas y animales (Mitchell 2005), llamado también tipo de hábitat o asociación (Hall *et al.* 1997)

La existencia de bordes entre un hábitat natural y un hábitat modificado (pastizal inducido, zonas agrícolas o de extracción de recursos, carreteras, zonas urbanas) es un resultado inherente de la fragmentación de los bosques. Si bien es posible identificar bordes o límites entre los ecosistemas naturales, en los que se definen las zonas de transición entre hábitats distintos (Lidicker 1999), los que se crean por actividades humanas son más abruptos, ya que el hábitat que se modifica cambia drásticamente de su estado original (Cadenasso *et al.* 2003, Ries *et al.* 2004, Harper *et al.* 2005).

La creación de un borde genera efectos que se deben a la interacción y flujo de materia y energía entre ambos hábitats (Murcia 1995, Cadenasso y Pickett 2001). Dichos efectos ocurren a diferentes distancias y magnitudes tanto en el hábitat natural como en el modificado, si bien en términos de conservación son de mayor relevancia los que se expresan en los hábitats naturales remanentes (Murcia 1995). La distancia a la que ocurren los efectos de borde define el Área de Influencia de Borde (AIB), que es una franja de amplitud variable que rodea los fragmentos de hábitat natural en el paisaje (Honnay *et al.*

2002, Harper *et al.* 2005) y que difiere de la zona que se encuentra libre de los efectos de borde, llamada interior del fragmento o del bosque continuo (Laurance *et al.* 1998). El Área de Influencia de Borde es la superficie en la que ocurren las modificaciones ambientales, en estructura y composición de las especies, causadas por la existencia de bordes (Harper *et al.* 2005). Desde esta perspectiva, el paisaje donde se evalúan los efectos de borde se compone de tres elementos: el interior, el Área de Influencia de Borde y el hábitat modificado (Cadenasso y Pickett 2000).

En este trabajo se describe el estudio realizado para evaluar los efectos de borde en el Área de Influencia de Borde de una selva tropical seca en Chamela, Jalisco, ubicada en el occidente de México. El estudio evalúa los efectos de la existencia de bordes en la comunidad arbórea de este tipo de ecosistema, y constituye un acercamiento a las consecuencias que la fragmentación y modificación de hábitat pueden ocasionar en los ecosistemas de nuestro país.

1.1 El desarrollo de los efectos de borde

La proximidad de un hábitat contrastante en el cual se ha removido el dosel de la vegetación, ya sea por fragmentación o por perturbación aledaña al bosque continuo, pronto genera un AIB ya que cambian las condiciones ambientales por la intrusión lateral de luz solar y viento (Saunders *et al.* 1991, Murcia 1995, Gascon *et al.* 2000). Los cambios que ocurren se han registrado en forma de gradientes de disponibilidad de luz, temperatura del aire y del suelo, humedad relativa, humedad del suelo y del mantillo, disponibilidad de nutrientes, pH y textura del suelo (Kapos 1989, Williams-Linera 1990a, Matlack 1994, Honu y Gibson 2006).

Sin embargo, aunque aumenta la disponibilidad de recursos como la luz (Gascon *et al.* 2000, Honu y Gibson 2006), otros como la humedad del suelo, se ven disminuidos (Kapos 1989, Williams-Linera 1990a). Estos cambios drásticos son los que inician a su vez la transformación de la estructura y el funcionamiento de las comunidades biológicas, que se ensamblan siguiendo los gradientes microclimáticos (Matlack 1994). De esta manera, ocurren modificaciones tanto en la abundancia y distribución de las especies (Laurance *et*

al. 2006b) como en sus interacciones bióticas (Cadenasso y Picket 2000, Benítez-Malvido y Lemus-Albor 2005).

La magnitud con la que se expresan los efectos de borde varía con el tiempo transcurrido después de su creación, pues mientras los gradientes ambientales se transforman de forma rápida (Harper *et al.* 2005), varios efectos biológicos se manifiestan con posterioridad y permanecen por más tiempo (Williams-Linera 1990a, Matlack 1994). Estos últimos son llamados efectos secundarios o tardíos, para diferenciarlos de los primarios, que se detectan en los bordes de reciente creación (Williams-Linera 1990b, Sizer y Tanner 1999, Harper y Macdonald 2002). Por el contrario, los efectos secundarios se pueden reconocer hasta más de 60 años después de creado el borde (Laurance *et al.* 1997, 2006a, Cadenasso y Picket 2001, Gascon *et al.* 2000).

El estudio de los efectos secundarios en la estructura y composición de las comunidades vegetales del AIB demuestra que se modifican atributos demográficos y estructurales de la comunidad arbórea existentes antes de la creación del borde (Laurance *et al.* 1997a, 1998, Scariot 1999, Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003). Entre otros aspectos, se incrementa la tasa de mortalidad de árboles, aumenta la densidad de tallos, disminuyen el área basal y la biomasa total, aumenta la densidad y riqueza de especies pioneras, invasoras y lianas, y a la par disminuyen en el AIB las especies del interior del bosque (Williams-Linera 1990a, Laurance *et al.* 1997a, 1998, Gascon *et al.* 2000). De esta manera, la estructura y composición de la comunidad arbórea resultante en el AIB difieren tanto del hábitat modificado como del interior del bosque (Tabarelli *et al.* 2008, Laurance *et al.* 2006a).

1.2 El contraste entre hábitats adyacentes

La intensidad de los efectos de borde se ve influenciada no sólo por la edad que tenga el borde, sino también por la estructura de la vegetación de la matriz adyacente (Mesquita *et al.* 1999, Nascimento *et al.* 2006). Al respecto, se ha encontrado que a medida que aumentan los contrastes en altura y densidad de la vegetación entre el hábitat modificado y el hábitat natural, la distancia y la magnitud de los efectos de borde se incrementan

(Didham y Lawton 1999, Ries *et al.* 2004, Harper *et al.* 2005, Nascimento *et al.* 2006, Wuyts *et al.* 2009).

El contraste entre ambos hábitats está en función de la intensidad e historia de uso dado al hábitat modificado, ya que en sitios donde se permite la regeneración de árboles se amortiguan los efectos de borde, y al disminuir la extensión del AIB, se mantiene una mayor superficie del interior como bosque primario (Harper *et al.* 2005). Cuando el hábitat modificado se mantiene como tal, en el AIB pueden generarse distintas respuestas; por ejemplo, en ciertos bordes se crea un muro de vegetación formado por especies arbustivas y trepadoras de rápido crecimiento (Camargo y Kapos 1995) que reducen la penetración de energía y materia y amortiguan los gradientes físicos (Matlack 1994) y los flujos bióticos (Cadenasso y Picket 2001, Honnay *et al.* 2002) al interior del hábitat natural.

Sin embargo, si las condiciones ambientales son muy contrastantes, la regeneración en el AIB no prospera, lo cual resulta en una intensa penetración de los efectos de borde (Gascon *et al.* 2000). De forma adicional, factores de perturbación suplementarios que se internan en el hábitat natural, como el fuego o el viento, pueden incrementar la magnitud de los efectos de borde y aumentar la superficie del AIB (Laurance *et al.* 1998, Gascon *et al.* 2000). Este tipo de perturbaciones, entre las que se incluye el pastoreo en el hábitat natural, alteran la estructura de la vegetación en el AIB y generan una respuesta distinta al hacer que los efectos de borde perduren por más tiempo (Palik y Murphy 1990, Williams-Linera 1990b).

1.3 Los efectos de borde en hábitats estacionales

La evidencia de los efectos nocivos como consecuencia de la creación de bordes proviene en la mayoría de los casos de estudios en bosques tropicales húmedos (Williams-Linera 1990a, Camargo y Kapos 1995, Laurance *et al.* 1998, 2011, Gascon *et al.* 2000, Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003, Tabarelli *et al.* 2008, 2010) y bosques templados (Palik y Murphy 1990, Chen *et al.* 1992, López-Barrera *et al.* 2006, Wuyts *et al.* 2009). Existen también estudios realizados en hábitats estacionales de Norteamérica, en bosques caducifolios templados, que reportan tanto la existencia de efectos de borde (incrementos o disminuciones en las variables examinadas) como la ausencia de estos efectos (Matlack 1994, Cadenasso y Picket 2001, Honu y Gibson 2006).

En los bosques tropicales secos se conoce poco sobre los cambios en la estructura de la vegetación como consecuencia de la fragmentación; y los resultados encontrados en ambientes estacionales de regiones tropicales y subtropicales sugieren que estos ecosistemas responden de forma distinta a la creación de bordes (Santos y Santos 2008, Toledo-Aceves y García-Oliva 2008, Sampaio y Scariot 2011), aunque no están exentos de sus efectos (Lopez de Casenave *et al.* 1995, Nava-Cruz 2006, Daniels *et al.* 2008).

En nuestro país, la fragmentación y creación de bordes en los bosques tropicales secos es generalizada (Trejo y Dirzo 2000), por lo que ocurre también en la selva de la región de Chamela, Jalisco. Las actividades humanas de la zona han creado un paisaje de usos de suelo variados que limitan con la selva (Burgos y Maass 2004, Castillo *et al.* 2009), aunque la superficie deforestada es menor que la de otras áreas cercanas (17% en comparación con 25.8% de la costa de Jalisco; Sánchez-Azofeifa *et al.* 2009). Sin embargo, la selva de Chamela se distingue de los sitios en los cuales se han descrito los efectos de borde en la vegetación, pues posee una elevada heterogeneidad ambiental (Balvanera *et al.* 2002), en composición de especies y en estructura arbórea (Durán *et al.* 2002, Durán *et al.* 2006). La heterogeneidad de suelos, topografía y material parental está asociada al desarrollo de límites internos entre las comunidades vegetales (Harper *et al.* 2005), por lo que puede disminuir la superficie del AIB y los efectos de borde serían más difíciles de detectar.

A pesar de esto, se han encontrado efectos de la fragmentación en el funcionamiento de este ecosistema (por ejemplo, la interrupción de la polinización; Quesada *et al.* 2003), así como evidencia de efectos de borde. Los estudios realizados para evaluar variables abióticas como las microclimáticas (Nava-Cruz 2006) y las de ciclaje de nutrientes (Toledo-Aceves y García-Oliva 2008), demuestran la existencia de un Área de Influencia de Borde que rodea la selva seca de Chamela, en la cual podrían existir cambios en la comunidad vegetal que la diferencien del interior de la selva.

1.4 Objetivos e Hipótesis

El objetivo de este trabajo es evaluar los efectos de borde en la estructura, diversidad y composición de la comunidad arbórea de la selva seca de Chamela, Jalisco. Se plantea que la existencia de un borde entre la selva seca y un hábitat modificado producen efectos de

borde en la selva contigua. Con base en la descripción de los cambios abióticos que delimitan un Área de Influencia de Borde en la selva seca de Chamela (Nava-Cruz 2006, Toledo-Aceves y García-Oliva 2008), se propone que estos cambios abióticos han incidido en la comunidad arbórea, por lo que se espera una mayor abundancia de individuos, menor biomasa total, disminución de la riqueza y la diversidad, y diferencias en la composición de especies presentes en el AIB, en comparación con la comunidad arbórea del interior de la selva.

Por otro lado, también se espera que la manifestación de los efectos en el área de influencia de borde disminuya cuando el contraste con el hábitat modificado sea menor. De esta manera, los efectos de borde disminuirán cuando la selva seca limite con hábitats modificados graduales que con hábitats abruptos.

1.5 Área de estudio

1.5.1 La selva tropical seca de Chamela, Jalisco

El estudio se llevó a cabo en la costa de Jalisco, al suroeste del estado; dentro y en las inmediaciones de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala. La reserva incluye la superficie de la Estación de Biología Chamela, de la Universidad Nacional Autónoma de México, y protege 13,142 hectáreas de varios tipos de vegetación, entre los que destaca la selva seca, también conocida como selva baja caducifolia o bosque tropical caducifolio (Ceballos *et al.* 1999, Durán *et al.* 2002). Ésta y otras selvas secas de México representan la distribución más norteña de este ecosistema en el continente (Trejo y Dirzo 2002, Miles *et al.* 2006).

A nivel mundial, las selvas secas de Latinoamérica son las que experimentan una mayor disminución de la superficie forestada, y de ellas, las de México se ubican entre las más amenazadas por factores como el cambio climático, la fragmentación y el incremento de la densidad poblacional (Miles *et al.* 2006); se calcula que sólo el 27% de la superficie original de selva de México continúa intacto (Trejo y Dirzo 2000), y en Norteamérica el 72% de su superficie ha desaparecido (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010). En la costa de Jalisco, donde se ubica la Reserva, la deforestación es del 28% de la superficie total; sin embargo, la superficie de selva protegida y las zonas aledañas tienen un buen

estado de conservación, ya que en la Reserva la cobertura de selva es mayor al 90% y en los ejidos adyacentes ocupa más del 50% de su superficie (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2009).

La selva tropical seca se caracteriza por su estacionalidad (Murphy y Lugo 1986), asociada a la temporalidad de la precipitación, que en Chamela se concentra entre junio y octubre (García-Oliva *et al.* 2002). La disponibilidad de agua para las plantas determina los periodos de producción de hojas (Bullock y Solis-Magallanes 1990) y la mortalidad, y también afecta la riqueza y la diversidad de árboles de la selva (Segura *et al.* 2003). La riqueza de especies de Chamela es de las mayores entre los bosques secos de México y del mundo, con un valor superior a sus equivalentes cerca del Ecuador o a las de algunas selvas húmedas; contiene también un importante componente de especies de distribución restringida o endémica (Lott *et al.* 1987, Gentry 1988, Durán *et al.* 2002, Trejo y Dirzo 2002).

La selva seca de Chamela se ha descrito estructuralmente como una selva en la que el dosel es dominado por árboles con copas convexas y algunas cactáceas arborescentes, la altura de los árboles varía entre 4 y 15 m, aunque con frecuencia es menor de 10 m, con un sotobosque bien desarrollado no mayor de 5 m (Lott *et al.* 1987, Durán *et al.* 2002). Presenta además una alta densidad de tallos de entre 5 y 10 cm de diámetro a la altura del pecho, pocos árboles con más de dos tallos (policaulescentes) y una baja frecuencia de tallos mayores de 25 cm (Lott *et al.* 1987, Segura *et al.* 2003, Durán *et al.* 2006).

1.5.2 Selección de bordes

Los estudios sobre efectos de borde realizados en la selva seca de Chamela muestran que existe una franja de Área de Influencia de Borde que rodea la selva: Nava-Cruz (2006) evaluó variables microclimáticas en bordes abruptos y determinó que no existen cambios más allá de los 18 m al interior de la selva, en lo que denominó zona de influencia de borde; Toledo-Aceves y García-Oliva (2008) examinaron los efectos de borde en variables de nutrientes del suelo y determinaron que, en las variables en las que encontraron diferencias significativas con el interior de la selva, el Área de Influencia de Borde es menor de 20 m. Tomando como base estos estudios, se delimitó como Área de Influencia de Borde a la franja de 20 m a partir del límite entre la selva y un hábitat modificado.

Se seleccionaron tres hábitats modificados que limitaran con la selva: (1) El borde con vegetación perturbada (VP) es un borde gradual en el que la selva colinda con zonas con un dosel arbóreo, pero que se encuentra sujeto a extracción de ramas o troncos completos e introducción de ganado vacuno; (2) el borde con pastizal (P) es un borde abrupto que no presenta continuidad en el dosel arbóreo con la selva, y en el que la selva limita con superficies de cultivo de pastos forrajeros; y (3) el borde con pastizal y ganado vacuno (V) es un borde abrupto que además de carecer de cubierta arbórea, incluye perturbación adicional ya que el ganado se introduce al interior de la selva.

Los bordes seleccionados se ubicaron de manera sistemática a más de 100 m entre cada uno, procurando que las condiciones del hábitat modificado fueran semejantes entre sí. Mediante consulta a los habitantes de la región, se supo que los bordes fueron creados hace 30 años, como parte de la colonización más reciente de la costa de Jalisco (Castillo *et al.* 2009). No se dispone con certeza la historia de uso de cada predio desde la creación del borde, aunque se conoce que las parcelas de VP han mantenido su cubierta forestal, que da continuidad al dosel arbóreo de la Reserva; y que los bordes de P y V fueron destinados inicialmente al cultivo de maíz, y después han sido utilizados como sitios de cultivo de pastos forrajeros, con periodos de descanso intermitentes. La secuencia de utilización de las superficies de cultivo en estos predios es semejante a la de otras parcelas en la región (Burgos y Maass 2004, Romero-Duque *et al.* 2007).

La comparación de las AIB se efectuó con el interior de la selva (SC), considerada como el área libre de los efectos de borde (*i.e.*, hábitat testigo), situada a más de 100 m de distancia de cualquiera de los hábitats modificados, y ubicada en el interior de la Estación de Biología. La superficie total en la que se ubican las parcelas de los AIB y las del interior de la selva es de 600 ha. Se decidió comparar borde y selva, y no cambios a diferentes distancias del borde, ya que basados en experiencias previas (Benítez-Malvido obs. pers.), para muchas variables (humedad del suelo, estructura de la vegetación, herbivoría, luz, abundancia y diversidad de varios grupos de insectos), no se ha detectado una relación lineal entre la distancia al borde y la variable en cuestión (Murcia 1995, Didham y Lawton 1999), y en ciertos casos las respuestas no cambian con la distancia al borde (Camargo y Kapos 1995, Williams-Linera *et al.* 1998, Toledo-Aceves y García-Oliva 2008).

II. ABUNDANCIA Y BIOMASA DE LA VEGETACIÓN ARBÓREA Y ARBUSTIVA EN BORDES DE UNA SELVA TROPICAL SECA

2.1 Introducción

La modificación de la estructura de la comunidad arbórea es una consecuencia inmediata de la creación de un borde. Los primeros efectos registrados en el Área de Influencia de Borde son el incremento de la mortalidad y del daño biótico a las plantas, las cuales mueren al no resistir las nuevas condiciones ambientales o se ve afectada la integridad de sus ramas y hojas (Kapos 1989, Laurance *et al.* 1998). La muerte de los árboles continúa por un tiempo debido a su exposición a la luz directa y al viento, dañando también a otros al caer (Saunders *et al.* 1991, Chen *et al.* 1992, Laurance *et al.* 1998, Gascon *et al.* 2000, Honu y Gibson 2006).

La remoción de la vegetación nativa y su reemplazo por un hábitat de estructura distinta incrementa los flujos de luz y los gradientes de temperatura entre los hábitats colindantes (Saunders *et al.* 1991). Este incremento es una consecuencia de la disminución de la cobertura del dosel (Honu y Gibson 2006), lo que propicia a su vez la expansión de plántulas, hierbas y arbustos que regeneran en dichos sitios (Saunders *et al.* 1991, Matlack 1994, Sizer y Tanner 1999, Gascon *et al.* 2000). De esta manera, el AIB resultante es de un dosel más bajo, con numerosos arbustos y árboles jóvenes de tallos delgados que no compensan la biomasa perdida por la muerte de árboles de mayor diámetro, de manera que tan sólo en los primeros dos años de creado el borde, la pérdida de biomasa es mayor al 10% (Laurance *et al.* 1997a).

Las respuestas secundarias en el AIB a la creación del borde varían, ya que si la estructura de la vegetación se adelgaza, los efectos de borde se extienden al interior haciendo avanzar la superficie afectada (Gascon *et al.* 2000). En caso contrario, se forma un muro de vegetación con alta proliferación de plantas trepadoras y arbustos de diámetro menor, que sellan el borde y atenúan la entrada lateral de luz, recursos y especies al interior de la selva (Williams-Linera 1990a, Matlack 1994, Cadenasso y Pickett 2001). La estructura de la vegetación en el hábitat modificado también determina ciertos atributos del AIB, como la mortalidad (Mesquita *et al.* 1999) o el reclutamiento (Nascimento *et al.* 2006).

Atributos estructurales como la abundancia y la biomasa son susceptibles de ser evaluados para registrar los efectos de borde en el AIB. Las referencias más comunes sobre estos atributos provienen de selvas tropicales húmedas (Williams-Linera 1990a, Laurance *et al.* 1997a, 2006b, Gascon *et al.* 2000), que difieren de las selvas tropicales secas en ciertas características estructurales de la vegetación como la altura del dosel, la biomasa, el reclutamiento o la mortalidad de los árboles (Murphy y Lugo 1986, Durán *et al.* 2002, Segura *et al.* 2003, Sampaio y Scariot 2011), los cuales resultan determinantes en el desarrollo de los bordes. En este estudio, se evalúan los efectos de borde en la estructura de la vegetación leñosa de la selva tropical seca de Chamela, en bordes adyacentes a hábitats modificados. Se espera que los cambios ambientales en el Área de Influencia de Borde hayan repercutido en la estructura de la vegetación, la cual responde a las limitaciones que el borde crea; de esta manera, las respuestas serían un aumento en la cantidad de individuos de diámetros pequeños y una disminución de los individuos de diámetros grandes, un aumento en la cantidad de arbustos y de individuos con muchos tallos, y una reducción de la biomasa total al disminuir el número de individuos de diámetros grandes. Estos efectos serán mayores en los bordes con hábitats abruptos, en comparación con los bordes graduales.

2.2 Métodos

2.2.1 Diseño del muestreo

Por cada hábitat modificado seleccionado para este estudio (VP, P, V, sección 1.5.2), se eligieron tres sitios con AIB. La selección se hizo de forma sistemática, eligiendo sitios que tuvieran una modificación de hábitat semejante, pero ubicados a una distancia mínima de 100 m de otros del mismo tipo de hábitat o de otro tipo de hábitat modificado; éstos se hallaron al sur de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala. En cada uno de los sitios se estableció una parcela de estudio de 20 x 50 m (0.1 ha) de forma paralela al borde, además de tres parcelas en el interior de la selva (SC, parcelas a más de 100 m entre sí); estas parcelas son consideradas como réplicas en el análisis estadístico (n=3).

En cada parcela se censaron todos los individuos leñosos y arbustivos con un diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 5 cm, y de forma adicional en dos transectos paralelos de 2 m x

25 m por parcela, los individuos con $DAP \geq 1 \text{ cm}$ y $< 5 \text{ cm}$. Se registró el diámetro de todos los tallos y su identidad (especie) conforme al listado florístico de Lott (2002), y en el caso de los individuos no identificados en campo se colectaron muestras de estructuras vegetales y se determinaron mediante comparación con los ejemplares del Herbario de la Estación de Biología Chamela.

Para el análisis de los datos, los registros obtenidos se analizaron de dos maneras, la primera es una clasificación general en dos clases diamétricas correspondientes al tamaño de la parcela: en la categoría A los individuos con DAP de 1 a 5 cm, y en la categoría B los individuos cuyo DAP es de más de 5 cm. Se mantuvo esta división debido a que las evaluaciones de la estructura de la vegetación en la región se han hecho en individuos con más de 5 cm de DAP (Segura *et al.* 2003, Durán *et al.* 2006), y en pocos casos con individuos de menor diámetro (Martínez-Yrizar *et al.* 1992, Romero-Duque *et al.* 2007), los cuales representan a los juveniles y varias especies del sotobosque, que son más susceptibles a los efectos de borde (Williams-Linera 1990a, Chen *et al.* 1992). Una clasificación más detallada se hizo para analizar la densidad de individuos y los cambios que podrían ocurrir tanto en las clases diamétricas muy pequeñas, como en las muy grandes, por ello, con base en la medición del diámetro (d) de los tallos éstos se clasificaron en cinco clases diamétricas: A₁: 1-3 cm, A₂: 3-5 cm, B₁: 5-10 cm, B₂: 10-20 cm, y B₃: > 20 cm, utilizadas en los análisis de densidad y área basal total.

2.2.2 Análisis de datos

Para evaluar las diferencias en la abundancia de las plantas leñosas entre las AIB (VP, P, V) y el interior de la selva (SC), se hizo una evaluación previa mediante un Análisis de Covarianza (ANCOVA) utilizando como variable de respuesta continua la abundancia, como variable independiente continua el DAP y como variable independiente categórica el tipo de borde. Con los datos agrupados por clase diamétrica se calculó la densidad de individuos/0.1 ha y la de tallos/0.1 ha; estos valores se compararon mediante un Análisis de Varianza (ANOVA) de 2 vías (factores: hábitat y clase diamétrica), para determinar las diferencias entre tipo de hábitat, y la interacción entre el tipo de hábitat y la clase diamétrica.

Se calcularon también otros atributos estructurales relacionados con la abundancia como lo son la frecuencia de árboles policaulescentes, y la frecuencia de arbustos y árboles, comparados mediante pruebas de χ^2 ; para ello se obtuvo el número de individuos con más de un tallo, así como el número de individuos pertenecientes a especies arbustivas, independientemente de la cantidad de tallos que tuvieran en las parcelas.

El parámetro utilizado como estimador de la biomasa fue el área basal de los individuos, obtenido a partir del valor del DAP medido en las parcelas, que en la vegetación de Chamela está relacionada directamente con el valor real de la biomasa (Martínez-Yrizar *et al.* 1992). Los datos obtenidos por el cálculo del área basal ($m^2/0.1$ ha) se compararon mediante un Análisis de Varianza de 2 vías (factores: hábitat y clase diamétrica), comparando las diferencias entre tipo de hábitat, y la interacción entre tipo de hábitat y la clase diamétrica. Todos los análisis se hicieron en el software Statistica.

La relación entre la abundancia y el área basal por tipo de hábitat se compararon mediante un análisis ABC (Abundance-Biomass Comparison), una manera gráfica de comparación de curvas de acumulación de abundancia y biomasa que da indicios del estado de perturbación de los hábitats estudiados (Magurran 2004). Para ello se elaboraron las curvas de acumulación de abundancia relativa y las de área basal relativa (en lugar de biomasa) y se determinó como hábitat perturbado cuando las curvas de abundancia fueran mayores que las de área basal (Warwick y Clarke 1994). Si bien esta herramienta ha sido poco utilizada en hábitats terrestres, se ha demostrado que pueden ser analizados con ella (Smith y Rissler 2009). Para este análisis también se calculó el valor del estadístico W, de acuerdo con la fórmula:

$$W = \sum(B_i - A_i) / [50 - (S - 1)]$$

en la que B_i es la biomasa de la especie i , A_i la abundancia de la especie i , y S el número de especies. El valor obtenido oscila entre -1 para hábitats perturbados, y +1 en hábitats no perturbados (Warwick y Clarke 1994, Magurran 2004). El valor de W se calculó para cada parcela, y se comparó mediante un análisis de Kruskal-Wallis debido a que no cumple con los criterios de una distribución normal; adicionalmente se calculó el valor absoluto de W para cada hábitat.

2.3 Resultados

2.3.1 Densidad de individuos

El ANCOVA efectuado para evaluar la abundancia no mostró diferencias significativas entre las AIB ($p>0.1$), aunque sí existieron diferencias significativas debidas al factor DAP ($p<0.01$). La densidad total de individuos/0.1 ha en todas las clases diamétricas fue muy variable al interior de cada hábitat; la densidad promedio (\pm desviación estándar) en SC fue de 535 ± 78 ind/ha; mientras que en las AIB fue de VP: 677 ± 157.8 , P: 599 ± 123 , y V: 857.6 ± 323.9 ind/ha. La mayor cantidad de individuos está concentrada las clases diamétricas A_1 y A_2 , aunque el porcentaje por clase diamétrica muestra patrones distintos entre el interior de la selva y las Áreas de influencia de borde: en SC, el 75% de los individuos se concentra en estas dos clases, mientras que en las AIB el porcentaje es mayor. En todos los hábitats el porcentaje de individuos con DAP mayor de 20 cm no supera el 2.5% del total.

El número promedio de individuos fue menor en SC para las clases diamétricas A_1 y A_2 en comparación con los AIB, y ligeramente mayor en las clases diamétricas restantes (Fig. 1), el AIB-V mostró la tendencia contraria, con una densidad promedio mayor a los otros hábitats en las categorías menores. No obstante, no existieron diferencias significativas entre hábitats ($F=1.869$, $p>0.1$) ni en la interacción entre hábitats por clases diamétricas ($F=1.122$, $p>0.1$).

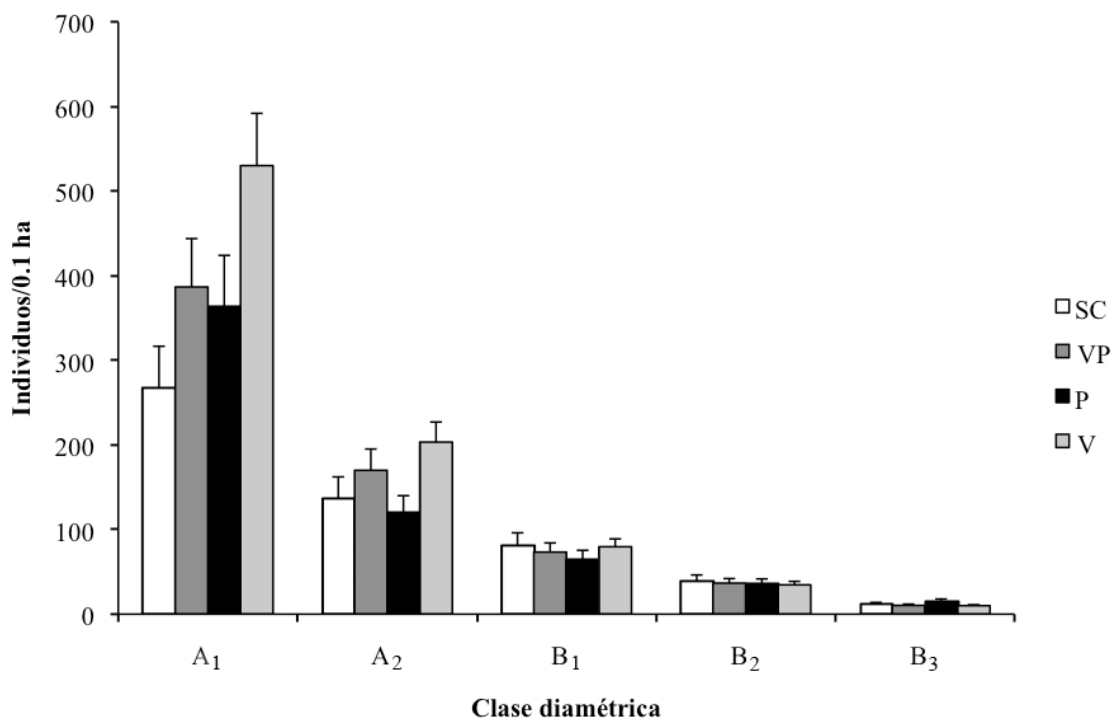


Fig. 1. Densidad promedio (\pm desviación estándar) de individuos arbóreos y arbustivos agrupados por clase diamétrica para cada hábitat, SC: Interior de la selva, VP: Borde con vegetación perturbada, P: Borde con pastizal, V: Borde con pastizal y ganado vacuno. Las clases diamétricas son A₁: 1-3 cm, A₂: 3-5 cm, B₁: 5-10 cm, B₂: 10-20 cm y B₃: mayores de 20 cm.

2.3.2 Densidad de tallos

Tal como se esperaba, el número de tallos en las parcelas estudiadas es mayor al número de individuos, sin embargo, este incremento no duplica el número de individuos tanto en SC como en las AIB; los valores de densidad promedio de tallos/0.1 ha (\pm desviación estándar) por hábitat son SC: 904.6 ± 370.6 , VP: 1000 ± 236.2 , P: 793 ± 107.5 , V: 1176 ± 314.5 .

De forma semejante al número de individuos, se encontró una mayor cantidad de tallos en las clases diamétricas pequeñas, con una marcada diferencia entre la primera y la segunda categoría (A₁: 645 ± 221.4 , A₂: 175 ± 71.4), y una menor cantidad de tallos en las clases diamétricas mayores. El porcentaje de tallos sólo en la clase diamétrica A₁ es superior al del resto de las clases, ya que en SC es de 62%, y en VP, P, V es de 70.6%, 65% y 67.7% respectivamente. Al igual que con el número de individuos, las clases A₁ y A₂ suman

alrededor del 80% de los tallos, las clases B₁ y B₂ el 15% y el porcentaje de tallos mayores de 20 cm de DAP es menor del 1.6%.

Al comparar las AIB y SC por clase diamétrica, el número promedio de tallos fue mayor en V con respecto al resto de los hábitat, y sólo en la clase diamétrica B₃, la densidad promedio hallada fue menor a la de los otros hábitats (Fig. 2). Al igual que con el número de individuos, en el ANOVA no existieron diferencias significativas entre hábitats ($F=1.448, p>0.1$), ni en la interacción entre hábitats y clase diamétrica ($F=0.896, p>0.1$).

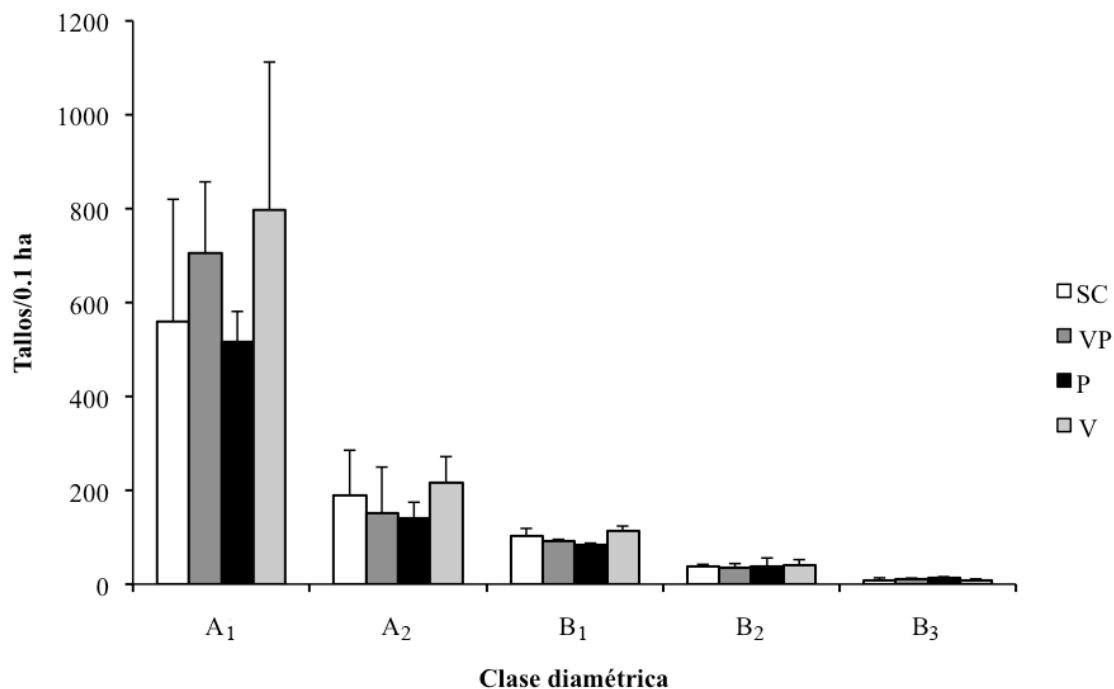


Fig. 2. Densidad promedio (\pm desviación estándar) de tallos agrupados por clase diamétrica para cada hábitat, SC: Interior de la selva, VP: Borde con vegetación perturbada, P: Borde con pastizal, V: Borde con pastizal y ganado vacuno. Las clases diamétricas son A₁: 1-3 cm, A₂: 3-5 cm, B₁: 5-10 cm, B₂: 10-20 cm y B₃: mayores de 20 cm.

2.3.3 Policaulescencia

Para evaluar el porcentaje de individuos con más de un tallo en las parcelas estudiadas, los datos se agruparon en dos clases diamétricas (A y B, sección 2.1.1); el mayor número de tallos encontrados por organismo fue de 8, en V. El porcentaje de individuos con más de un tallo en la clase diamétrica A es mayor al 18% (Fig. 3a), con un máximo en SC (35%); se

encontraron diferencias significativas entre los hábitats ($\chi^2=16.131, p<0.01$), que se deben a un porcentaje igual entre SC y VP, pero significativamente mayor a los valores de P y V. En la clase diamétrica B, el porcentaje de individuos policaulescentes es de alrededor del 15% (Fig. 3b) y no existen diferencias entre los hábitats ($\chi^2=1.478, p>0.1$).

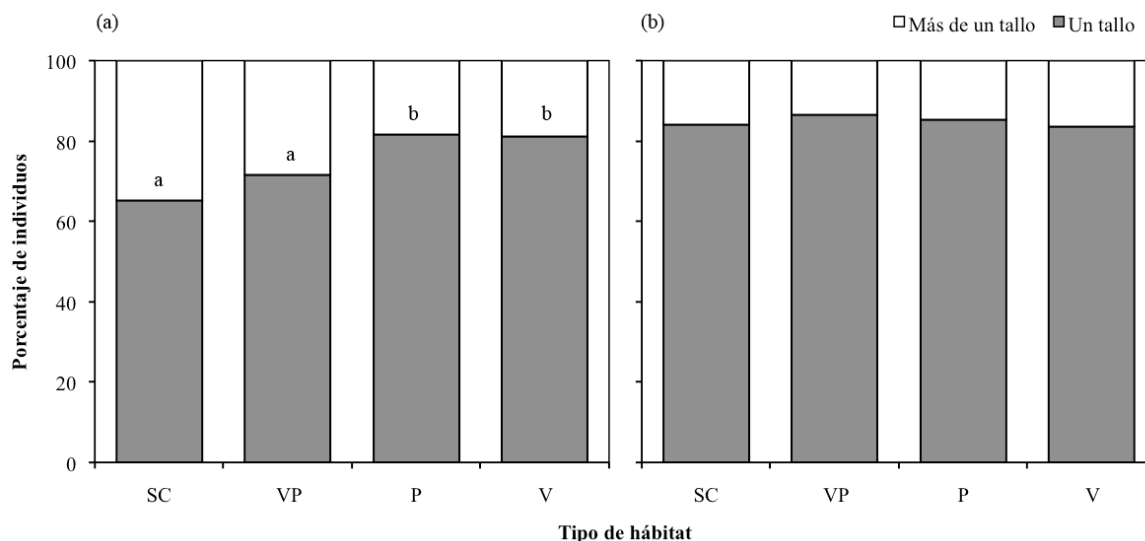


Fig. 3. Porcentaje de individuos por número de tallos para cada hábitat en las clases diamétricas (a) A: 1-5 cm y (b) B: >5 cm. SC: Interior de la selva, VP: Borde con vegetación perturbada, P: Borde con pastizal, V: Borde con pastizal y ganado vacuno. Letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas ($p<0.01$).

2.3.4 Forma de crecimiento

De forma semejante al parámetro anterior, el porcentaje de individuos pertenecientes a especies cuya forma de crecimiento es arbustiva fue comparada en dos clases diamétricas (A y B, sección 2.1.1). En la clase diamétrica A el porcentaje de individuos arbustivos va desde el 30% hasta más de la mitad de los organismos, valor superior al encontrado en la clase diamétrica B, en la que no es mayor de 18% del total (Fig. 4). En ambos casos, los hábitats difirieron en el porcentaje de organismos arbustivos y arbóreos; en la clase diamétrica A, V difiere significativamente del resto de los hábitats ($\chi^2=54.774, p<0.001$), con un porcentaje de individuos arbustivos de 70.8%, y en la clase diamétrica B el porcentaje de arbustos es significativamente mayor sólo en P y V ($\chi^2=88.552, p<0.001$). La aparente discrepancia entre este resultado y el del número de individuos con más de un tallo

(hay más individuos arbustivos en V, pero menos policaulescentes) se debe a que numerosos individuos de especies normalmente arbustivas en la selva, se encontraron en el AIB creciendo con sólo un tallo.

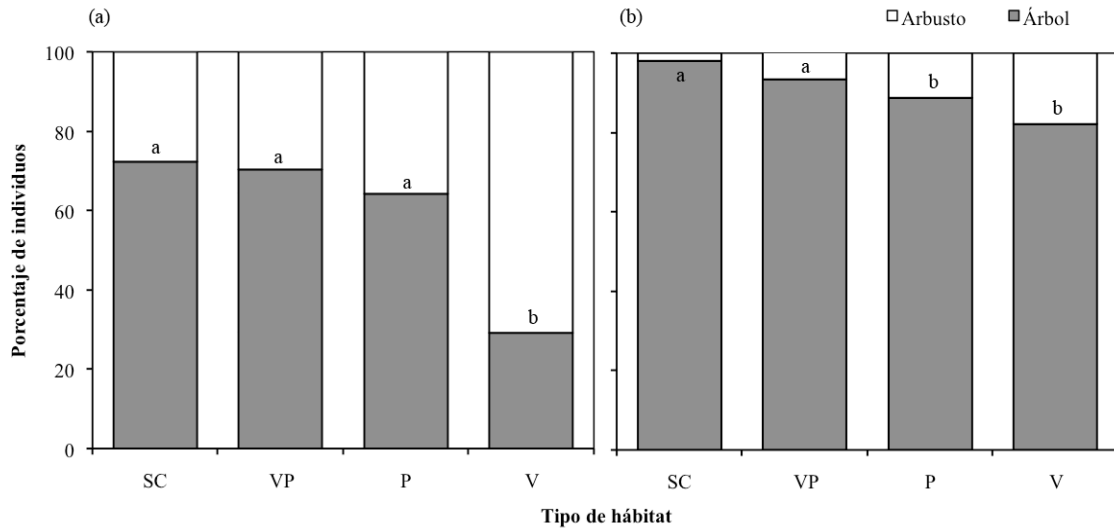


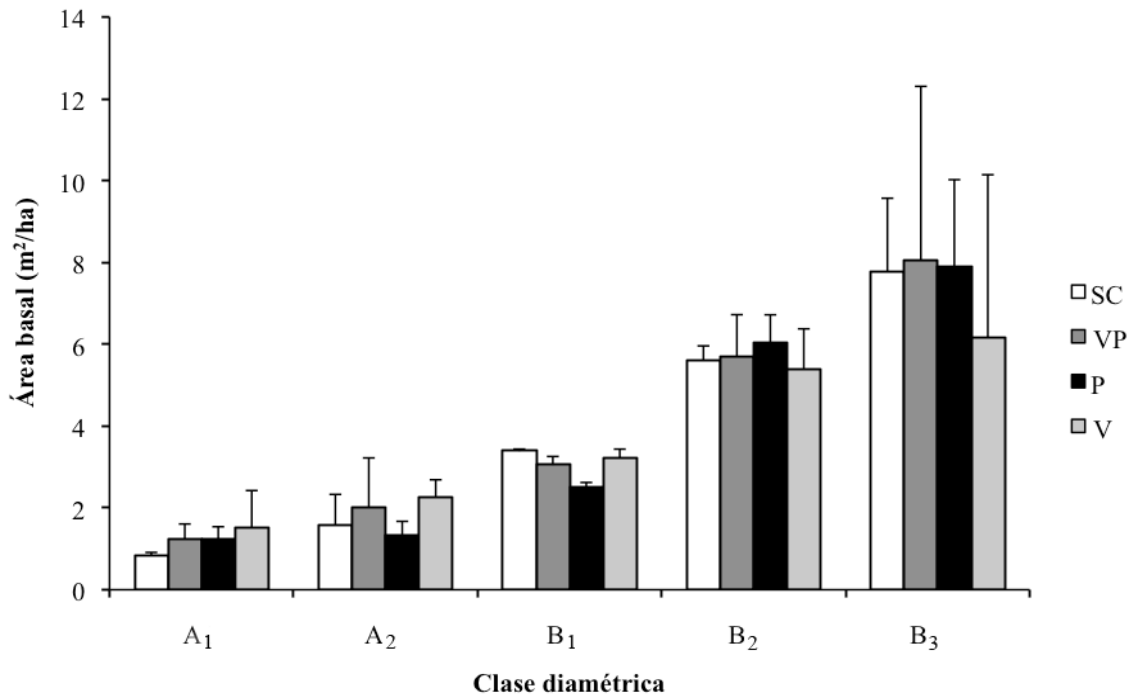
Fig. 4. Porcentaje de formas de crecimiento en individuos de las clases diamétricas (a) A: 1-5 cm y (b) B: >5 cm. SC: Interior de la selva, VP: Borde con vegetación perturbada, P: Borde con pastizal, V: Borde con pastizal y ganado vacuno. Letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas ($p < 0.001$).

2.3.5 Área basal total

El área basal total (m^2/ha) de las parcelas estudiadas fue muy semejante en todos los hábitats, con un valor máximo de $20 m^2/ha$ en VP (SC=19.1, P=19.01, V=18.5). El valor máximo del área basal se encontró en la clase diamétrica B₃ ($7.4 \pm 2.8 m^2/ha$), con una contribución de 40.5%, 40.1%, 41.5% y 33.2% del área basal total para SC, VP, P y V respectivamente. En V, el menor porcentaje de esta clase diamétrica es compensada por un mayor porcentaje de área basal en las clases A₁ (8.1%) y A₂ (12.2%). En SC, VP y P el porcentaje de la clase diamétrica A₁ es menor al 6.5% y menor al 10% en A₂. El porcentaje de individuos pertenecientes a las categorías B₁ y B₂ es semejante entre SC y las AIB.

Al evaluar el tipo de hábitat por clase diamétrica, V fue mayor al resto de los hábitats en las clases diamétricas A₁ y A₂, pero menor a los otros hábitats en las clases diamétricas B₂ y B₃. En contraste, SC tuvo la menor área basal promedio en las primeras clases, y fue

semejante a las otras AIB en clases diamétricas mayores (Fig. 3). Sin embargo, el Análisis de Varianza no mostró diferencias significativas entre los hábitats para ninguna de las clases evaluadas ($F=0.368, p>0.1$), ni entre hábitats en general ($F=0.098, p>0.1$)



Fig

5. Área basal total por unidad de área (\pm desviación estándar) agrupada en clases diamétricas para cada hábitat, SC: Interior de la selva, VP: Borde con vegetación perturbada, P: Borde con pastizal, V: Borde con pastizal y ganado vacuno. Las clases diamétricas son A₁: 1-3 cm, A₂: 3-5 cm, B₁: 5-10 cm, B₂: 10-20 cm y B₃: mayores de 20 cm.

2.3.6 Relaciones entre abundancia y área basal

La comparación de las curvas de abundancia y área basal en la clase diamétrica A muestra que la curva del área basal siempre es superior a la abundancia en SC, y en VP es propia de hábitats con perturbación moderada; en contraste en las curvas de P y V la abundancia relativa está por encima de la de área basal en más del 70% del valor acumulado (Fig. 6). El análisis de Kruskal-Wallis del valor de W por parcelas indica que no existen diferencias significativas entre SC y las AIB, en ninguna de las clases diamétricas ($p>0.1$). El valor absoluto de W es menor en las AIB que en el interior de la selva, con un valor negativo en P y cercano a cero en V.

En las curvas de la clase diamétrica B, el área basal relativa siempre fue superior a la abundancia relativa en todos los hábitats (Fig. 6). Al igual que con la categoría anterior, el análisis de Kruskal-Wallis del valor de W no mostró diferencias significativas entre los hábitats ($p > 0.1$), y los valores absolutos de W siempre fueron positivos, si bien los menores se hallaron en P y V.

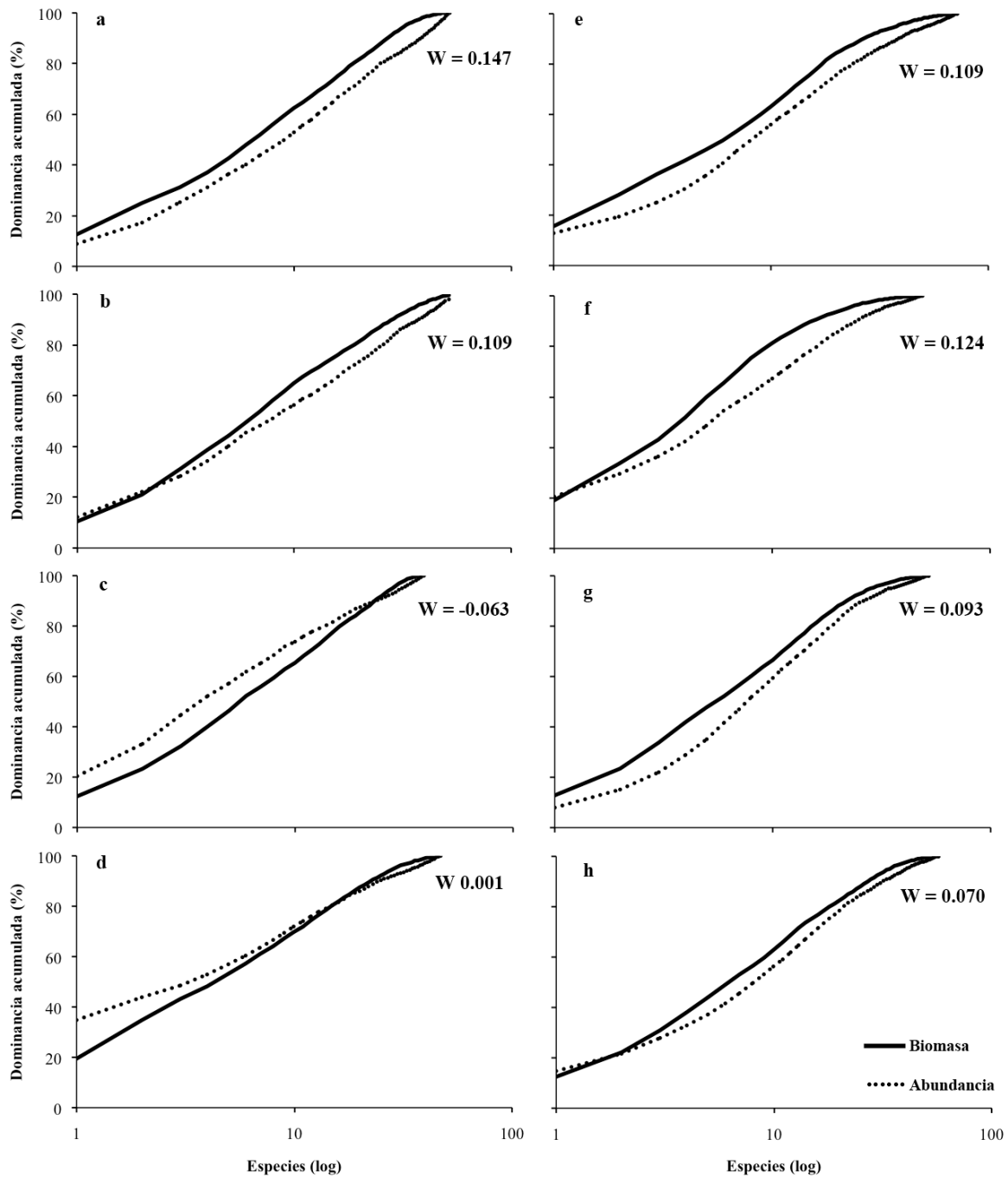


Fig. 6. Curvas ABC para cada hábitat evaluado en las clases diamétricas A (a, b, c, d) y B (e, f, g, h), para los hábitats SC (a, e), VP (b, f), P (c, g) y V (d, h). La línea continua representa el área basal relativa y la línea punteada la abundancia relativa. Se muestra el valor absoluto del estadístico W por hábitat estudiado.

2.4 Discusión y Conclusiones

Las respuestas a la existencia de bordes encontradas en este estudio varían en función de la variable analizada. No se hallaron efectos de borde significativos en la densidad de individuos, densidad de tallos y el área basal total, pero sí en la cantidad de individuos policaulescentes y de arbustos en las AIB. La ausencia de efectos de borde (respuestas neutras, de acuerdo con Ries *et al.* 2004) se debe a que no existen diferencias discernibles entre el área de influencia de borde y el interior de la selva. En este estudio, a pesar que los mayores valores de densidad y los menores de área basal fueron encontrados en las AIB, los valores de estos atributos se ubican en el intervalo descrito para el interior de la selva seca de Chamela (Lott *et al.* 1987, Martínez-Yrizar *et al.* 1992, Balvanera *et al.* 2002, Segura *et al.* 2003, Durán *et al.* 2006).

El porcentaje de individuos con más de un tallo en las AIB también se asemeja a lo descrito en la región para los individuos de más de 5 cm de DAP, con valores entre 15 y 25% del total (Lott *et al.* 1987, Segura *et al.* 2003). Sin embargo, es en la categoría de individuos de menos de 5 cm de DAP donde hay efectos de borde, ya que el porcentaje de individuos con más de un tallo es menor en los bordes abruptos. Aunque no existen datos previos sobre la proporción que representa esta clase diamétrica en el interior de la selva, Lott *et al.* (1987) afirman que en el sotobosque de la selva existen muchos individuos con tallos menores de 2.5 cm, y se sabe que de forma natural en las selvas secas las perturbaciones naturales por el periodo de sequía favorecen la dominancia de individuos con muchos tallos (Dunphy *et al.* 2000). Una mayor cantidad de individuos con un solo tallo en los bordes abruptos P y B podría ser una respuesta dependiente de la composición de especies establecidas en los bordes. El efecto encontrado es contrario a lo reportado en los bordes de otros ecosistemas, en los que el número de tallos delgados se incrementa (López de Casenave *et al.* 1995, Gascon *et al.* 2000).

El segundo efecto de borde encontrado es el incremento en la cantidad de arbustos en bordes abruptos. Si bien existe un mayor porcentaje de arbustos en la clase diamétrica A comparado con la clase diamétrica mayor, lo cual es característico del sotobosque de la selva seca de Chamela (Lott *et al.* 1987, Martínez-Yrizar *et al.* 1992), el porcentaje de arbustos en el borde con ganado vacuno se incrementa aún más que lo encontrado en

hábitats conservados. Este incremento está asociado con la presencia del ganado, que en las selvas secas modifica la composición de especies al reducir el número de especies arbóreas que consume, especialmente las de diámetros pequeños (Stern *et al.* 2002).

La semejanza de la estructura de la vegetación en las AIB con áreas con un alto nivel de perturbación es pequeña de acuerdo con el análisis ABC. De hecho, los valores de densidad y área basal encontrados en este estudio difieren de los de sitios donde se ha desarrollado vegetación secundaria después de una perturbación antrópica (Romero-Duque *et al.* 2007). No obstante, en los bordes abruptos examinados, las curvas de acumulación del análisis ABC y el valor absoluto del estadístico W son propios de hábitats perturbados, pero sólo para los individuos con DAP menor a 5 cm. Esto quiere decir que en esta clase diamétrica hay numerosos individuos con poca área basal que dominan, mientras que los individuos con mayor área basal son escasos. No se han realizado análisis con esta herramienta en las áreas sujetas a efectos de borde, pero sí se ha descrito que el AIB asemeja superficies modificadas o bosques secundarios, en las que existen una mayor proporción de individuos con tallos delgados (López de Casenave *et al.* 1995, Laurance *et al.* 2006b). Comparadas con las selvas húmedas, las selvas secas se caracterizan por una menor acumulación de biomasa, debido al corto periodo de crecimiento durante la temporada de lluvias (Murphy y Lugo, 1986), pero en los bordes abruptos esta acumulación parece ser menor. Dado que el análisis ABC evalúa la contribución de cada especie a la abundancia y área basal totales, los efectos descritos dependerán del ensamble de especies que se establecen en el borde (Laurance *et al.* 2006b).

Los resultados de este estudio muestran que las respuestas a la existencia de bordes difieren entre las clases diamétricas estudiadas, con efectos de borde en las plantas de diámetro pequeño. La abundancia y biomasa de los organismos de menos de 5 cm de DAP han sido poco estudiadas en la selva seca, pero son cruciales para mantener la estructura de la selva ya que en áreas de vegetación secundaria determinan la recuperación del bosque primario (Romero-Duque *et al.* 2007). Esta característica no es exclusiva de la selva seca de Chamela, sino que ha sido descrita para bosques tropicales secos (López de Casenave *et al.* 1995), selvas húmedas (Williams-Linera 1990a, Williams-Linera *et al.* 1998) y bosques templados (Chen *et al.* 1992, Matlack 1994, Harper y Macdonald 2002). En éste, como en

los estudios citados, los efectos de borde no se detectan de forma general en los atributos estudiados, pero sí en las especies de menos de 5 cm de DAP.

Los efectos de borde encontrados indican que las AIB de los bordes abruptos difieren del interior de la selva en mayor grado que el AIB del borde gradual, el cual no manifestó diferencias significativas con el interior. Estos resultados son acordes con la idea que, en la selva seca, la existencia de un hábitat modificado de estructura vegetal semejante al interior disminuye la intensidad de ciertos efectos de borde, con lo que se asegura el crecimiento normal de las plantas debido a un equilibrio entre la exposición al borde y una adecuada regeneración en el AIB (López-Barrera *et al.* 2006, Gascon *et al.* 2000). Las diferencias más contrastantes en los bordes abruptos se encontraron en el AIB sujeto a perturbación por ganado vacuno. Sin embargo, se esperaban mayores efectos de borde en los individuos de más de 5 cm de DAP de esta AIB, ya que se ha reportado que la presencia de ganado en otros sistemas con bordes incrementa la mortalidad de árboles en el AIB adyacente, modificando drásticamente la estructura de la vegetación (Mesquita *et al.* 1999, Nascimento *et al.* 2006).

La ausencia de efectos de borde en ciertas variables se ha descrito ya en la zona de estudio: las investigaciones desarrolladas por Nava-Cruz (2006) y Toledo-Aceves y García-Oliva (2008), a pesar de encontrar cambios abióticos claves para la vegetación en el AIB (índice de velocidad de infiltración del suelo, masa de mantillo, radiación fotosintéticamente activa, concentración de fósforo en el suelo), no encontraron diferencias en otras variables (humedad del suelo, concentración de nitrógeno y carbono en el suelo, pH). En bosques secos tropicales y subtropicales del continente, no se han encontrado diferencias en los atributos estructurales de la vegetación entre el AIB y el interior del bosque; por ejemplo, en hábitats estacionales de Brasil y Argentina, no se han encontrado diferencias en el número de tallos y área basal junto al borde (Santos y Santos 2008, Sampaio y Scariot 2011, López de Casenave *et al.* 1995). Resultados semejantes se reportan incluso en zonas tropicales húmedas, en las que no hay efectos de borde en la biomasa, cobertura, densidad y área basal de la vegetación adyacente a bordes (Williams-Linera 1990a, Phillips *et al.* 2006).

Se ha postulado que la ausencia de efectos de borde se registra cuando las propiedades del AIB no difieren significativamente de lo que existe en el paisaje regional (Harper *et al.* 2005), y no existen diferencias en la disponibilidad de recursos entre el AIB y el hábitat modificado (Ries *et al.* 2004). Esto último parece ocurrir en la selva seca de Chamela, en la que la ausencia de efectos de borde en la mayoría de las variables analizadas podría deberse, como ocurre en otros hábitats estacionales, a que los efectos resultan minimizados por las condiciones climáticas imperantes de la región (Santos y Santos 2008, Sampaio y Scariot 2011). La creación de bordes ocasiona cambios en la disponibilidad de recursos, y varios de ellos se incrementan, pero el desarrollo de la vegetación en el borde siempre estará sujeto al recurso limitante (Santos y Santos 2008). En Chamela este recurso es el agua, cuya disponibilidad determina y ejerce influencia en la variación fenológica de los individuos arbóreos (Bullock y Solís-Magallanes 1990), la mortalidad de los árboles, la densidad de tallos (Segura *et al.* 2003) e incluso la sucesión ecológica (Maza-Villalobos *et al.* 2011).

Nava-Cruz (2006) encontró que la humedad del suelo en Chamela no se ve afectada por la creación de bordes, pero sí por la estación del año (seca o húmeda), y que los valores en el borde están dentro del intervalo de condiciones de estrés durante la época seca del año. Las condiciones ambientales durante la época seca podrían resultar más drásticas para la vegetación que la creación de bordes, de manera que los efectos de borde resultarían insignificantes comparados con el estrés anual al que está sujeta la vegetación de Chamela. De esta forma, las plantas de la región estarían preparadas para las condiciones adversas que representan los bordes, pues son condiciones climáticas semejantes (Kapos 1989, Saunders *et al.* 1991). Además, se ha descrito que la vegetación de Chamela recupera rápidamente sus atributos estructurales (densidad y biomasa) en superficies que han sido convertidas a cultivos o pastizales (Chazdon *et al.* 2007, Maza-Villalobos *et al.* 2011, Álvarez-Añorve *et al.* 2012), por lo que la recuperación después de la creación de bordes sería pronta.

En este estudio se encontró que la estructura de la vegetación arbórea de la selva seca de Chamela exhibe una tolerancia a la existencia de bordes; sin embargo, esta afirmación debe tomarse con cautela ya que no deben ignorarse los efectos de borde encontrados en el

porcentaje de individuos policaulescentes y arbustivos, y por otro lado, la ausencia de efectos de borde en las variables estudiadas puede ocultar otros cambios, como los de composición florística o los funcionales (Murcia 1995, Álvarez-Añorve *et al.* 2012), cuya modificación en las Áreas de Influencia de Borde afectarían la integridad del ecosistema.

III. EFECTOS DE BORDE EN LA DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE ÁRBOLES EN UNA SELVA TROPICAL SECA

3.1 Introducción

La fragmentación de los bosques ha transformado los ecosistemas templados y tropicales de México. A medida que aumenta la deforestación, los hábitats naturales quedan limitados por hábitats modificados que difieren en estructura y composición de especies (Williams-Linera *et al.* 1998, Trejo y Dirzo 2000). El límite o borde entre ambos hábitats genera cambios en el ecosistema natural, lo que delimita el Área de Influencia de Borde (AIB), con propiedades distintas al interior del hábitat natural, y cuya superficie aumenta a medida que se fragmenta el paisaje (Camargo y Kapos 1995, Laurance *et al.* 1998, Cadenasso *et al.* 2003).

Estos cambios son de naturaleza diversa, si bien inician como modificaciones en las condiciones microclimáticas (Kapos 1989, Williams-Linera 1990a, Matlack 1994), posteriormente ejercen cambios en la estructura de la vegetación, y al mismo tiempo, modifican la composición de las especies vegetales del hábitat natural (Harper y Macdonald 2002, Honu y Gibson 2006, Tabarelli *et al.* 2008, 2011). La modificación de la composición de especies en el AIB es uno de los efectos de borde más persistentes, pues se ha detectado aún en bordes de más de 15 años (Laurance *et al.* 2006a, 2011). Ésta es una variable que cambia no sólo con la edad del borde, sino también con el contraste (Nascimento *et al.* 2006,) y la perturbación en el hábitat modificado (Palik y Murphy 1990, Honu y Gibson 2006).

En ciertos casos se han descrito incrementos en riqueza y diversidad de especies (Benítez-Malvido y Lemus-Albor 2005, Harper *et al.* 2005, Gonzalez *et al.* 2010) por una mayor cantidad de recursos para las plantas en el borde; pero las modificaciones frecuentemente documentadas se refieren al cambio en la composición de las especies, ya que el borde es punto de entrada para especies exóticas e invasoras (Cadenasso y Picket 2001), y el aumento de luz propicia el establecimiento de especies pioneras de rápido crecimiento (heliófilas), al tiempo que disminuyen las especies propias de estadios sucesionales tardíos y tolerantes a la sombra (umbrófilas) (Williams-Linera 1990b, Saunders *et al.*, 1991, Chen

et al. 1992, Sizer y Tanner 1999, Tabarelli *et al.* 1999, 2008, 2010, Gascon *et al.* 2000, Honnay *et al.* 2002, López de Casenave *et al.* 2005, Laurance *et al.* 2006a, 2006b). Sin embargo, este tipo de respuestas no sucede de igual manera en todos los hábitats (Williams-Linera 1990, Matlack 1994, Harper y Macdonald 2002, Phillips *et al.* 2006) y, en sistemas sujetos a estrés o a perturbaciones ambientales naturales, las modificaciones en la composición de especies están ausentes (Santos y Santos 2008, Sampaio y Scariot 2011).

Las selvas secas de México son ecosistemas sujetos a un estrés natural anual derivado de la limitación en la disponibilidad de agua durante el periodo de sequía (Murphy y Lugo 1986, Segura *et al.* 2003). A pesar de ello, la selva seca de Chamela es un ecosistema muy diverso, con una riqueza de especies elevada y con un importante componente endémico (Lott *et al.* 1987, Trejo y Dirzo 2002, Durán *et al.* 2006), atributos a los cuales contribuye su heterogeneidad ambiental (Balvanera *et al.* 2002). El estudio de los efectos de borde en hábitats de esta naturaleza son escasos (Nava-Cruz 2006, Toledo-Aceves y García-Oliva 2008), ya que muchos se han hecho en zonas tropicales y templadas con mayor disponibilidad de agua para las plantas. Con este trabajo, se pretende determinar cuáles son los efectos de borde en la diversidad y composición de especies arbóreas en la selva seca de Chamela. Se propone que, de acuerdo con la secuencia de efectos de borde, los cambios en diversidad y composición serán detectables en las AIB en forma de una disminución en la riqueza de especies al desaparecer aquellas que no resisten la perturbación, un aumento en la dominancia de las especies resistentes a la perturbación, así como una mayor cantidad de especies de sucesión secundaria e invasoras. Esto llevaría a que las AIB sean más similares entre sí que con el interior de la selva. Se espera además, que a medida que contraste entre el hábitat natural y los hábitats modificados se incrementa, los efectos de borde serán mayores.

3.2 Métodos

3.2.1 Diseño de muestreo

Se seleccionaron tres zonas con AIB por cada hábitat modificado anteriormente descrito (VP, P, V, sección 1.5.2), las zonas fueron elegidas de forma sistemática, procurando que la fisonomía fuera semejante entre sitios (borde gradual en VP, borde abrupto en P y borde

abrupto con vacas en V), ubicadas a una distancia mínima de 100 m entre una y otra. En cada sitio se estableció una parcela de estudio de 20 m x 50 m (0.1 ha) paralela y adyacente al límite entre la selva y el hábitat modificado, y tres parcelas más en el interior de la selva (SC), a más de 100 m de cualquier borde y entre sí. Adicionalmente dentro de cada parcela se establecieron de manera aleatoria dos transectos menores de 2 m x 25 m, de forma paralela al eje mayor de la parcela. En las parcelas mayores se censaron todos los individuos leñosos arbóreos y arbustivos de diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 5 cm, y en las menores los individuos con DAP ≥ 1 cm y < 5 cm.

La identidad de cada individuo fue determinada en campo o mediante comparación de estructuras vegetales con los ejemplares del Herbario de la Estación de Biología Chamela, y conforme al listado florístico de Lott (2002) para la región. En algunas especies dicha determinación no fue posible, por lo que son consideradas como morfo-especies en los análisis. Los registros obtenidos se muestran en las dos categorías de tamaño, A: 1-5 cm y B: > 5 cm. Se mantuvieron estas categorías en la mayoría de los análisis debido a que el estudio de la vegetación de Chamela se ha enfocado en individuos mayores de 5 cm de DAP que representan a las plantas adultas (Segura *et al.* 2003, Durán *et al.* 2006), y pocos han utilizado individuos de diámetros menores (Romero-Duque *et al.* 2007), los cuales podrían tener mayores respuestas a la existencia de bordes.

3.2.2 *Análisis de datos*

Los datos de abundancia e identidad de las especies en las categorías A y B fueron utilizados para examinar la riqueza observada y total, diversidad α y β , dominancia y diversidad de especies. La riqueza observada de las AIB y el interior de la selva se comparó mediante curvas de rarefacción por número de individuos. En la estimación de la riqueza total se utilizaron los estimadores no paramétricos Chao1 y ACE, sustentados en la presencia de especies raras representadas por pocos individuos dentro de la comunidad; ambos estimadores se obtuvieron a partir de la abundancia de los individuos (Moreno 2001, Magurran 2004), y se calcularon mediante el software EstimateS (Colwell 2006).

La comparación de la diversidad entre tratamientos también se hizo a partir de los valores generados mediante EstimateS (Colwell 2006); la diversidad α fue calculada con el índice

de Simpson. El grado de cambio o reemplazo de la composición de especies entre las AIB y SC (diversidad β) fue examinada utilizando el índice de Jaccard (I_J), así como mediante un análisis de clasificación por distancias euclidianas (Moreno 2001). Ambos análisis considerando la presencia-ausencia de las especies en cada hábitat, independientemente de la clase diamétrica a la cual pertenecen, ya que Moreno (2001) sugiere que los análisis de datos cualitativos son más eficientes en ambientes con alta heterogeneidad, como es el caso de la selva seca de Chamela.

La dominancia de las especies se examinó mediante curvas de dominancia-diversidad por tipo de hábitat y por categoría diamétrica, después de su adecuado ajuste a curvas logarítmico-negativas ($p < 0.001$). El valor de la pendiente ($y = a - m(\log x)$) y el Índice PIE de Hurlbert fueron calculados para comparar la equidad en cada hábitat. Finalmente, la composición de las especies fue evaluada mediante pruebas de χ^2 para distinguir el porcentaje de especies de sucesión secundaria e invasoras. Las especies fueron diferenciadas entre las pertenecientes a estadios sucesionales tempranos (Mariana Álvarez-Añorve, datos no publicados) o que habitan zonas perturbadas (Lott 2002), y las de estadios sucesionales tardíos, propias de hábitats conservados; la clasificación de las plantas se basa en su presencia y abundancia en parcelas de estudio de estadios sucesionales y sus características funcionales (Álvarez-Añorve *et al.* 2012), así como su colecta en hábitats perturbados. Los análisis estadísticos se realizaron en el software Statistica, y el índice PIE se obtuvo mediante el software EcoSim.

3.3 Resultados

3.3.1 Riqueza de especies y diversidad alfa

La comparación del número de especies en las curvas de rarefacción de la clase diamétrica A (Fig. 7a), a un corte de 133 individuos, muestra una mayor riqueza en SC; sin embargo los intervalos de confianza al 95% de las curvas se sobrepone entre sí, con excepción de V, cuyo número de especies es menor a la de SC.

En las curvas generadas para los individuos de la clase diamétrica B, los intervalos de confianza también se sobrepone entre sí (Fig. 7b). En estas curvas, en un corte a 340 individuos, nuevamente SC presenta una riqueza mayor que VP. Debido a que no se

alcanza aún la asíntota en todas las curvas elaboradas, es necesaria una mayor cantidad de muestras para alcanzar el número total de especies.

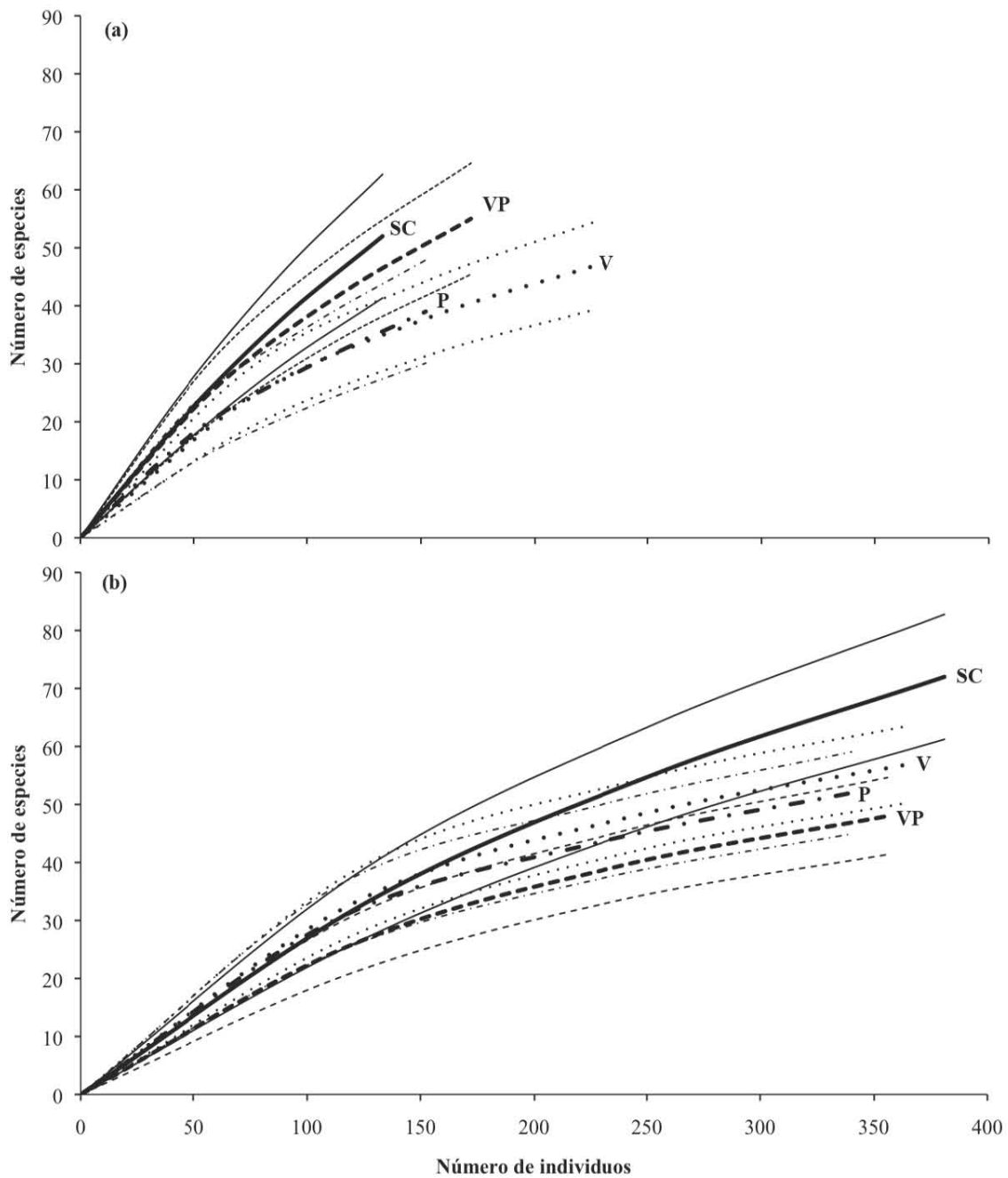


Fig. 7. Curvas de rarefacción por número de individuos en las clase diamétrica (a) A y (b) B. Líneas gruesas representan el valor estimado, líneas delgadas los intervalos de confianza superior e inferior a 95%. SC (—), VP (---), P (-·-·-), V (···).

El número de especies observadas es muy variable entre cada hábitat, la mayor riqueza se registró en SC (72 especies) en la clase diamétrica B. Los estimadores no paramétricos Chao 1 y ACE generaron valores semejantes, que indican que la riqueza total es mayor a la observada en todos los hábitat (Cuadro 1). En ambas clases diamétricas la riqueza calculada total de SC es superior a la de las AIB.

La diversidad alfa calculada con el índice de Simpson muestra tendencias distintas en cada clase diamétrica, aunque en ambas clases el mayor valor de diversidad se halla en SC (Cuadro 1). En la clase diamétrica A, P y V tienen la menor diversidad, en la clase diamétrica B el menor valor de diversidad se presentó en VP.

Cuadro 1. Valores (\pm Desviación Estándar) de los estimadores de riqueza, diversidad y equitatividad por clase diamétrica para los hábitats estudiados. SC: Interior de la selva, VP: Borde con vegetación perturbada, P: Borde con pastizal, V: Borde con pastizal y ganado vacuno.

Clase diamétrica / Estimador	Hábitat			
	SC	VP	P	V
A (1-5 cm DAP)				
Sobs	52 (5.44)	55 (4.89)	39 (4.54)	47 (3.86)
Chao1	83.9 (16.5)	74.7 (10.6)	62.7 (14.2)	75.8 (16.7)
ACE	84.4	77.4	65	74
I. Simpson	30.48 (2.87)	24.39 (7.34)	12.22 (1.37)	7.22 (9.22)
I. PIE	0.90 (0.05)	0.87 (0.06)	0.94 (0.01)	0.93 (0.02)
B (>5 cm DAP)				
Sobs	72 (5.5)	48 (3.38)	52 (3.61)	57 (3.38)
Chao1	99 (13.5)	59.3 (8.09)	69 (10.6)	64.5 (5.4)
ACE	101.9	60.5	74.9	67
I. Simpson	24.36 (4.16)	13.93 (4.55)	24.3 (1.97)	21.62 (2.93)
I. PIE	0.93 (0.03)	0.91 (0.04)	0.85 (0.05)	0.84 (0.18)

3.3.2 Diversidad beta

Se generaron tres casos de valores del índice de Jaccard (I_J): (I) comparación entre parcelas de un mismo hábitat, (II) comparación entre hábitats por parcelas, y (III) comparación del valor absoluto por hábitat. En todos los casos, el índice de similitud resultante es bajo ($I_J < 0.5$). Del primer caso se deduce que las parcelas más disímiles entre sí son las de SC, mientras que el hábitat cuyas parcelas comparten una mayor cantidad de especies es V, seguido de P y VP (Fig. 8). Una prueba de Kruskal-Wallis realizada para comparar estos valores mostró que existen diferencias significativas en los valores de este índice entre SC y V ($H = 8.128, p < 0.05$).

En el segundo caso, no existieron diferencias significativas en el promedio del índice de Jaccard entre las SC y las AIB ($p > 0.1$), la menor similitud ocurre entre SC y V, mientras que V y VP comparten una mayor cantidad de especies (Fig. 8). En el tercer caso sí se hallaron diferencias significativas al comparar los valores del índice entre SC y las AIB, con los del índice de las AIB entre sí ($H = 38.441, p < 0.001$).

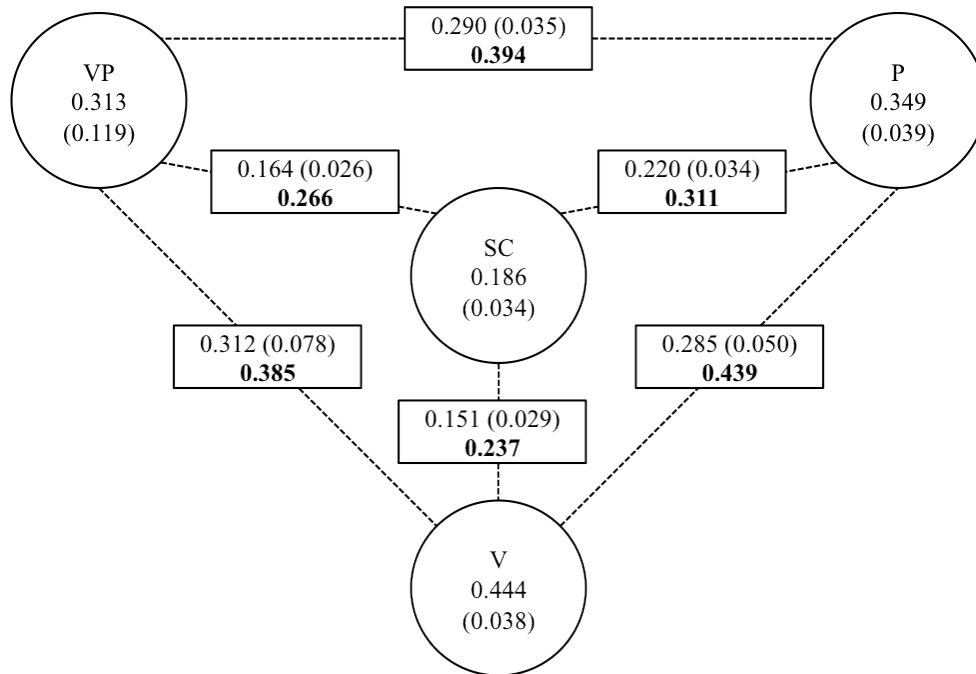


Fig. 8. Valores promedio (\pm Desviación Estándar) del índice de Jaccard por cada hábitat. Los valores que se muestran corresponden a los casos (I) en los círculos (comparación entre parcelas de un mismo hábitat), (II) en los rectángulos (comparación entre parcelas de distintos hábitats), y (III) en rectángulos, en negrita (valor absoluto del índice). SC: Interior de la selva, VP: Borde con vegetación perturbada, P: Borde con pastizal, V: Borde con pastizal y ganado vacuno.

De forma semejante, en el análisis de clasificación mediante distancias euclidianas (Fig. 9), se observó que en un corte a una distancia de unión de 8.0 se formó un grupo que incluye a todas las parcelas de las AIB, en tanto que se excluyen las parcelas de SC. A distancias de corte menores es posible identificar la semejanza de las parcelas por cada hábitat: a 6.5 se identifica el grupo de P, a 6.0 el de V y a 5.2 el que incluye a dos parcelas de VP, la tercera parcela de este hábitat es excluida de la agrupación. En este análisis V y VP resultan hábitats con composición más semejante entre sí, que con P.

también en el resto de los hábitats, y *Trichilia havanensis* es dominante en V. Otras especies que fueron muy abundantes en las AIB, no fueron registradas en SC, tal es el caso de una especie del género *Piptadenia* y otra del género *Croton*.

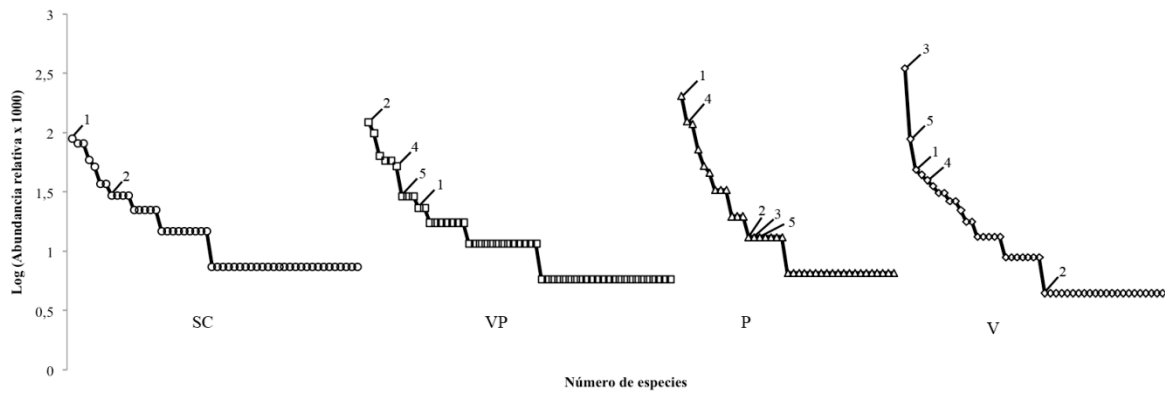


Fig. 9. Curvas de rango abundancia para cada tipo de borde con individuos de clase diamétrica A. 1: *Guapira macrocarpa*, 2: *Lonchocarpus constrictus*, 3: *Trichilia havanensis*, 4: *Piptadenia* sp., 5: *Croton* sp. SC: Interior de la selva, VP: Borde con vegetación perturbada, P: Borde con pastizal, V: Borde con pastizal y ganado vacuno.

En las curvas de dominancia-diversidad de la clase diamétrica B (Fig. 10) el valor de la pendiente no es diferente en las tres AIB (SC: $m=1.13$, VP: $m=1.26$, P: $m=1.20$, V: $m=1.12$) ni existen diferencias significativas en el índice PIE entre los hábitats ($H=3.821$, $p>0.1$, Cuadro 1). En las curvas de SC, VP y V existe una especie que sobresale por su abundancia: en SC es *Caesalpinia platyloba*, exclusiva de este hábitat; en VP es la morfoespecie ME23, también presente en V, y en V es *Cordia alliodora*, presente en todos los AIB. En P no existe dominancia clara de alguna especie, pues *Lonchocarpus constrictus* y *C. alliodora* tienen abundancia semejante.

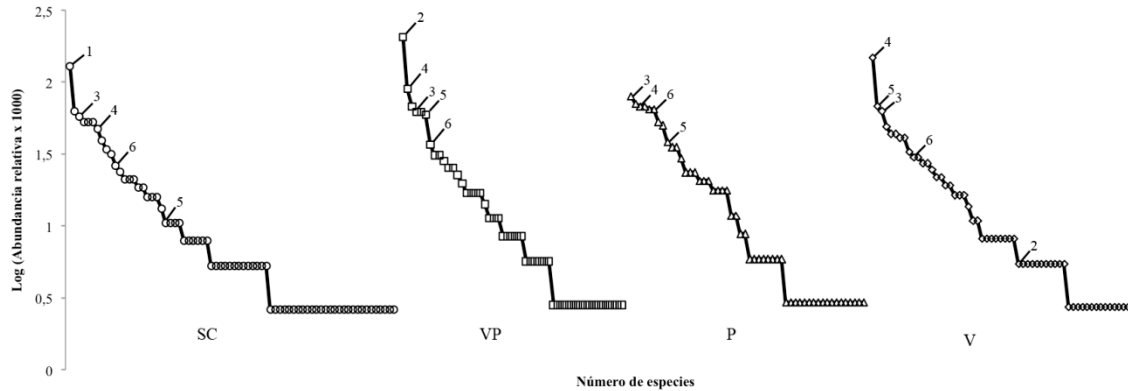


Fig. 10. Curvas de rango abundancia para cada tipo de borde con individuos de clase diamétrica B. 1: *Caesalpinia platyloba*, 2: Morfo-especie ME23, 3: *Lonchocarpus constrictus*, 4: *Cordia alliodora*, 5: *Piptadenia* sp., 6: *Guapira macrocarpa*. SC: Interior de la selva, VP: Borde con vegetación perturbada, P: Borde con pastizal, V: Borde con pastizal y ganado vacuno.

3.3.4 Especies de estadios sucesionales tempranos y especies invasoras

En ambas clases diamétricas existió un mayor porcentaje de individuos pertenecientes a las especies de estadios sucesionales tempranos en V en comparación con SC (A: $\chi^2=115.66$, $p<0.001$, B: $\chi^2=53.317$, $p<0.001$); este porcentaje es superior al 40% en la clase diamétrica A, y mayor al 30% en la clase diamétrica B. En contraste, VP sólo tuvo un porcentaje de 20% en la clase diamétrica B, y P no difirió de SC en ninguna categoría diamétrica (Fig. 11).

Al realizar el análisis de las especies identificadas en SC y en las AIB, sólo se encontró una especie descrita como invasora para la zona de estudio. Ésta es *Mimosa arenosa* (Romero-Duque *et al.* 2007), cuyos individuos fueron registrados en la clase diamétrica A del AIB-V. En las parcelas estudiadas en el resto de las AIB así como en el interior de la selva no se registraron individuos de esta especie.

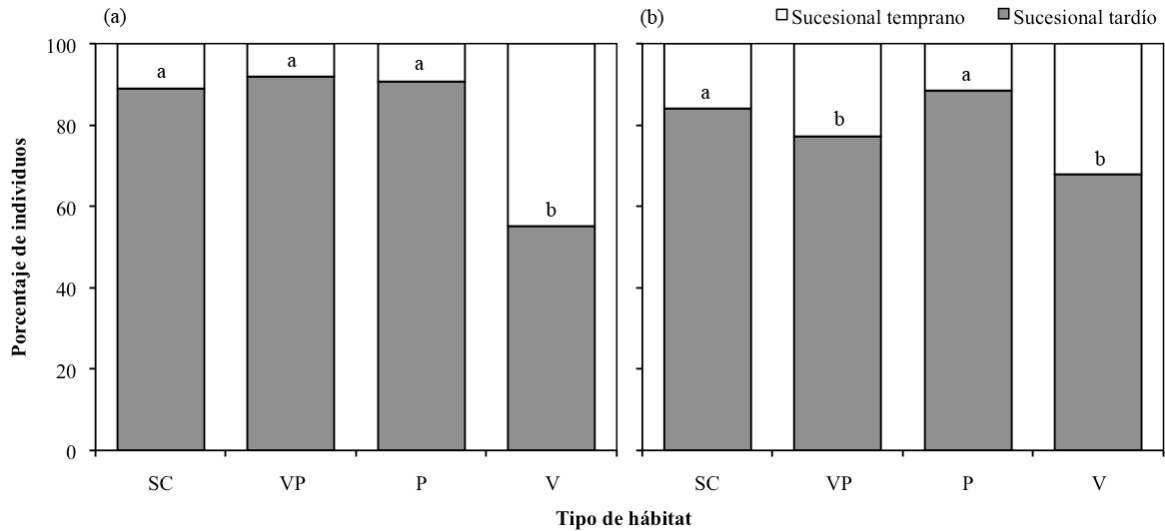


Fig. 11. Porcentaje de individuos de especies de estadios sucesionales tempranos y tardíos en las clases diamétricas (a) A: < 5 cm DAP; y (b) B: > 5 cm DAP. Letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas ($p < 0.001$). SC= Interior de selva conservada, VP= Borde con vegetación perturbada, P= Borde con pastizal, V = Borde con pastizal y ganado vacuno.

3.4 Discusión y conclusiones

La heterogeneidad ambiental de la selva seca de Chamela contribuye a su gran riqueza de especies vegetales, una de las mayores para este tipo de ecosistema en México (Lott *et al.* 1987, Trejo y Dirzo 2002). Se han estudiado los patrones de riqueza y diversidad entre los tipos de vegetación que constituyen la región (Durán *et al.* 2002), pero son pocos los estudios que evalúen la contribución de los hábitats modificados, perturbados o sucesionales a la riqueza de especies regional (por ejemplo, Romero-Duque *et al.* 2007). Los resultados de este estudio muestran que la existencia de bordes entre la selva y hábitats modificados cambia algunos atributos de riqueza y diversidad de las plantas en la selva seca. En la evaluación realizada se encontraron efectos de borde en casi todas las variables, pero no en todos los hábitats modificados; los efectos más importantes son una menor riqueza total y una mayor similitud entre las Áreas de Influencia de Borde, así como una mayor cantidad de especies de estadios sucesionales tempranos.

Las clases diamétricas evaluadas mostraron respuestas distintas en la medición de la diversidad: entre los individuos de DAP entre 1 y 5 cm no hay diferencias en la riqueza

total con respecto al interior de la selva pero sí una menor diversidad en los bordes abruptos, mientras que en los individuos de diámetro mayor a 5 cm hay una menor riqueza en todas las AIB y sólo menor diversidad en el borde gradual. Al comparar estos resultados con los de otros ecosistemas no existe uniformidad en la respuesta, ya que algunos estudios con bordes abruptos han detectado reducciones en la riqueza y diversidad de hasta la mitad de especies (Gonzalez *et al.* 2010, Tabarelli *et al.* 2010), mientras que otros no han encontrado tal reducción (Laurance *et al.* 2006b, Phillips *et al.* 2006). En el caso de la selva seca de Chamela, la riqueza y la diversidad de especies es intrínsecamente variable (Durán *et al.* 2006) y los registros de una baja riqueza en parcelas del interior de la selva, han sido asociados a la heterogeneidad ambiental (Balvanera *et al.* 2002), la disponibilidad de agua (Segura *et al.* 2006) o la litología (Durán *et al.* 2006). Este estudio sugiere que la existencia de bordes también podría ser un factor que reduce el número de especies, ya que la riqueza total disminuye, aunque los intervalos de confianza de las curvas de acumulación que corresponden a la riqueza observada aún se sobreponen.

Los valores de similitud de especies entre los diferentes sitios de estudio son bajos incluso en el interior de la selva, en comparación con otros estudios de la región que han utilizado parcelas de mayor tamaño (0.24-0.3 ha; Balvanera *et al.* 2002, Segura *et al.* 2003, Durán *et al.* 2006), lo que denota un mayor recambio de especies entre las parcelas estudiadas. La heterogeneidad en la composición de especies es un atributo propio de la selva de Chamela, y esta característica se conserva en los análisis efectuados (índice de Jaccard y análisis de agrupamiento), lo cual constituye una diferencia con las selvas húmedas, en las que hay una menor recambio en la composición de especies en el interior de la selva (Laurance *et al.* 2006b). Por el contrario, los bordes resultaron ser más semejantes entre sí a pesar de ser de hábitats modificados distintos. Esta convergencia en la composición ocurre también en selvas húmedas (Tabarelli *et al.* 1999, 2010), en los que se añaden especies que diferencian marcadamente a estos hábitats del interior de la selva (Laurance *et al.* 2006a, 2006b); en la selva seca, esta convergencia sólo se ha reportado en zonas con menor disponibilidad de agua (Segura *et al.* 2003). La mayor similitud hallada entre las AIB de hábitats modificados distintos indicaría que los bordes actúan como fuerza homogeneizante de la composición de especies (Laurance *et al.* 2007b).

En este trabajo se encontró que el interior de la selva seca es dominado por especies distintas a las que lo hacen en las AIB, y si bien no se modifica la equitatividad de las especies (de forma semejante a lo encontrado por Sampaio y Scariot, 2011), cambia la especie con mayor abundancia. Es de destacar también que las especies que dominan el grupo de individuos mayores de 5 cm de DAP no son las que dominan el grupo de individuos de menor diámetro. Aunque no existe uniformidad en la especie más abundante en la selva de Chamela, varias de las especies encontradas en las AIB están entre las que destacan por su abundancia en el interior de la selva, como *Cordia alliodora*, *Lonchocarpus constrictus* y *Guapira macrocarpa* (Lott *et al.* 1987, Durán *et al.* 2006, Balvanera *et al.* 2002); por lo que es posible que este cambio en dominancia de las especies se deba a la heterogeneidad intrínseca de la selva (Balvanera *et al.* 2002, Durán *et al.* 2006) y no a la existencia de bordes. Por ejemplo, *Lonchocarpus constrictus* es considerada una especie propia de estadios sucesionales intermedios, y *Cordia alliodora*, a pesar de ser una especie abundante en muchas zonas perturbadas y bosques secundarios (Romero-Duque *et al.* 2007), está presente tanto en estadios sucesionales tempranos como en los tardíos (Álvarez-Añorve *et al.* 2012). De acuerdo con Matlack (1994), las especies dominantes no serían especialistas de borde, ya que también se encuentran en el interior de la selva seca.

No obstante, al considerar el conjunto de especies sí hay efectos de borde ya que una mayor proporción de las especies en las AIB pertenecen a estadios sucesionales tempranos. Los estudios de efectos de borde en las selvas húmedas han encontrado que las especies presentes en los bordes son similares a las que se observan durante la sucesión temprana (Tabarelli *et al.* 2008). Entre ellas se enlistan las pioneras, heliófilas, de rápido crecimiento, anemócoras, con semillas y frutos pequeños, de vida corta, con mayor crecimiento de tallos, reclutamiento rápido, menor densidad de madera, mayor contenido de N en hojas y mayor capacidad fotosintética (Sizer y Tanner 1999, Tabarelli *et al.* 1999, 2008, 2010, Laurance *et al.* 2006b, Lopes de Melo *et al.* 2006, Gonzalez *et al.* 2010). En este estudio también se encontró que las AIB tienen una mayor cantidad de especies que se comportan funcionalmente como especies de estadios sucesionales tempranos (Álvarez-Añorve *et al.* 2012). Las diferencias en esta variable son significativas sólo en los bordes VP y V, mientras que en P no difiere del interior de la selva. El aumento en el porcentaje de especies pioneras es mucho mayor a lo reportado por Laurance *et al.* (2006a), quien sólo encontró

un incremento del 5% en la proporción de árboles sucesionales en una selva tropical húmeda.

De forma no esperada, el AIB más semejante al interior de la selva es el borde con pastizal y no el borde con vegetación perturbada, considerado un borde gradual y por lo tanto, que se esperaría que amortiguara los efectos de borde (Harper *et al.* 2003). En cambio, este último es más semejante en composición al borde abrupto con perturbación por ganado vacuno, lo cual sugiere que la presencia del ganado ejerce una fuerte influencia sobre los bordes de la selva. Los resultados relativos a la composición de especies (similitud, dominancia, especies sucesionales e invasoras) apuntan en la misma dirección, ya que en ambos hábitats (VP y V) el ganado se mueve cerca o dentro del AIB. Algunos estudios en selvas secas han demostrado que el ganado modifica la estructura del suelo (Nava-Cruz 2006) y la estructura, diversidad y composición de las especies vegetales (Stern *et al.* 2002, Pereira *et al.* 2003); y en general, la perturbación generada por el ganado en las selvas antes y después de crearse un borde puede determinar las especies que se desarrollan en él, al modificar el banco de semillas existente (Williams-Linera 1990b, Gonzalez *et al.* 2010). Pero los bordes también se caracterizan porque en la lluvia de semillas y el reclutamiento hay una importante contribución de las especies generalistas provenientes del hábitat modificado (Tabarelli *et al.* 1999, Laurance *et al.* 2006a, 2006b, Nascimento *et al.* 2006). De esta manera, VP puede tener una composición semejante a V debido a que el hábitat modificado que constituye el borde gradual (la vegetación perturbada) tiene una composición de especies influenciada por la presencia de vacas, lo cual a su vez cambiaría la composición en el AIB correspondiente. Esto es posible ya que en el borde son más frecuentes las especies con modos de dispersión pasivos (Gonzalez *et al.* 2010), y si bien el ganado no se mueve al AIB de vegetación perturbada, los propágulos de las especies del hábitat modificado en el que las vacas se desplazan sí lo hacen.

El borde abrupto que además tiene perturbación adicional (V) muestra algunas semejanzas con selvas secas perturbadas por el ganado vacuno en otros sitios. Pereira *et al.* (2003) encontraron que el ganado reduce el número de especies debido a que comen plantas de forma selectiva y eventualmente eliminan algunas especies. Stern *et al.* (2002) observaron también una reducción en el número de especies y una menor diversidad, en comparación

con superficies no sujetas a pastoreo. En este estudio, la riqueza es menor a la del interior de la selva en los individuos adultos, mas la diversidad no varió. El borde abrupto V también se caracteriza por ser el único en el cual se encontró la especie invasora *Mimosa arenosa*, la cual es una planta típica de los sitios perturbados y sucesionales de la región (Romero-Duque *et al.* 2007). No se encontraron especies invasoras en otros bordes, al igual que lo observado por Matlack (1994) y Harper y Macdonald (2002), posiblemente debido a que estas AIB no tienen factores de perturbación adicional, lo cual las hace menos susceptibles a la invasión (Honu y Gibson 2006). Una estructura vegetal normal (Capítulo II) que bloquee la incidencia de luz durante la época de crecimiento también puede contribuir a evitar la invasión, ya que muchas especies invasoras son intolerantes a la sombra (Honnay *et al.* 2002).

En el borde abrupto en el cual la selva limita con el pastizal se registraron pocos efectos de borde en las variables analizadas (sólo se encontró una menor riqueza total y cambios en las especies dominantes), por lo que se deduce que la existencia del borde no está afectando drásticamente la composición de esta AIB. Williams-Linera (1990a) tampoco observó efectos de borde en la proporción de especies pioneras en bordes abruptos y, en cambio, reportó que las especies en la superficie adyacente al borde son principalmente tolerantes a la sombra. En este caso, como en otros, ello puede deberse a que hay plantas que persisten aún después de haberse creado el borde; en Chamela, hay plantas que pueden aclimatarse ante cambios en la disponibilidad de un recurso, por ejemplo la luz, y tener una acumulación de biomasa normal (Huante *et al.* 2002). Adicionalmente, las plantas sobrevivientes a la creación del borde pueden limitar la disponibilidad de luz para el establecimiento de especies heliófilas (Sizer y Tanner 1999). Sin embargo, esto no implica que este borde no presente efectos negativos de borde, ya que es el típico borde en el que se han hallado cambios en variables climáticas (Nava-Cruz 2006), así como cambios en atributos estructurales como la policaulescencia y la cantidad de arbustos (Capítulo II).

La ausencia de efectos de borde en atributos de diversidad y composición han sido descritos en algunos hábitats estacionales de Brasil. Por ejemplo, Santos y Santos (2008) y Sampaio y Scariot (2011) reportan riquezas y diversidades semejantes entre el interior y el borde. Semejanzas entre bordes e interior en estas variables también se han descrito en bosques

templados (Matlack 1994) y selvas húmedas (Phillips *et al.* 2006). En dichas evaluaciones, la explicación propuesta es que los árboles están adaptados a la perturbación del dosel, humana y natural (Harper y Macdonald 2002, Phillips *et al.* 2006). La selva seca de Chamela está sujeta al estrés natural que supone la temporada seca, en la que la disponibilidad de agua es limitada y que determina su estacionalidad (Murphy y Lugo 1986); esta perturbación natural podría explicar la ausencia de efectos de borde encontradas en muchas de las variables de estructura, pero no los efectos de borde encontrados en la composición florística.

Los resultados encontrados en este estudio se asemejan a los esquemas de sucesión ecológica en selvas secas. La estructura (densidad y área basal) de las comunidades vegetales de la selva seca se recupera rápidamente después de una perturbación, incluso en eventos en los cuales se elimina la cobertura vegetal, como la conversión a zonas agrícolas o de pastoreo (Chazdon *et al.* 2007, Maza-Villalobos *et al.* 2011, Álvarez-Añorve *et al.* 2012, Lebrija-Trejos *et al.* 2008). En contraste, la composición de especies es un atributo que tarda más tiempo en recuperarse (Chazdon *et al.* 2007, pero en Lebrija-Trejos *et al.* 2008, el área basal tarda más tiempo en recuperarse que la riqueza), y la recuperación de la funcionalidad del ecosistema es aún más lenta (Álvarez-Añorve *et al.* 2012). En las AIB estudiadas hay un patrón semejante, ya que la estructura de la vegetación es como la del interior de la selva, pero la composición de especies muestra efectos de borde. Esto sugiere que los efectos de borde en la selva seca persisten mucho tiempo después de creado el borde, aún con hábitats modificados distintos. De esta manera, el aumento de la fragmentación de la selva seca incrementaría la relevancia de los efectos de borde, ya que implica que en las AIB las comunidades vegetales modificarán su composición y esto a su vez puede repercutir en el funcionamiento del ecosistema.

IV. CONCLUSIONES GENERALES

En la selva seca de Chamela, la existencia de bordes ha generado efectos de borde en la vegetación arbórea y arbustiva. Sin embargo, estos efectos no se manifiestan en todos los atributos examinados, ya que hay variables en las que el Área de Influencia de Borde no difiere significativamente del interior de la selva. En general, la estructura de la vegetación en las áreas adyacentes al borde presenta pocas diferencias, no así la composición de especies, en donde se encontraron más efectos de borde.

Los pocos efectos de borde encontrados en la estructura de la vegetación (forma de vida, número de tallos, abundancia y biomasa por especie) estarían relacionados con respuestas dependientes de la especie, y no con atributos generales de la comunidad. La evaluación de la composición de especies refuerza esta idea, ya que la existencia de bordes modifica la presencia de las especies en las AIB, a pesar que la comunidad tenga la apariencia de permanecer intacta. Ocurre en los bordes un empobrecimiento de especies y una mayor presencia de plantas de estadios sucesionales tempranos, lo cual es agravado cuando el ganado vacuno se introduce en las selvas.

La existencia de bordes en la selva seca afecta de forma diferencial a los individuos de distintas categorías diamétricas, pues si bien hay efectos de borde en las dos clases diamétricas estudiadas, la estructura de los tallos menores de 5 cm resulta más afectada que la de tallos mayores de 5 cm, mientras que la composición de especies de esta categoría es la que más difiere del interior de la selva.

La variación en el contraste con el hábitat modificado también influye en la magnitud de los efectos de borde. El AIB del borde gradual mantiene una estructura vegetal que no difiere del interior de la selva, pero esto no ocurre en los bordes abruptos, donde existen efectos de borde en la estructura de la vegetación. Sin embargo, la perturbación por ganado incrementa los efectos de borde haciendo que el borde gradual modifique su composición de especies por la presencia de las vacas, mientras que en sitios de bordes abruptos pero sin presencia de ganado, no se modifica la composición de especies. En este sentido, la atenuación de los efectos de borde en la selva seca por la existencia de hábitats modificados requeriría de bordes graduales que no cambian la estructura de la vegetación y permitieran una adecuada regeneración de la selva. Sin embargo, esta franja de vegetación debería estar

libre del ganado vacuno, cuya presencia puede incrementar los efectos de borde ya existentes.

La selva seca es heterogénea por naturaleza, pero la existencia de bordes entre este hábitat natural y los hábitats modificados que existen a nivel regional, contribuye aún más a esta heterogeneidad de ambientes, estructura, riqueza, diversidad y composición. En una evaluación integral de este ecosistema, también deben considerarse las variaciones existentes entre las superficies adyacentes al borde y el interior de la selva.

V. LITERATURA CITADA

Álvarez-Añorve, M. Y., M. Quesada, G. A. Sánchez-Azofeifa, L. D. Ávila-Cabadilla y J. A. Gamon. 2012. Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in a highly diverse tropical dry forest. *American Journal of Botany* 99(5): 816-826.

Balvanera, P., E. Lott., G. Segura, Ch. Siebe y A. Islas. 2002. Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 13: 145-158.

Benítez-Malvido, J. y M. Martínez-Ramos. 2003. Influence of edge exposure on tree seedlings species recruitment in tropical rain forest fragments. *Biotropica* 35(4): 530-541.

Benítez-Malvido, J. y A. Lemus-Albor. 2005. The seedling community of tropical rain forest edges and interactions with herbivores and leaf-pathogens. *Biotropica* 37(2): 301-313.

Bullock S. H. y J. A. Solis-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22(1): 22-35.

Burgos, A. y M. Maass. 2004. Vegetation change associated with land-use in tropical dry forest areas of Western Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 104: 475-481.

Cadenasso, M. L. y S. T. A. Pickett. 2000. Linking forest edge structure to edge function: mediation of herbivore damage. *Journal of Ecology* 88(1): 31-44.

Cadenasso, M. L. y S. T. A. Pickett. 2001. Effect of edge structure on the flux of species into forest interiors. *Conservation Biology* 15(1): 91-97.

Cadenasso, M. L., S. T. A. Pickett, K. C. Weathers, S. S. Bell, T. L. Benning, M. M. Carreiro y T. E. Dawson. 2003. An interdisciplinary and synthetic approach to ecological boundaries. *BioScience* 53(8): 717-722.

Camargo, J. L. C., y V. Kapos. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in Central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 11(2): 205-221.

Castillo, A., C. Godínez, N. Schroeder, C. Galicia, A. Pujadas-Botey y L. Martínez. 2009. El bosque tropical seco en riesgo: conflictos entre uso agropecuario, desarrollo turístico y provision de servicios ecosistémicos en la costa de Jalisco, México. *Interciencia* 43(12): 844-850.

Ceballos, G., A. Szekely, A. García, P. Rodríguez y F. Noguera. 1999. Programa de manejo de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala. Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAP, México, D. F.

Chazdon, R. L., S. G. Letcher, M. Van Breugel, M. Martínez-Ramos, F. Bongers y B. Finegan. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of The Royal Society Biological Sciences* 362: 273-289.

- Chen, J., J. F. Franklin y T. A. Spies. 1992. Vegetation responses to edge environments in old-growth Douglas-fir forests. *Ecological Applications* 2(4): 387-396.
- Colwell, R. K. 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>.
- Daniels, A. E., K. Painter y J. Southworth. 2008. Milpa imprint on the tropical dry forest landscape in Yucatan, Mexico: Remote sensing & field measurement of edge vegetation. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 123: 293-304.
- Denevan, W. M. 1992. The pristine myth: The landscape of the Americas in 1492. *Annals of the Association of American Geographers*. 82(3): 369-385.
- Didham, R. K. y J. H. Lawton. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in Tropical forest fragments. *Biotropica* 31(1): 17-30.
- Dunphy, B. K., P. G. Murphy y A. E. Lugo. 2000. The tendency for trees to be multiple-stemmed in tropical and subtropical dry forests: Studies of Guanica forest, Puerto Rico. *Tropical Ecology* 41(2): 161-167.
- Durán, E., P. Balvanera, E. Lott, G. Segura, A. Pérez-Jiménez, A. Islas y M. Franco. 2002. Estructura, composición y dinámica de la vegetación. En: Noguera, F. A., J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada (Editores). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM. México. p. 443-472.
- Durán, E., J. A. Meave, E. J. Lott y G. Segura. 2006. Structure and tree diversity patterns at the landscape level in a Mexican tropical deciduous forest. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 79: 43-60.
- García-Oliva, F., A. Camou y J. M. Maass. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. En: Noguera, F. A., J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada (Editores). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM. México. p. 3-10.
- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community, Diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75(1): 1-34.
- Gascon, C., B. Williamson y G. A. B. da Fonseca. 2000. Receding forest edges and vanishing reserves. *Science* 288: 1356-1358.
- Gonzalez, M., S. Ladet, M. Deconchat, A. Cabanettes, D. Alard y G. Balent. 2010. Relative contribution of edge and interior zones to patch size effect on species richness: an example for woody plants. *Forest Ecology and Management* 259: 266-274.
- Hall, L. S., P. R. Krausman y M. L. Morrison. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25(1):173-182.

- Harper, K. A. y S. E. Macdonald. 2002. Structure and composition of edges next to regenerating clear-cuts in mixed-wood boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 13: 535-546.
- Harper, K. A., S. E. Macdonald, P. J. Burton, J. Chen, K. D. Brososfske, S. C. Saunders, E. S. Euskirchen, D. Roberts, M. S. Jaiteh y E. Per-Anders. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19(3): 768-782.
- Honnay, O., K. Verheyen y M. Hermy. 2002. Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *Forest Ecology and Management* 161: 109-122.
- Honu, Y. A. K. y D. J. Gibson. 2006. Microhabitat factors and the distribution of exotic species across forest edges in temperate deciduous forest of southern Illinois, USA. *Journal of the Torrey Botanical Society* 133(2): 255-266.
- Huante, P., V. L. Barradas y E. Rincón. 2002. Ecofisiología vegetal. En: Noguera, F. A., J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada (Editores). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM. México. p. 473-489.
- Kapos, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5:173-185.
- Laurance, W. F., S. G. Laurance, L. V. Ferreira, J. M. Rankin-de Merona, C. Gascon, y T. E. Lovejoy. 1997a. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science* 278:1117-1118.
- Laurance, W. F., L. V. Ferreira, J. M. Rankin-de Merona y S. G. Laurance. 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79: 2032-2040.
- Laurance W. F., H. E. M. Nascimento, S. G. Laurance, A. C. Andrade, P. M. Fearnside, J. E. L. Ribeiro y R. L. Capretz. 2006a. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology* 87 (2): 469-482.
- Laurance, W. F., H. E. M. Nascimento, S. G. Laurance, A. Andrade, J. E. L. S. Ribeiro, J. P. Giraldo, T. E. Lovejoy, R. Condit, J. Chave, K. E. Harms y S. D'Angelo. 2006b. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian Forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States* 103(59): 19010-19014.
- Laurance, W. F., H. E. M. Nascimento, S. G. Laurance, A. Andrade, R. M. Ewers, K. E. Harms, R. C. C. Luizão y J. E. Ribeiro. 1997b. Habitat fragmentation, variable edge effects, and the Landscape-Divergence hypothesis. *PLOS One* 10: e1017
- Laurance, W. F., J. L. C. Camargo, R. C. C. Luizão, S. G. Laurance, S. L. Pimm, E. M. Bruna, P. C. Stouffer, G. B. Williamson, J. Benítez-Malvido, H. L. Vasconcelos, K. S. Van Houtan, C. E. Zartman, S. A. Boyle, R

- K. Didham, A. Andrade y T. E. Lovejoy. 2011. The fate of Amazonian forest fragments: a 32 year investigation. *Biological Conservation* 144: 56-67.
- Lebrija-Trejos, E., F. Bongers, E. A. Pérez-García y J. A. Meave. 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica* 40(4): 422-431.
- Lidicker, W. Z. 1999. Response of mammals to habitat edges: an overview. *Landscape Ecology* 14:333-343.
- Lopes de Melo, F. P., R. Dirzo y M. Tabarelli. 2006. Biased seed rain in Forest edges: evidence from the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation* 132: 50-60.
- López-Barrera, F., R. H. Manson, M. González-Espinosa y A. C. Newton. 2006. Effects of the type of montane Forest edge on oak seedling establishment along Forest-edge-exterior gradients. *Forest Ecology and Management* 225: 234-244.
- López de Casenave, J., J. P. Pelotto y J. Protomastro. 1995. Edge-interior differences in vegetation structure and composition in a Chaco semi-arid forest, Argentina. *Forest Ecology and Management* 72:61-69.
- Lott, E. J., S. H. Bullock y J. A. Solis-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica* 19: 228-235.
- Lott E. J. 2002. Lista anotada de las plantas vasculares de Chamela-Cuixmala. En: Noguera, F. A., J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada-Avendaño (Eds). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM. México. P 99-136.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science Ltd. Malden, EUA. 256 p.
- Martínez-Yrizar, A., J. Sarukhan, A. Pérez-Jiménez, E. Rincón, J. M. Maass, A. Solis-Magallanes y L. Cervantes. 1992. Above-ground phytomass of a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, México. *Journal of Tropical Ecology* 8: 87-96.
- Matlack, G. R. 1994. Vegetation dynamics of the forest edge – trends in space and successional time. *Journal of Ecology* 82:113-123.
- Maza-Villalobos, S., P. Balvanera y M. Martínez-Ramos. 2011. Early regeneration of Tropical Dry Forest from abandoned pastures: contrasting chronosequence and dynamic approaches. *Biotropica* 43(6): 666-675.
- Mesquita, R., P. Delamónica y W. L. Laurance. 1999. Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 91:129-134
- Miles, L., A. C. Newton, R. S. DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos y J. E. Gordon. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33: 491-505.

- Mitchell, S. C. 2005. How useful is the concept of habitat? – a critique. *Oikos* 110 (3): 634-638.
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza, 84 pp.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 17: 67-88.
- Nascimento, H. E. M., A. C. S. Andrade, J. L. C. Camargo, W. F. Laurance, S. G. Laurance y J. E. L. Ribeiro. 2006. Effects of the surrounding matrix on tree recruitment in Amazonia forest fragments. *Conservation Biology* 20(3): 853-860.
- Nava-Cruz, Y. G. 2006. Caracterización del efecto de borde en fragmentos de bosque tropical seco en Chamela Jalisco, México. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. 102 p.
- Palik, B. y P. G. Murphy. 1990. Disturbance versus Edge effects in sugar-maple/beechn forest fragments. *Forest Ecology and Management* 32: 187-202.
- Pereira, I. M., L. A. Andrade, E. V. S. B. Sampaio y M. R. Barbosa. 2003. Use-history effects on structure and flora of Caatinga. 2003. *Biotropica* 35(2): 154-165.
- Phillips, O. L., S. Rose, A. Monteagudo-Mendoza, y P. Núñez-Vargas. 2006. Resilience of Southwestern Amazon forest to anthropogenic Edge effects. *Conservation Biology* 20(6): 1698-1710.
- Portillo-Quintero, C. A. y G. A. Sánchez-Azofeifa. 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation* 143: 144-155.
- Quesada, M., K. E. Stoner, V. Rosas-Guerrero, C. Palacios-Guevara y J. A. Lobo. 2003. Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia* 135: 400-406.
- Ries, L., R. J. Fletcher, J. Battin y T. D. Sisk. 2004. Ecological responses to habitat edges. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 491-522.
- Romero-Duque, L.P., V. J. Jaramillo y A. Pérez-Jiménez. 2007. Structure and diversity of secondary tropical forests in Mexico, differing in their prior land-use history. *Forest Ecology and Management*. 253: 38-47.
- Sampaio, A. B. y A. Scariot. 2011. Edge effect on tree diversity, composition and structure in a deciduous dry forest in Central Brazil. *Revista Árvore* 35(5): 1121-1134.

- Sánchez-Azofeifa, G. A., M. Quesada, P. Cuevas-Reyes, A. Castillo y G. Sánchez-Montoya. 2009. Land cover and conservation in the area of influence of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, Mexico. *Forest Ecology and Management* 258: 907-912.
- Santos, A. M. M., y B. A. Santos. 2008. Are the vegetation structure and composition of the shrubby Caatinga free from edge influence? *Acta Botánica Bras* 22(4): 1077-1084.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs y C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystems fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5(1): 18-32.
- Segura, G., P. Balvanera, E. Durán y A. Pérez. 2003. Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology* 169: 259-271.
- Scariot, A. 1999. Forest fragmentation effects on palm diversity in central Amazonia. *Journal of Ecology* 87: 66-76.
- Sizer, N. y E. V. J. Tanner, 1999. Responses of woody plant seedlings to edge formation in a lowland tropical rainforest, Amazonia. *Biological Conservation* 91:135-142.
- Smith, W. H. y L. J. Rissler. 2009. Quantifying disturbance in terrestrial communities: Abundance-Biomass Comparisons of Herpetofauna closely track forest succession. *Restoration Ecology* 18 (S1): 195-204.
- Stern, M., M. Quesada y K. E. Stoner. 2002. Changes in composition and structure of a tropical dry forest following intermittent Cattle grazing. *Revista de Biología Tropical*. 3-4: 1021-1034.
- Tabarelli, M., W. Mantovani y C. A. Peres. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91: 119-127.
- Tabarelli, M., A. V. Lopes y C. A. Peres. 2008. Edge-effects drive tropical forest fragments towards an early-successional system. *Biotropica* 40(6): 657-661.
- Tabarelli, M., A. V. Aguiar, L. C. Girão, C. A. Peres y A. V. Lopes. 2010. Effects of pioneer tree species hyperabundance on forest fragments in Northeastern Brazil. *Conservation Biology* 24(6): 1654-1663.
- Toledo-Aceves, T. y F. García-Oliva. 2008. Effects of forest-pasture edge on C, N and P associated with *Caesalpinia eriostachys*, a dominant tree species in a tropical deciduous forest in Mexico. *Ecological Research* 23: 271-280.
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94: 133-142.
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 11: 2063-2048.

Warwick, R. M. y K. R. Clarke. 1994. Relearning the ABC: taxonomic changes and abundance/biomass relationships in disturbed benthic communities. *Marine Biology* 118: 739-744

Williams-Linera, G. 1990a. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Ecology* 78(2): 356-373.

Williams-Linera, G. 1990b. Origin and early development of forest edge vegetation in Panama. *Biotropica* 22(3): 235-241.

Williams-Linera, G., V. Domínguez-Gastelú, y M. E. García-Zurita. 1998. Microenvironment and floristics of different edges in a fragmented tropical rainforest. *Conservation Biology* 12(5): 1091-1102.

Wuyts, K., A. De Schrijver, F. Vermeiren y K. Verheyen. 2009. Gradual forest edges can mitigate edge effects on throughfall deposition if their size and shape are well considered. *Forest Ecology and Management* 257: 679-687.