

00322
178



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

IMPACTO DE LA FRAGMENTACION SOBRE LOS FACTORES
DEL AMBIENTE FISICO Y LOS PATRONES DE HERBIVORIA
EN PLANTAS DE LA SELVA DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A :

BETSABE RUIZ GUERRA



DIRECTOR DE TESIS: RODOLFO DIRZO



SECCION 2003

1.A



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: Impacto de la fragmentación sobre los factores del ambiente físico y los patrones de herbivoría en plantas de la selva de Los Tuxtlas, Veracruz.

realizado por Betsabé Ruiz Guerra

con número de cuenta 9100219-6 , quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez

Propietario

Dr. Néstor Alberto Mariano Bonigo

Propietario

Dra. María Graciela García Guzmán

Suplente

Dr. Eduardo Morales Guillaumin.

Suplente

Biol. Eduardo Mendoza Ramírez

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGÍA

1. B

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Rodolfo Dirzo por abrirme las puertas hacia el conocimiento de la ecología tropical, por su confianza, apoyo, dedicación y entusiasmo.

A los sinodales de esta tesis, Dr. Eduardo Morales Gullaumin, Dr. Néstor Alberto Mariano Bonigo, Dra. Graciela García Guzmán, Biol. Eduardo Mendoza Ramírez. Por sus acertados comentarios y sugerencias.

A Raúl Alcalá por la paciencia, dedicación, las incontables discusiones y desacuerdos, por compartirme sus conocimientos.

A Lucero Sevillano por su amistad, por las incontables discusiones desde el principio de este proyecto, por su ayuda en el campo, por los desvelos, triunfos y alegrías.

A Armando Aguirre por el valiosa ayuda en el campo, por su apoyo en todo momento, por los días de alegría, desilusión y cansancio.

A Braulio, Darío y Santiago por su valiosísima ayuda en el campo, por los innumerables días de cansancio, gracias por su entusiasmo y los buenos ratos que pasamos juntos.

A toda la gente que me ayudo en el trabajo de campo: Alejandro, Ricardo, Lucero, Martha, Armando, Laura, Felipe, Lalo, Nashelly.

Al Dr. Víctor Barradas por su ayuda, asesoría y por facilitarme el equipo necesario para la realización de las mediciones de las variables microclimáticas.

Al Dr. Julio Campo por su asesoría en la evaluación de los niveles de humedad del suelo.

A Rubén Pérez Ishiwara por su ayuda y apoyo en las fotos hemisféricas.

A mis compañeros del LIPA: Martha, Sarita, Lucero, Jessica, Laura, Nashelly, Paula, Eli, Vero, Néstor, Armando, Sergio, Lalo, Gume, Fernando, Juanito, Luisito, Ricardo, Raúl Alcalá, Raúl Iván, y Rubén por su ayuda y compañía durante el desarrollo de este proyecto, pero sobre todo por su cariño y alegría.

A Todo el personal de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtias, por el apoyo logístico así como por la compañía y las atenciones.

A mis compañeros y amigos de la Facultad de Ciencias.

A mis amigos de toda la vida: Moni, Flor, May, Laurita, Irán, Alex, Temo, Ángel, Carlos, Erich.

A la Universidad Nacional Autónoma de México que me ha permitido formarme en el ámbito académico como en el humanístico.

A ti Felipe Ruan por tanto y tanto mas ...

Este estudio se realizó gracias al apoyo financiero otorgado por el proyecto de CONAyT (31856) "Consecuencias del uso de la tierra sobre la interacción planta-animal" y a la beca que me otorgó el Programa de Tesis de Licenciatura (PROBETEL)

CONTENIDO

RESUMEN	
I. PRESENTACIÓN	1
II. INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES	
Importancia de las selvas tropicales húmedas	3
Deforestación y fragmentación	4
Causas de la deforestación	4
Consecuencias de la deforestación	5
a) Reducción del hábitat	
b) Heterogeneidad del paisaje	
c) Efectos de insularización	
d) Efecto de borde	
Herbivoría y efecto de borde	16
Hipótesis sobre los patrones de defensa en plantas	18
Consecuencias del efecto de borde sobre la herbivoría	20
III. OBJETIVOS Y PREDICCIONES	24
IV. ÁREA DE ESTUDIO	
Localización	30
Descripción	30
Fragmentos de estudio	34
V. SISTEMA DE ESTUDIO	35
VI. MÉTODOS	
Caracterización de los factores abióticos	36
Niveles de herbivoría y desempeño de las plántulas	38
VII. ANÁLISIS ESTADÍSTICO	42
VIII. RESULTADOS	
Caracterización de los factores abióticos	46
Niveles de herbivoría y desempeño de las plántulas	60
IX. DISCUSIÓN	68
X. LITERATURA CITADA	83
XI. APÉNDICE	

RESUMEN

La deforestación ha provocado una reducción del 56% del área original de la selva de Los Tuxtlas, originando un paisaje dominado por fragmentos aislados de diferente tamaño. Este aislamiento da origen a una abrupta transición entre la selva y la matriz aledaña (pastizales y campos agrícolas, caminos y asentamientos humanos) llamada borde. Los efectos asociados al borde tienen que ver fundamentalmente con modificaciones en el microclima, lo que en última instancia influye sobre la densidad, distribución y diversidad de especies y por consiguiente en la dinámica de las interacciones bióticas. Una de las interacciones más sobresalientes debido al enorme número de especies involucradas ($\approx 71\%$ del total de especies descritas) así como por su importancia en el mantenimiento de la diversidad en los ecosistemas tropicales, es la herbivoría. La información disponible de las posibles repercusiones de la fragmentación sobre la herbivoría es muy limitada.

En este estudio evalué el impacto del efecto de borde y el tamaño del fragmento sobre la interacción planta-herbívoro en plántulas de historia de vida contrastante (pioneras y tolerantes), bajo el supuesto de que el desempeño de las plántulas, así como el de los herbívoros pueden ser afectados por las condiciones del ambiente físico. Considerando la relación perímetro-área se puede suponer que el efecto de borde será mayor en fragmentos pequeños. El efecto de borde se evaluó midiendo la incidencia lumínica, la temperatura y la humedad relativa del aire y suelo, a lo largo de transectos que partían desde la orilla del fragmento hacia el interior. Plántulas transplantadas de cuatro especies se ubicaron en parcelas en un gradiente de distancias (0, 20, 40, 60, 80 m) en la dirección borde-interior, y registré el crecimiento, sobrevivencia y niveles de herbivoría durante un año, en cuatro fragmentos de tamaño contrastante (3, 19, 111 y 328 ha) en la selva de Los Tuxtlas.

Los resultados mostraron que los fragmentos pequeños presentan temperaturas mayores y bajos niveles de humedad tanto del suelo como el aire en comparación con los fragmentos de mayor tamaño. Aunado a esto, existe una mayor disponibilidad lumínica, así como valores altos de temperatura en el borde respecto al interior, mientras que la humedad relativa del aire y suelo mostraron el patrón contrario. Los cambios en la humedad relativa del aire y temperatura se manifestaron durante los primeros 78 y 45 m de distancia al borde respectivamente. El crecimiento de las plántulas fue influenciado por el efecto de borde y la respuesta varió según la identidad de la especie. El crecimiento expresado como número de hojas no fue influenciado por el tamaño del fragmento ni por el efecto de borde, en las plántulas de *Ampelocera hotteii*, *Dussia mexicana* y *Hampea nutricia*. El crecimiento expresado como altura sí fue determinado por el efecto de borde, pero sólo para *Dussia mexicana*; el borde del fragmento representa un buen sitio para el crecimiento de esta especie, para las otras dos especies ni el tamaño del fragmento ni el efecto de borde ejercen alguna influencia en el cambio en altura. En contraste, la variación en los niveles de herbivoría no fueron explicados ni por el tamaño del fragmento ni por el efecto de borde, pero sí por la historia de vida. La herbivoría fue mayor en la especie pionera que en las tolerantes. Por su parte la sobrevivencia de las plántulas estuvo influenciada por los dos componentes de la fragmentación. Las dos especies tolerantes presentaron una mayor sobrevivencia en fragmentos pequeños; además, la especie pionera sobrevivió más en el interior que en el borde del fragmento más pequeño y sorprendentemente, también sobrevivió mejor en el interior del fragmento más grande.

Este estudio provee evidencia de que el efecto de borde, en cuanto a las variables físicas, es mayor en fragmentos pequeños. Sin embargo, no existe un paralelismo entre estos patrones y las respuestas de las variables bióticas. En este caso las respuestas estuvieron influenciadas por la historia de vida e identidad de las especies.

I. E

PRESENTACIÓN

La ubicación geográfica, así como la compleja topografía de México, hacen de éste uno de los países de mayor diversidad biológica a nivel mundial. Esta diversidad se encuentra distribuida en una gran cantidad de ecosistemas, entre los cuales destacan las selvas tropicales húmedas por la cantidad de especies que albergan (Mittermeier y Mittermeier 1992; Dirzo 2001). A pesar de su enorme biodiversidad, la existencia de estos hábitats está seriamente amenazada por la intensa creación de terrenos dedicados a la ganadería y a otros usos agrícolas, que eliminan la cobertura vegetal original. Estas actividades humanas producen un paisaje caracterizado por fragmentos de selva embebidos en una matriz de pastizales y zonas de cultivo (Orians et al. 1995; Dirzo 2001).

La deforestación y la subsecuente fragmentación del hábitat son considerados como una de las principales causas contemporáneas de la pérdida de biodiversidad (Dirzo 2001). Con la fragmentación se origina una zona de transición o borde. Los cambios físicos asociados a esta transición se conocen como "efecto de borde" (Murcia 1995). Como resultado de dicho efecto las condiciones microclimáticas se ven severamente alteradas, lo que a su vez trae consigo consecuencias negativas para la mayoría de la biota residente.

Las consecuencias de la fragmentación hasta ahora sólo son parcialmente conocidas, ya que el énfasis de la mayoría de los estudios sobre el impacto de ésta se han centrado en la pérdida de especies. En contraste, otros procesos tales como las interacciones ecológicas entre plantas y animales, y en particular las posibles consecuencias del efecto de borde sobre la herbivoría, se limitan a tan sólo dos estudios (Benítez-Malvido 1995; Meiners et al. 2000), a pesar de que dicha interacción es uno de los procesos responsables del mantenimiento y diversidad de las selvas húmedas (Coley y Barone 1996). En el primero de estos estudios (Benítez-Malvido 1995) no se detectaron diferencias en los niveles de herbivoría entre el borde y el interior. El segundo estudio (Meiners et al. 2000), a diferencia del primero, sugiere que la distancia al borde es el factor determinante en la emergencia y mortalidad de plántulas, y que la última está fuertemente influenciada por los niveles de daño causados por insectos.

Para el caso de las selvas de México, los estudios sobre la fragmentación y herbivoría se restringen solamente a uno (Zenteno 2001). Este estudio se llevó a cabo en la selva de Los Tuxtlas, e involucró la interacción entre una palma (*Chamaedorea alternans*) y su herbívoro específico (*Calyptocephala marginipennis*). En dicho estudio se evaluó la hipótesis de la modificación en los niveles de disponibilidad de luz producto de la fragmentación, los cuales pueden alterar la calidad y disponibilidad del follaje y por lo tanto los niveles de herbivoría. Contrario a esto, los resultados de dicho estudio sugieren que los niveles de daño, así como la abundancia del herbívoro son mayores en fragmentos de mayor tamaño. No obstante, los niveles de luz no difirieron entre fragmentos, por lo que otras variables físicas (temperatura, humedad), o bióticas (p. ej. enemigos naturales de los herbívoros) pudieran haber afectado la abundancia de los herbívoros. Bajo este escenario, resulta interesante investigar en qué medida estos factores bióticos y abióticos pueden alterar la interacción planta-herbívoro.

Debido al escaso número de estudios realizados hasta el momento y al contraste de los resultados obtenidos, resulta de interés realizar estudios que contribuyan a esclarecer la naturaleza de los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la dinámica de la interacción planta-herbívoro. La presente investigación está dirigida a evaluar el efecto de la reducción del área y el efecto de borde sobre la herbivoría de plántulas de diferentes especies que representan diferentes historias de vida (tolerantes a la sombra y demandantes de luz), y las consecuencias sobre el desempeño de dichas plántulas.

El conocimiento de esta área es de interés potencial en términos de entender mejor las consecuencias del uso de la tierra y su impacto sobre la conservación, no sólo de la diversidad biológica, si no de los procesos asociados a ella en la selva tropical húmeda.

INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

Importancia de las selvas tropicales húmedas

Las selvas tropicales húmedas son, de entre las comunidades más antiguas, las de mayor diversidad biológica (Laurance 1999). Albergan una gran cantidad de especies, más de las que se esperaría, en función del área que ocupan a nivel global (Dirzo 1991; Erwin 1991). De esta manera, aunque este tipo de ecosistema ocupa tan sólo el 7% de la superficie terrestre, se estima que mantiene entre la mitad y las tres cuartas partes del total de especies que habitan el planeta (Whitmore 1991). A la par de esta gran riqueza, hay evidencia de la existencia de una importante cantidad de endemismos, por lo menos en el caso de las plantas (Gentry 1986; Orians et al. 1996).

La sobresaliente biodiversidad de este ecosistema ofrece en su conjunto una serie de bienes a la humanidad, que incluyen artículos de uso diario, tales como maderas, plantas de ornato, frutas, vegetales, fibras, gomas, resinas, aceites, grasas, ceras y sustancias químicas utilizadas en la industria farmacéutica. Cabe resaltar que todos estos recursos (con excepción de la madera) han sido poco estudiados en cuanto a su potencial para la explotación sustentable. Hoy en día, menos del 0.1% de las especies conocidas son utilizadas por el hombre (Laurance 1999). Por otro lado las selvas tropicales son fuente de servicios ecológicos como la regulación climática local, el mantenimiento del suministro de agua y la regulación de la precipitación, la protección de la capa del suelo, el almacenamiento de carbono, así como el mantenimiento de los ciclos geoquímicos (Myers 1993; Laurance 1999; Dirzo 2001). Así mismo, las selvas tropicales han sido un importante escenario para el desarrollo y mantenimiento de diversas culturas indígenas. En México, éstos hábitats están ocupados por 23 grupos étnicos que constituyen una población de 1.6 millones de personas, de los cuales los nahuas representan casi el 40%, seguidos por los totonacas, huastecos, zoques y lacandones (Toledo 1996).

El 50% de la superficie de estos ecosistemas, se encuentra en la región de Indo-Malasia y en África. El otro 50% se encuentra distribuido en el continente americano, siendo

la Amazonía Brasileña la región que contiene la mayor extensión. De ahí continúa hacia el norte extendiéndose hacia Colombia y Centroamérica encontrando su límite más norteño en la selva de Los Tuxtlas, en México (Dirzo y Miranda 1991b; Archibold 1995).

En total estas selvas comprendían un área de 11.1 millones de ha, es decir un 5.6% del área del país, a principios de los años 90's (Dirzo y García 1992), y albergan entre un 20 y 30% del total de especies de plantas endémicas registradas de México (Toledo 1988). Sin embargo, en la actualidad las selvas húmedas enfrentan serias amenazas que ponen en peligro su existencia, siendo la más sobresaliente la deforestación (Goldsmith 1998).

Deforestación y Fragmentación

Causas y tasas de deforestación

A nivel mundial, la deforestación de los ecosistemas tropicales ha sido estimada en 150,000 Km² por año (1.2% anual) (Whitmore 1997), causando la pérdida y fragmentación de éstos. Dichos hábitats originalmente cubrían una extensión de aproximadamente 14.5 millones de Km², de los cuales sólo se conservan 7.5 millones de Km², lo que significa una reducción a la mitad de su extensión original (Myers 1993). Whitmore y Sayer (1992) sugieren que, asociado a la deforestación en el periodo comprendido de 1600 a 1992, se perdieron 83 especies de mamíferos, 113 especies de aves y 384 especies de plantas vasculares de las selvas tropicales. Las tasas de conversión de la selva son muy variables dependiendo de la región, siendo más vulnerables las áreas más accesibles, con suelos bien drenados, y con una topografía moderada (Laurance 1999).

Para el caso de las selvas húmedas mexicanas, se ha estimado que en la década de 1980 se perdían 501 000 ha por año, cifra que corresponde a una tasa anual del 2% (Maser *et al.* 1997).

La historia del proceso de deforestación en México se remonta al periodo colonial (Siglos XVI y XVII) (González 1992), y tuvo su auge en la década de los 60's, debido a los

proyectos "de desarrollo", así como a generosos subsidios a la ganadería. Esto propició una conversión extensiva de las áreas forestales, ocupando la ganadería un poco más del 60% del área total del país, mientras que los terrenos agrícolas ocupaban un 14% adicional (Masera *et al.* 1992). La deforestación continuó durante los años 80's, en buena medida fomentada por la crisis económica del país y la profunda pobreza rural (Masera *et al.* 1992).

Hasta el presente, la actividad ganadera ha sido el principal factor de deforestación en la zonas tropicales (Toledo 1990; Dirzo y García 1992; Masera *et al.* 1992; Myers 1993; Dirzo 1994; Gonzalez *et al.* 1997). En la década de los 80's la conversión a terrenos agrícolas constituía un 13% del total, mientras que las actividades de extracción diversificada sumaban apenas un 4% de la conversión total (Masera *et al.* 1992).

Consecuencias de la Deforestación

Una consecuencia del proceso de deforestación es la fragmentación del hábitat, es decir, parches de vegetación rodeados de potreros y/o campos agrícolas (Wilcove *et al.* 1986; Saunders *et al.* 1990; Murcia 1995). Este proceso trae consigo cuatro efectos: 1) Reducción del hábitat, 2) Pérdida de la heterogeneidad espacial, 3) Aislamiento y 4) Efecto de borde (Wilcove *et al.* 1986; Saunders *et al.* 1990; Meffe y Carroll 1994; Murcia 1995). La consecuencia última de dichos efectos es la extinción de especies y poblaciones.

1) Reducción del hábitat

La fragmentación comienza con la reducción de la matriz de vegetación. No obstante, conforme los claros se vuelven más grandes o abundantes, se convierten en la matriz circundante, y la conectividad de la vegetación original se rompe (Meffe y Carroll 1994), quedando fragmentos en diferentes posiciones, tipos de suelo, topografía, tamaño, forma, aislamiento y grado de alteración (Saunders *et al.* 1990; Lord y Norton 1990).

2) Heterogeneidad del paisaje

Una consecuencia común de la fragmentación es por un lado el incremento de la heterogeneidad espacial del hábitat (Wilcove *et al.* 1986) en el sentido de que la diversidad no queda distribuida en patrones uniformes, sino que se producen áreas dominadas por una o pocas especies, mientras otras áreas presentan una mezcla de especies, modificando la conformación estructural de las comunidades naturales (Meffe y Carroll 1994). Por otra parte, a nivel de paisaje se produce una heterogeneidad a una escala más amplia por la variedad de usos del terreno, además del hábitat natural.

Todos los paisajes naturales están conformados por mosaicos o parches, y las fronteras entre éstos son los ecotonos. Por ejemplo, la distribución de los tipos de vegetación típicamente está relacionada con cambios en el suelo, la altitud y la pendiente. Los disturbios naturales también proporcionan heterogeneidad; tal es el caso del proceso de sucesión subsecuente en los claros. La pregunta que surge entonces es: si esta heterogeneidad o distribución en parches es uno de los determinantes de la biodiversidad, ¿por qué la fragmentación producto de las actividades antropogénicas es vista como un proceso deletéreo para la biota? La respuesta radica en al menos cuatro diferencias de gran significado ecológico :

- 1.- Un paisaje natural, si bien está compuesto de mosaicos o parches, presenta una gran estructura interna, mientras que un paisaje fragmentado, está conformado por tierras de cultivo, áreas de manejo forestal, en la mayoría de los casos con dominancia de una o pocas especies.
- 2.- Los paisajes naturales tienen un contraste menor entre los parches adyacentes que un paisaje fragmentado y, por lo tanto, un efecto de borde menos pronunciado (Primack 1993) .
- 3.- Ciertos atributos de los paisajes fragmentados, como los caminos y las actividades humanas aledañas, en general representan amenazas a la viabilidad de las poblaciones (Meffe y Carroll 1994).

4.- En los paisajes naturales los parches mantienen una interrelación. En contraste, en los paisajes fragmentados la mayoría de los fragmentos remanentes generalmente pierden comunicación entre ellos, o dicha interconexión se ve seriamente limitada.

3) Efectos de insularización y área (aislamiento)

Los estudios sobre la fragmentación del hábitat en general se han analizado en el marco de la Teoría de Biogeografía de Islas (MacArthur y Wilson 1967), en donde los fragmentos son vistos como "islas" en un mar de matriz transformada (p.ej. pastizales). Sin embargo, cabe señalar que un fragmento no siempre representa un hábitat insular. Esto debido principalmente al hecho de que en muchos de los casos los fragmentos no quedan totalmente aislados de otros fragmentos y de la inmigración de ciertas especies, sino que algunas veces mantienen contacto entre sí (Harris y Silva-López 1992). A su vez los efectos de una matriz de agua comparados con los de un sistema antropogénico son muy diferentes.

Actualmente existen dos teorías para explicar la relación especie-área: La Teoría del Equilibrio y la Teoría de la Diversidad del Hábitat. La primera, propuesta por MacArthur y Wilson (1967), predice que el número de especies en una isla es consecuencia del balance entre las tasas de colonización y extinción. Esta teoría propone que el número de especies suele fluctuar alrededor de un valor de equilibrio, el cual es directamente proporcional al tamaño de la isla, e inversamente proporcional a la distancia de otras fuentes de especies. La teoría de la diversidad del hábitat (Lack 1969) supone que islas de tamaño grande tienden a contener más hábitats y por consiguiente tendrán más especies.

Estas teorías no son mutuamente excluyentes y existe evidencia que apoya ambos puntos de vista (Speight *et al.* 1999). Si bien estos marcos conceptuales han sido de gran utilidad, aún queda mucho por hacer en cuanto a su aplicación en estudios de fragmentación.

Los procesos causantes de la fragmentación del hábitat difieren en su impacto, así como en los patrones espaciales resultantes. Estos últimos han sido categorizados de la siguiente manera:

1.- Fragmentación regresiva. Ocurre en una dirección y sólo en un borde del fragmento, de tal manera que las actividades antropogénicas empujan el borde hacia el interior (Fig. 1A).

2.- Fragmentación envolvente. Sucede cuando las presiones sobre el fragmento ocurren en todos los bordes y no sólo en uno como el caso anterior, provocando una contracción aún mayor del área. Aunado a ello en este tipo de fragmentación también aumentará el área de borde (Fig 1B).

3.- Fragmentación divisiva. Esta es causada cuando se construyen caminos, o brechas de una magnitud considerable, de tal manera que interrumpen el libre flujo de organismos dentro del área dividida (Fig. 1C).

4.- Fragmentación intrusiva. Este tipo de fragmentación en general es producto de los planes de manejo por parte de las empresas forestales. En esencia, se refiere a la remoción de vegetación dentro del fragmento, creando "claros", los cuales van a propiciar un cambio en la composición estructural del sitio (Fig. 1D).

5.- Corredores de vegetación ribereña, que consiste en dejar árboles en las orillas de ríos o arroyos circundante a los ríos (Fig. 1E) (Harris y Silva-López 1992; González *et al.* 1997).

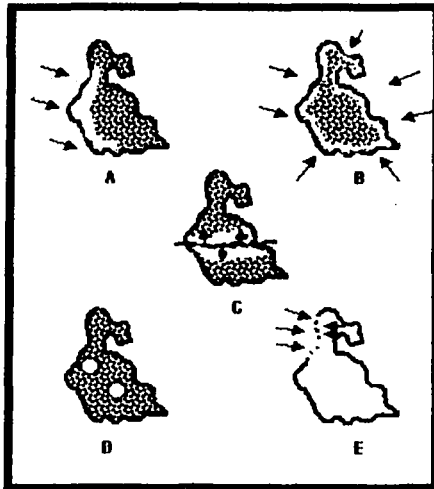


Figura 1. Tipos de fragmentación: fragmentación regresiva (A); fragmentación envolvente (B); fragmentación divisiva (C), fragmentación intrusiva y corredores de vegetación ribereña (D). (Tomado de Harris y Silva-López 1992).

Es conocido que la viabilidad de ciertas poblaciones depende del movimiento de los individuos. Muchas especies de animales requieren una mezcla de diferentes hábitats y recursos (por ejemplo, sitios para obtener alimento o para la anidación) (Wilcox 1980; Primack 1993; Meffe y Carroll 1994) razón por la cual la sobrevivencia de muchas especies dependerá de su capacidad de movilidad entre fragmentos. Algunas especies de aves, mamíferos e insectos son incapaces de cruzar aún pequeñas distancias de áreas abiertas, debido a limitaciones fisiológicas o bien por el hecho de ser más vulnerables al ataque por depredadores. Esto limitaría las interacciones en las que participan estos organismos, en fragmentos pequeños y alejados de la selva continua (Duelli 1990; Primack 1993; De Vries et al. 1996; Laurance y Laurance 1999). Así, las plantas que dependen de ciertas especies de animales para su dispersión y/o polinización (Powell y Powell 1987; Jennersten 1988; Aizen y Feinsinger 1994; Bruna 1999) también se verán afectadas. El resultado será que los

fragmentos no serán colonizados por algunas especies y que con el tiempo las poblaciones sufran altos niveles de homocigosis, o deriva génica, producto de la reducción del tamaño poblacional resultando en un aumento en la probabilidad de extinción (Primack 1993; Caughley 1994; Young *et al.* 1996; Nason *et al.* 1997).

Los efectos de la fragmentación conducentes a la extinción serán mayores para aquellas especies de distribución restringida como es el caso de las especies endémicas y/o raras (Gentry 1986). Así como para las especies con bajas capacidades reproductivas, con requerimientos muy especializados o particulares, y aquellas que requieren grandes territorios o que existen en bajas densidades (Aizen y Feinsinger 1994; Didham *et al.* 1996; Thébaud y Strasberg 1997).

Los patrones de fragmentación, traen como consecuencia la formación de un ecotono nuevo, correspondiendo a la zona de contacto entre la vegetación natural remanente y la matriz transformada. Este ecotono es el responsable del llamado efecto de borde. Los bordes son las fronteras entre la selva y la matriz que la rodea, es decir son la zona de transición entre los dos sistemas (Murcia 1995).

4) Efecto de Borde

Los efectos de borde son muy diversos, y van desde cambios en el microclima hasta la alteración de procesos ecosistémicos (Saunders *et al.* 1990; Murcia 1995; Laurance 2000). La interacción entre el tamaño y la forma de los fragmentos interactúan y determinan la magnitud del efecto de borde, de tal manera que las influencias climáticas externas serán mayores en fragmentos pequeños y/o de forma irregular, mientras que fragmentos de tamaño grande y forma circular tendrán un área interior menos afectada por el efecto de borde (Laurance y Yensen 1991).

Cambios en el microclima

Como resultado de la remoción de la biomasa vegetal y la consecuente modificación de la complejidad estructural, la superficie de la selva expuesta al borde aumenta,

incrementándose la temperatura (Kapos 1989; Nichol 1994; Newmark 2001), la incidencia de luz (Williams-Linera 1990a; MacDougall y Kellman 1992) y la velocidad del viento (Ferreira y Laurance 1997), y disminuyendo la humedad relativa del aire y del suelo (Lovejoy et al. 1986; Kapos 1989; Bierregaard et al. 1992; Camargo y Kapos 1995). Así mismo, aumenta la probabilidad de inundaciones, las cuales a su vez propiciarán la erosión del suelo, un aumento en la salinidad, así como un incremento en el transporte de materiales (Saunders et al. 1990), tales como sales almacenadas, nutrientes y pesticidas provenientes de las tierras de cultivo (Saunders et al. 1990; Murcia 1995). Estos factores covarían de forma antagónica, sinérgica y con retroalimentación entre ellos (Murcia 1995).

La intensidad de los factores abióticos también está determinada por: la orientación, la fisonomía y la edad del fragmento. La primera determina la dirección de la radiación solar, mientras que la fisonomía o estructura de la vegetación influyen la cantidad de luz que llega al suelo, y amortiguan el impacto de los factores abióticos (Saunders et al. 1990; Williams-Linera 1990a; Matlack 1993; Murcia 1995; Didham y Lawton 1999; Gehlhausen et al. 2000). A su vez, la edad o tiempo de creación del fragmento también puede determinar la magnitud y la extensión del efecto de borde, debido a que, con el tiempo, los bordes estarán más densamente poblados por plantas heliófitas y por tanto sufrirán un cambio en la estructura y composición de la vegetación en la zona de contacto entre la selva remanente y la matriz transformada (Camargo y Kapos 1995; Kapos et al. 1997).

Consecuencias Biológicas

Si bien el impacto de la fragmentación sobre la diversidad de especies fue reportado desde 1855 por De Candolle (Harris y Silva-López 1992), fue hasta la década de los 70's que comenzó su investigación formal (Laurance y Bierregaard 1997).

Los efectos de la fragmentación sobre la biota pueden ser vistos a diferentes niveles de organización, desde cambios en las frecuencias génicas de las poblaciones, hasta la alteración de grandes procesos ecosistémicos (Klein 1989; Saunders et al. 1990; Primack 1993; Murcia 1995; Zudeima et al. 1996; Laurance 2000). Estos efectos están influenciados por las características inherentes al aislamiento —tiempo de separación,

distancia entre fragmentos, y el grado de conectividad entre ellos— (Saunders *et al.* 1990; Turner 1996; Maguara *et al.* 2001), así como por la escala a la cual el paisaje ha sido fragmentado (Lord y Norton 1990).

Los cambios en las variables microclimáticas producto del efecto de borde en la mayoría de los casos son la causa principal de los efectos mencionados anteriormente. A nivel de ecosistema se ha visto que la alteración en los niveles de humedad del suelo y aire producto del aumento en la velocidad del viento y las altas temperaturas en el borde del fragmento, pueden alterar las características del suelo. Esto a su vez afecta la densidad, actividad y composición de especies de los microorganismos invertebrados descomponedores de materia, a través de cambios en el hábitat y disponibilidad de alimento, lo que conlleva a cambios en las tasas de reciclaje de nutrientes (Klein 1989; Saunders *et al.* 1990; De Vries 1996; Didham *et al.* 1996). A su vez, también se ha demostrado que los flujos de agua pueden ser alterados, ya que la remoción de la vegetación provoca cambios en las tasas de interceptación de lluvia y evapotranspiración (Camargo y Kapos 1995).

Estos cambios microclimáticos también ejercen una gran influencia sobre el número, abundancia y distribución de muchas especies, de tal manera que con el tiempo el número de especies disminuirá (Lovejoy *et al.* 1986; Saunders *et al.* 1990; Primack 1993; Dale *et al.* 1998; Goldsmith 1998; Sizer y Taner 1999; Laurance *et al.* 2001). Este proceso, conocido como “relajación de especies” es una consecuencia inevitable del aislamiento y reducción del área (Saunders *et al.* 1990; Harris y Silva-López 1991; Cutler 1991).

Para el caso de las plantas se ha demostrado que estos cambios en el microclima traen como consecuencia un aumento en la mortalidad de plántulas (Sizer y Taner 1999), daño físico a la vegetación debido a un incremento en la evotranspiración y desecación, así como por disminución en la humedad. Con frecuencia esto causa en última instancia la muerte de los árboles (Lovejoy *et al.* 1986; Saunders *et al.* 1990; Williams-Linera 1990b; Ferreira *et al.* 1997). Como resultado de esta muerte aumenta la disponibilidad de claros de regeneración, permitiendo con ello el reclutamiento, particularmente de especies pioneras o

demandantes de luz, lo que resulta en un crecimiento notable de vegetación secundaria; restringiendo la distribución de la especies tolerantes a la sombra al interior del fragmento (Lovejoy et al. 1986; Wilcove et al. 1986; Williams-Linera 1990a; Turner y Corlett. 1996; Laurance y Bierregaard. 1997).

El cambio en la composición de especies también está influenciado por el incremento en la velocidad del viento, de manera que éste aumenta la transferencia de semillas, polvo, insectos y enfermedades de la matriz circundante (Saunders et al. 1990; Murcia 1995). La alteración de los niveles de humedad del suelo puede influenciar el banco de semillas. Por otro lado la erosión provocará cambios en los patrones de drenaje y la producción de nuevos substratos disponibles para la colonización de las plantas.

La penetración del efecto de borde es muy variable. Por ejemplo, la distancia hasta la cual el efecto de borde influencia los factores microclimáticos va desde los 15 m hasta 500m (Williams-Linera 1990a; Laurance 1991). La respuesta de la biota también es diversa, de tal manera que en algunos casos encontramos algún cambio detectable con respecto a la distancia al borde y en otros encontramos que no existe diferencia alguna. En la Tabla 1, se ilustran algunos ejemplos para las variables temperatura del aire y suelo, déficit de la presión de vapor de agua, incidencia de luz, y la presencia de sustancias químicas en el suelo. En la mayoría de los casos se registraron valores altos de estas variables en el borde del fragmento, mientras que la humedad del suelo y aire son mayores en el interior. Sin embargo, también se ha sugerido que el patrón puede ser contrario o inexistente.

Respecto a los factores bióticos y en particular a la vegetación, de los trabajos reportados en la Tabla 1, once de ellos señalan que los valores de las variables asociadas a la vegetación fueron mayores en el borde. En contraste, sólo en siete casos se reportó que estas variables fueron menores en el borde y en ocho de los casos no hubo cambio respecto a la distancia al borde. Por su parte, para el caso de la abundancia y riqueza de especies de plantas, la primera parece ser menor en los bordes mientras que la segunda muestra el patrón contrario. En contraste, los insectos son más abundantes en el borde o no son

afectados por este; sin embargo, al igual que para el caso de procesos e interacciones bióticas, los estudios son muy limitados. Un aspecto relevante de la Tabla 1 es que, en varios de los casos, en el mismo estudio se han observado patrones de respuesta contrarios ó sin cambio, lo que nos sugiere que el efecto de borde es hasta ahora en gran medida impredecible.

Según Murcia (1995) esta falta de consenso puede ser atribuida a diferencias en la metodología de medición de las variables, ausencia de réplicas y controles, así como inconsistencias en la definición del borde. Newmark (2001) además enfatiza que los gradientes microclimáticos son muy dinámicos e inconstantes por lo que no necesariamente varían de manera uniforme con respecto a la distancia al borde (Camargo y Kapos 1995).

En contraste con las distancias de penetración mencionadas anteriormente, algunos estudios han demostrado que la magnitud del efecto de borde puede alcanzar distancias de hasta 2 km o más, en particular en lo referente a la tasa de reclutamiento de árboles, invasión por especies exóticas y sobrevivencia de grandes carnívoros (Laurance 2000).

En términos de la susceptibilidad de las especies, el efecto de borde no resulta igualmente deletéreo para todas las especies. De hecho para algunas parece no tener efecto alguno, como es el caso de algunas especies de ranas en Brasil (Gascon 1993), mientras que para algunas especies de plantas, inclusive, parece ser "favorable". Ejemplo de lo anterior es el caso de algunas especies de los géneros *Cecropia* y *Vismia* en la Amazonía Central (Didham y Lawton 1999).

Tabla 1. Síntesis de estudios del efecto de borde sobre los factores abióticos y bióticos. Los valores dentro del paréntesis son la distancia de penetración y los superíndices indican las referencias. Los signos de interrogación indican que no se sabe la distancia a la que el borde tiene un efecto detectable (Modificada de Murcia 1995).

VARIABLE	VALORES MAYORES EN EL BORDE	VALORES MENORES EN EL BORDE	SIN DIFERENCIA
ABIÓTICOS			
- Humedad del aire (%)	(240) ⁴	(50) ¹⁹ (80) ¹⁰ (40) ²⁹	19
- Déficit de la presión de vapor de agua (Kpa)	(20) ¹⁴ (50) ¹⁹ (50) ²⁹ (13y 184) ⁵ (60) ¹⁵		19, 22, 2
-Temperatura del aire (°C)	(20) ¹⁴ (24) ¹⁹ (15) ²⁹ (60) ⁴ (50) ²⁹		19, 10, 29
-Temperatura del suelo (°C)	(60) ⁴	(10) ²⁹	
-Incidencia del viento (m s ⁻¹)	(240) ⁴		
-Luz (PAR) (μ mol m ⁻² s ⁻¹)	(20) ¹⁴ (44) ¹⁹		19
-Humedad del suelo (%)	(20) ²	(40) ¹⁴ (40) ¹⁰ (20) ¹⁵	14, 4, 6
-Substancias en el suelo (%)	(50) ¹⁴ (?) ³		
BIÓTICOS			
Vegetación			
-Densidad (individuos/m ²)	(15) ²³ (30) ²⁴ (20) ²⁹ (?) ³⁰	(56) ⁵ (?) ³⁰ (50) ¹	5, 23, 30, 1, 28
-Área basal (m ² ha ⁻¹)	(15) ²⁴		5, 30
-Cobertura del dosel (%)		(44) ⁵ (150) ¹⁶ (40) ¹⁰ (?) ²⁸	29
-Densidad de lianas (tallos/ha)	(100) ¹⁷	(?) ¹⁶	
-Reclutamiento (%)	(100) ¹⁶ (10) ²⁶		
-Crecimiento (cm cm ⁻¹ /año)	(53) ⁵ (?) ²⁹ (10) ²⁶		25
-Emergencia (%)	(?) ²¹	(?) ²¹	25, 21
-Mortalidad (%)	(56) ⁵ (?) ²⁹ 24(100) ⁹ (25) ²⁶	(?) ²¹	29, 26, 12

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

Tabla 1. Continúa

VARIABLE	VALORES MAYORES EN EL BORDE	VALORES MENORES EN EL BORDE	SIN DIFERENCIA
Composición de plantas y riqueza.			
-Riqueza de especies	(10) ²⁰ (15) ²⁴	(7) ²⁹	20
-Composición de especies (Individuos/m ²)		(7) ²⁰ (45) ³⁰	23, 29
Insectos			
-Abundancia (N° de individuos Capturados)	(52-105) ⁷ (7) ¹³		7
Procesos			
-Descomposición de materia (% de pérdida de hojarasca / día)	(50) ⁸		8
Interacciones Bióticas			
-Depredación de semillas (%)		(200) ²⁵	12
-Herbivoría (%)	(7) ²⁷ (7) ²¹		21

1.- Benitez-Malvido 1998; 2.- Camargo y Kapos 1995; 3.- Corel 1991; 4.- Chen *et al.* 1995; 5.- Chen *et al.* 1992; 6.- Didham y Lawton 1999; 7.- Didham *et al.* 1998; 8.- Didham 1998; 9.- Ferreira y Laurance 1997; 10.- Gehlhausen *et al.* 2000; 11.- Hester y Hobbs. 1992; 12.- Holl y Lulow 1997; 13.- Jokimäri *et al.* 1998; 14.- Kapos 1989; 15.- Kapos *et al.* 1997; 16.- Laurance y Yensen. 1991; 17.- Laurance y Bierregaard 1997; 18.- Laurance *et al.* 1998; 19.- Matlack 1993; 20.- Matlack 1994; 21.- Meiners *et al.* 2000; 22.- Newmark 2001; 23.- Paliik y Murphy 1990; 24.- Ranney *et al.* 1981; 25.- Restrepo y Vargas 1999; 26.- Sizer y Taner. 1999; 27.- Sork 1983; 28.- Turton y Freiburger 1997; 29.- Williams-Linera 1990a; 30.- Williams-Linera 1990b; 31.- Williams-Linera *et al.* 1998; 32.- Willson y Crome 1989.

Herbivoría y efecto de borde

La herbivoría es una de las interacciones más antiguas según el registro fósil (periodo Devónico) (Price 1997), y se define como el consumo de tejidos y fluidos vegetales por parte de animales (Crawley 1983; Schowalter 2000). En esta interacción casi la mitad de las especies de organismos macroscópicos de la tierra están involucrados (48% de las especies conocidas) (Coley y Barone 1996; Price 1997), siendo el grupo de las plantas (22%) y el de los insectos folívoros (26%) los principales participantes, por lo que resulta evidente que una

gran proporción de la biota planetaria, particularmente en los sistemas tropicales, la constituyen especies involucradas en la herbivoría (Price 1997). A la par, aunque en estos ecosistemas los insectos folívoros contribuyen con tan sólo un 5% a la biomasa total (Archibold 1995), son los causantes de la mayor parte del consumo primario, ya que el 75% del total del daño anual del follaje se debe a éstos (Coley y Barone 1996).

La herbivoría es un proceso clave, que tiene consecuencias a diferentes niveles de organización tales como ecosistemas, comunidades, poblaciones e individuos. A nivel de ecosistema se ha documentado que además de abrir el flujo de materiales hacia la cadena de los consumidores, los herbívoros influyen el reciclaje y conservación de nutrientes (Price 1997). A nivel de comunidad los herbívoros pueden alterar la diversidad, densidad y fenología de las plantas dentro de la misma (Janzen 1970; Mattson y Addy 1975; Connell y Slater 1977; Crawley 1983; Dirzo 1987; Dirzo y Miranda 1990 ; Schupp 1990; Schowalter 2000).

En el caso de las poblaciones, en la mayoría de los estudios se han reportado efectos negativos de la herbivoría sobre diferentes componentes de la adecuación (crecimiento, reproducción y sobrevivencia) de las plantas (Dirzo 1984). Estos efectos están asociados con la remoción del área fotosintética, con la reducción en la producción de polen, semillas o néctar, con la dispersión y/o facilitación del establecimiento de infecciones causadas por la introducción de organismos patógenos (García-Guzman y Dirzo 2001) así como con la interrupción de transporte de nutrientes, agua u hormonas (Speight et al. 1999). Sin embargo, en algunos casos, también se ha documentado que la herbivoría puede estimular el crecimiento de ciertas especies (Detling y Dyer 1981).

Debido al impacto negativo de los herbívoros sobre las plantas, se ha sugerido que la herbivoría tiene el potencial de operar como presión selectiva que genera respuestas adaptativas por parte de las plantas, tales como los mecanismos de defensa (Marquis y Braker 1994; Price 1997; Crawley 1997). Los mecanismos defensivos de las plantas pueden agruparse en dos: la tolerancia y la resistencia. La primera hace referencia a la capacidad de las plantas de soportar y/o compensar el daño (Karban y Baldwin 1997). En

general, las especies tolerantes presentan tasas altas de crecimiento, lo que les permite compensar y reponer el tejido perdido en un tiempo relativamente corto. Los mecanismos de tolerancia incluyen ajustes fisiológicos y estructurales, así como la reasignación de recursos dentro de las plantas (Karban y Baldwin 1997; Speight *et al.* 1999).

En contraste, la resistencia implica el despliegue de atributos que impiden o limiten el consumo de sus tejidos (Rosenthal y Kotanen 1994). Dentro de éstos encontramos las defensas mecánicas (espinas, tricomas estructurales o glandulares, superficies cerosas, dureza del tejido), bióticas (atracción de los enemigos naturales de los herbívoros por parte de las plantas) y químicas (metabolitos secundarios) (Karban y Baldwin 1997).

Los niveles de defensa química y por consiguiente los niveles de herbivoría varían entre partes de un individuo, entre individuos y entre poblaciones de una misma especie, así como entre diferentes especies (Price 1997; Speight *et al.* 1999). Por lo anterior, y por la universalidad de los metabolitos secundarios en el reino vegetal, se han desarrollado un conjunto de teorías que intentan explicar la variación en la defensa. Dichas teorías se han propuesto considerando algunos factores como el efecto del ambiente físico, los costos de la defensa, la probabilidad de encuentro de la planta y el impacto de la herbivoría sobre las plantas. Entre las más relevantes están la Teoría de la Defensa Óptima (Rhoades y Cates 1976), la Hipótesis del Estrés Ambiental (White 1984) y la Teoría de la Disponibilidad de los Recursos (Coley *et al.* 1985). Estas teorías están basadas en un marco teórico ecológico y evolutivo, y generan predicciones sobre los niveles esperados de defensa en especies de historias de vida contrastantes, los costos de la producción de defensa en función de la calidad del ambiente, y sobre la magnitud de la especificidad de los interactuantes.

Teoría de la defensa óptima

Postulada por Rhoades y Cates (1976), esta teoría propone que dado que existe un compromiso entre asignar recursos a la defensa o al crecimiento y reproducción, la variación en los niveles de defensa dependerá del costo energético de las mismas, y de la probabilidad del daño. En síntesis, aquellas defensas que maximicen los beneficios de

reducir la herbivoría, comparadas con su costo, representan una "defensa óptima" (Cates y Orians 1975).

Hipótesis del estrés ambiental

Esta teoría fue postulada por White (1984), quien sugiere que las plantas que están bajo algún estrés fisiológico representan alimento de alta calidad para los insectos herbívoros. Como resultado del estrés ambiental, se promueve la concentración de aminoácidos y azúcar libre en los tejidos, y esto a su vez aumenta el valor nutricional de los tejidos para los herbívoros y por consiguiente los niveles de daño. Por ejemplo, se ha visto que un aumento en la disponibilidad de luz resulta en la disminución de ciertos glucosinolatos en *Cardamine latifolia* (Brassicaceae), provocando un aumento de casi cuatro veces en los niveles de herbivoría (Louda y Rodman 1983).

Hipótesis de la disponibilidad de recursos

Esta hipótesis propone que la defensa de las plantas dependerá de la tasa intrínseca de crecimiento y de la cantidad de recursos disponibles en el ambiente (Coley et al. 1985), de tal manera que en ambientes pobres en algún recurso limitante (como la luz en el caso de las selvas tropicales húmedas), las especies que crecen en estos sitios tienen una tasa de crecimiento lenta, restringiendo la compensación del daño en las hojas, por lo que es común una alta asignación de recursos a la defensa. En cambio, las especies que crecen en sitios con alta disponibilidad de recursos (p. ej. claros en las selvas tropicales), despliegan tasas de crecimiento altas y una gran capacidad de recambio foliar. Estas plantas pueden tolerar el daño mediante un crecimiento rápido por lo que no invierten mucho en caracteres de resistencia. El primer grupo de especies estaría ejemplificado por las especies tolerantes a la sombra, y el segundo por las especies pioneras, demandantes de luz (Dirzo 1987).

Consecuencias del efecto de borde sobre la herbivoría

Es sobresaliente el hecho de que las interacciones bióticas y en particular las posibles repercusiones del efecto de borde sobre la herbivoría han recibido muy poca atención (Turner 1996; Zudeima *et al.* 1996). Sin embargo, es previsible que esta interacción sea muy sensible a las perturbaciones antropogénicas (Barone 1998).

En principio la herbivoría puede verse influenciada tanto por las características del fragmento (tamaño, forma, aislamiento, edad), como por el efecto de borde y en particular por los cambios en los factores abióticos, dado que éstos afectan el número y abundancia de las especies de las comunidades de plantas (Williams-Linera 1990 a y b), insectos (Didham *et al.* 1996; Ozzane *et al.* 1997; Jokimäri *et al.* 1998;), así como de sus depredadores y parasitoides (Kareiva 1987; Roland 1993; Kruess y Tschamtké 1994; Didham *et al.* 1996). Por otra parte también es probable que el éxito reproductivo y de dispersión, así como las tasas de crecimiento, asignación de recursos (Benedict y Halfield 1988; Speight *et al.* 1999; Schowalter 2000), y la calidad del recurso vegetal pueden ser alterados. Estos cambios pueden ser negativos, positivos, o neutros tanto para las plantas como para los insectos herbívoros.

Para el caso de las plantas se ha demostrado que un aumento en la temperatura y la subsecuente disminución en la humedad, pueden provocar cambios fisiológicos que afectan la expresión de la resistencia, de manera que se incrementan los niveles de defensa química (Holtzer *et al.* 1988); también existen cambios a nivel morfológico como alteraciones en la superficie de las hojas y/o del estado nutricional de las plantas, o el enrollamiento de las mismas. Los insectos que se alimenten de dichas plantas pueden tener alteraciones en el crecimiento, desarrollo, reproducción, sobrevivencia y/o comportamiento, resultando en una disminución de los niveles de daño (Benedict y Hatfield 1988).

En contraste, también existe evidencia de que niveles bajos de humedad provocan situaciones de estrés que hacen a las plantas más susceptibles al ataque por los insectos herbívoros (Speight *et al.* 1999) ya que el estrés hídrico puede provocar un incremento en la concentración de nutrientes (principalmente nitrógeno soluble) (Landsberg 1990; Louda y

Collinge 1992), que afectan positivamente la sobrevivencia de los herbívoros. Un mecanismo adicional es que las plantas bajo estrés hídrico pueden reducir la concentración de metabolitos secundarios (White 1984).

Bajo este mismo contexto de efectos negativos sobre las plantas, se ha demostrado que los enemigos naturales de los herbívoros son más susceptibles a la fragmentación que los insectos herbívoros (Didham *et al.* 1996), de manera que sus poblaciones se ven reducidas en fragmentos pequeños y aislados (Kareiva 1987; Tschamtkke 1992;). En última instancia esto causaría un aumento en la población de herbívoros y por lo tanto en los niveles de herbivoría en dichos sitios. A la par, debido a que las condiciones térmicas en el borde son mayores que en el interior, el desarrollo de algunas larvas de insectos puede ser más rápido, reduciendo así el tiempo de exposición a los depredadores y parasitoides (Roland 1993).

Así mismo, un aumento en la exposición de luz puede incrementar la producción de follaje, las tasas de crecimiento, la sobrevivencia y la condición nutritiva de las plantas. Esto a su vez, puede incrementar las tasas de herbivoría, por un aumento de tejido joven, el cual representa un alimento de mejor calidad nutricional para los insectos herbívoros (Murcia 1995; Coley y Barone 1996).

Por otra parte, la fragmentación también puede afectar esta interacción debido a que muchas de las especies involucradas típicamente presentan una menor capacidad de dispersión rápida a larga distancia, por lo que pueden disminuir su capacidad de recolonización de nuevos hábitats (Duell 1990; Jokimäri *et al.* 1998; Schowalter, 2000).

El tamaño del fragmento también puede modificar la herbivoría a través de cambios en las poblaciones de herbívoros. Por ejemplo, Benítez-Malvido (1995) y Zenteno (2001) encontraron que la abundancia de herbívoros así como los niveles de herbivoría fueron mayores en la selva continua, comparada con los fragmentos.

En suma, podemos decir que la interacción de los factores bióticos y abióticos pueden tener efectos directos, dados por la vulnerabilidad de las especies a modificaciones

en los valores de temperatura, disponibilidad de agua y luz, o indirectos a través de cambios en la calidad y disponibilidad del recurso y en la abundancia de enemigos naturales.

Las respuestas de las plantas a los cambios abióticos (microclima) y bióticos (herbivoría), en última instancia se ven reflejados en las tasas de crecimiento y sobrevivencia. Para el caso de las selvas tropicales húmedas la luz es uno de los factores limitantes para el crecimiento y germinación de la mayoría de las especies, dado que la luz que incide en el dosel va disminuyendo de tal manera que al suelo apenas llega entre el 1 y 3% de ella (Dirzo 1994). Por ello, en estos ecosistemas el acceso a este recurso está dado por la formación de claros, producto de la caída de árboles o ramas, debido a vientos, tormentas, enfermedades, incidencia de rayos, muerte por vejez o a la combinación de esos eventos (Whitmore 1991). Con base en la capacidad de las plantas para tolerar las condiciones dadas por la formación de los claros, éstas se han clasificado en tres categorías (Denslow 1980):

- a) Las especialistas en claros grandes ó pioneras. Son especies intolerantes a la sombra y que requieren una gran incidencia de luz así como temperaturas altas para su germinación y crecimiento.
- b) Las especialistas en claros pequeños. Germinan en la sombra pero requieren de las condiciones generadas por los claros para su crecimiento.
- c) Las especies tolerantes a la sombra. Especies que pueden permanecer en la sombra en todos los estadios de crecimiento y son especialistas para crecer en el sotobosque.

Es previsible que las condiciones del borde pudieran ser apropiadas para las especies pioneras, mientras que podrían ser más estresantes para las especies tolerantes. La respuesta de ambas historias de vida al efecto de la herbivoría es conocida: las especies de rápido crecimiento presentan menor defensa química y por tanto altas tasas de herbivoría, en comparación con las especies de lento crecimiento (Coley y Barone 1996). Sin embargo, existe muy poca evidencia que describa cómo los cambios microclimáticos en el

borde de un fragmento pueden alterar el desempeño de plántulas de ambas historias de vida y su interacción con el gremio de los herbívoros. Para el caso de un sistema fragmentado el poder entender cómo ambos factores influncian el desempeño de plántulas es muy relevante, ya que el desempeño de éstas determina los patrones de reclutamiento de la población y por consiguiente constituyen un factor determinante de la regeneración y composición de especies (Restrepo y Vargas 1999).

Los antecedentes presentados hacen evidente que la información disponible sobre las consecuencias de la fragmentación y el efecto de borde no permiten ver tendencias consistentes en la respuesta de variables físicas y bióticas. Si bien las variables del ambiente físico muestran una mejor consistencia en cuanto a su direccionalidad, la magnitud de la respuesta es relativamente inconstante. Las variables bióticas, fuera de una tendencia de reducción en abundancia y diversidad de especies con la fragmentación, presentan respuestas muy diversas. Esto es particularmente notable en el caso de procesos como las interacciones bióticas. En el caso particular de la herbivoría, la cantidad de estudios es aún tan limitada que no es posible siquiera hablar de tendencias o falta de ellas.

El presente proyecto aplica metodologías de campo y análisis cuantitativos con el fin de explorar el efecto de borde y de la fragmentación sobre un juego de variables microclimáticas y biológicas, en particular relacionadas con el desempeño de plántulas y su herbivoría.

OBJETIVOS Y PREDICCIONES

Objetivo General

El objetivo general de esta investigación consistió en evaluar los efectos de la fragmentación, específicamente los relacionados con el tamaño del fragmento y el efecto de borde, sobre la interacción planta-herbívoro en plántulas de especies con historia de vida contrastante (pioneras y tolerantes). Esto bajo la consideración de que el desempeño de las plántulas y la herbivoría pueden ser afectados por las condiciones del ambiente físico, por lo que la primera parte del estudio describe el microambiente físico bajo condiciones de fragmentación.

Objetivos Particulares

1.- El primer objetivo de este estudio fue caracterizar el efecto de borde en términos de la variación de los siguientes factores: temperatura, humedad relativa del aire, y suelo, e incidencia de luz.

Predicción:

Tomando en cuenta que la fragmentación modifica la cobertura vegetal original, así como la complejidad estructural de la misma en el borde, se espera que los niveles de incidencia de luz y la temperatura sean mayores en el borde que en el interior de cada fragmento. Por consiguiente, se puede predecir una disminución en los valores de humedad relativa del aire, así como en la humedad del suelo hacia los bordes. A su vez los fragmentos de tamaño pequeño serán más influenciados por el efecto de borde, debido a que tienen una mayor relación perímetro/centro. Esta gama de respuestas predichas se resumen gráficamente en la Figura 2, que combina las respuestas de la luz, temperatura y humedad con respecto al borde, y su covariación con el tamaño del fragmento.

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

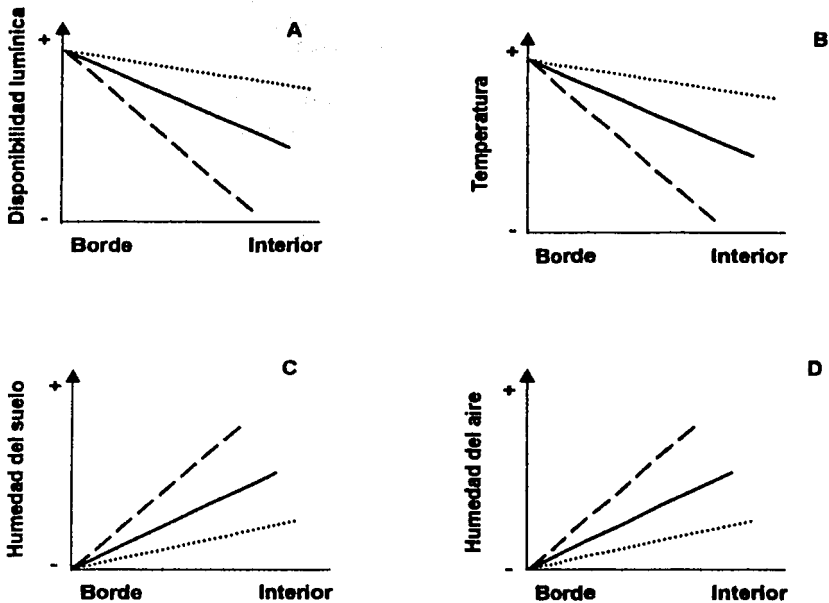


Figura 2. Gráficas que describen el tipo de respuesta de cuatro variables del ambiente físico: disponibilidad lumínica (A), temperatura (B), humedad del suelo (C) y humedad del aire (D), con respecto a la distancia al borde de fragmentos de diferente tamaño: grande (---), intermedio (—) y pequeño (.....).

2.- Evaluar la variación en los niveles de herbivoría en plántulas de especies de crecimiento rápido y lento desde el borde de la selva hacia el interior, en fragmentos de tamaño contrastante.

Predicción:

Con base a la Teoría de la Disponibilidad de Recursos (Coley *et al.* 1985) se espera que las plántulas de crecimiento lento presenten niveles de herbivoría menores que las plántulas de rápido crecimiento. A su vez, se espera que este patrón se mantenga independientemente de la distancia al borde, si bien tal respuesta podría exhibir un nivel de variación restringida dentro de cierto ámbito, en función de la posible variación del ambiente físico.

Dado que no existe suficiente información del efecto de borde sobre la herbivoría se plantean tres posibles escenarios:

A) Relación positiva entre la distancia al borde y la herbivoría

Sustentados en la hipótesis del estrés ambiental y considerando la evidencia de que en algunos casos el estrés provocado por un aumento en la temperatura y una disminución de la humedad pueden inducir un aumento en los atributos defensivos, se puede esperar que la herbivoría para ambas historias de vida sea menor en el borde que en el interior. Se puede hipotetizar, además, que dicha respuesta sea más evidente en las especies de crecimiento lento; las especies de crecimiento rápido podrían presentar una respuesta menos marcada o ausencia de respuesta (Fig. 3A). Tomando en cuenta que el efecto de borde ejerce una mayor influencia en fragmentos pequeños se espera que el daño por herbívoros en general sea menor en éstos (Fig. 3B). Por otra parte es posible, al menos teóricamente, llegar al mismo resultado debido a un efecto negativo de las condiciones abióticas sobre la diversidad y/o abundancia de las poblaciones de insectos fitófagos y/o debido a un efecto positivo del efecto de borde en los enemigos naturales de los herbívoros (Fig. 3A).

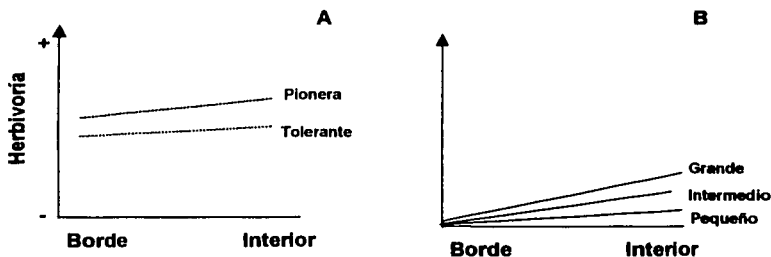


Figura 3. Representación esquemática de los niveles de herbivoría en el gradiente borde interior y los posibles escenarios de estos niveles de herbivoría para: (A) dos historias de vida contrastantes y (B) en fragmentos de diferente tamaño.

B) Relación negativa entre la distancia borde-interior y la herbivoría

Es posible argumentar que el aumento en la disponibilidad lumínica en el borde puede incrementar la producción de tejido joven y ésto a su vez aumentar las tasas de herbivoría, ya que el follaje joven típicamente es más palatable a los herbívoros.

En contraposición a lo descrito en el escenario A, existe alguna evidencia en la literatura de que el estrés hídrico puede generar cambios positivos en la calidad nutricional vía aumento en la concentración de nitrógeno soluble y/o la disminución en la concentración de algunos metabolitos secundarios de defensa. Esto también podría conducir a hacer el follaje más aceptable para los herbívoros en el borde (Fig. 4A).

Por otra parte, es previsible, al menos en teoría, llegar a una relación negativa entre la herbivoría y la distancia borde-interior, si existen efectos positivos del borde sobre la densidad y diversidad de herbívoros, y/o efectos negativos en las poblaciones de enemigos naturales de los herbívoros (Fig. 4 A). En resumen, bajo

este escenario se esperaría, en general, un aumento en los niveles de daño en el borde del fragmento comparado con el interior, y que, en global la herbivoría sería mayor en fragmentos pequeños (Figura 4 B).

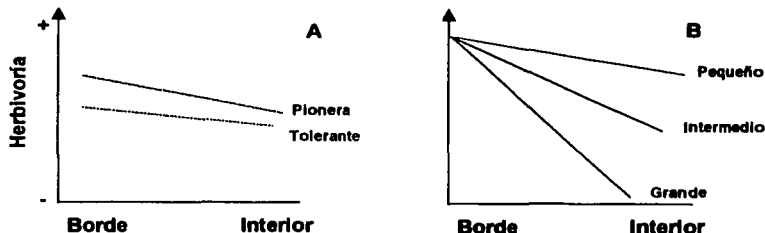


Figura 4. Representación esquemática de los niveles de herbivoría en el gradiente borde interior y los posibles escenarios de estos niveles de herbivoría para: (A) dos historias de vida contrastantes y (B) en fragmentos de diferente tamaño.

C) Efecto nulo en los niveles de herbivoría

Es decir que ni el tamaño del fragmento como el efecto de borde alteraran los patrones de herbivoría

3.- Determinar el efecto del tamaño del fragmento, de la distancia al borde y la herbivoría sobre el crecimiento y sobrevivencia de plántulas de crecimiento lento y rápido.

Predicción:

Con base en el conocimiento de la ecología de plantas tropicales, se espera que tanto el crecimiento como la sobrevivencia sean mayores en el borde para el caso de las especies pioneras o de rápido crecimiento (Fig 5A). En contraste, es esperable que la sobrevivencia y el crecimiento en las especies de lento crecimiento en el gradiente borde-interior no sea tan marcado como en el caso de las especies pioneras, o que inclusive, el crecimiento y sobrevivencia sean ligeramente mayores en el interior (Fig. 5A).

Ya que el efecto de borde puede ser mayor en fragmentos pequeños es predecible que la sobrevivencia de especies de rápido crecimiento sea mayor en éstos, o que la variación borde-interior no sea tan marcada en fragmentos pequeños, comparada con fragmentos grandes (Fig. 5B). Lo contrario es esperable en el caso de las especies de lento crecimiento.

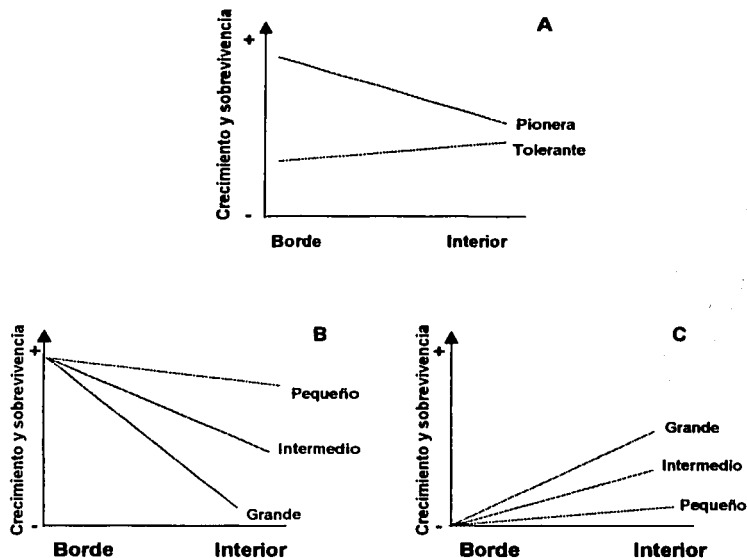


Figura 5. Representación esquemática que describe los escenarios esperables para el crecimiento y sobrevivencia en el gradiente borde interior para: (A) especies pioneras y tolerantes; (B) especies pioneras en fragmentos de tamaño contrastante; (C) especies tolerantes en fragmentos de tamaño contrastante.

ÁREA DE ESTUDIO

El presente estudio se realizó en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, debido a que, entre otros aspectos, presenta niveles de fragmentación que permiten la realización ésta investigación.

La región de Los Tuxtlas es el límite más norteño de las selvas húmedas tropicales en el continente americano (Dirzo y Miranda 1991a). La biota de esta región es muy rica e incluye una mezcla única de especies de plantas y animales originarios de América Central y Sudamérica, así como algunos endemismos y taxa de afinidad boreal (Dirzo 1991; Dirzo y García 1992). Lo más sobresaliente desde la óptica de este estudio es que a pesar de su importancia biológica y de su enorme interés como patrimonio científico-cultural, su persistencia a largo plazo está seriamente comprometida por la gran deforestación predominante en la región (Dirzo y García 1992) (Fig. 6).

La zona de los Tuxtlas constituye la extensión más oriental de la cadena montañosa que forma el Eje Volcánico Transversal. La sierra es una sucesión de montañas que se extiende diagonalmente en posición NO-SE y que está llena de pequeños cráteres, de los cuales los más notables son el del volcán San Martín, el Santa Marta y el San Martín Pajapan. El macizo montañoso se encuentra constituido por dos porciones; una al NO, conformada por el volcán San Martín, y la otra al SE, la llamada Sierra de Santa Marta, separadas ambas por una depresión en la que se asienta el Lago de Catemaco (Dirzo 1991) (Fig. 7).

La sierra de Los Tuxtlas tiene una topografía compleja y un ámbito altitudinal que abarca desde el nivel del mar hasta un poco más de 1700 m en una distancia muy reducida. En los diferentes conos que conforman la Sierra se sitúan las lagunas Encantada, Chalchoapan y del Majahual. Esta región está delimitada entre los 18° 00´ a 18° 43´ N y 94° 40´ a 95° 30´ W (González-Soriano et al. 1997).

Esta zona cuenta con cinco variantes del grupo de climas cálido húmedo, con una temperatura promedio anual de 27° C (la cual es menor en las partes altas), y una precipitación promedio anual cercana a los 4,500 mm. En la zona se presentan "nortes" de

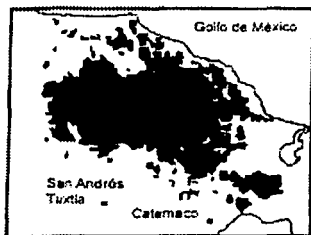
noviembre a febrero y una estación "seca" de marzo a mayo (Dirzo 1991; Soto y Gama 1997).

El sustrato sobre el que descansa la selva tiene una edad aproximada de 6 millones de años (Dirzo 1991), y el material subyacente al macizo montañoso de Los Tuxtlas está formado por rocas basálticas, con mezclas de cenizas volcánicas. En general, comparado con otras regiones tropicales del país, el suelo se considera fértil.

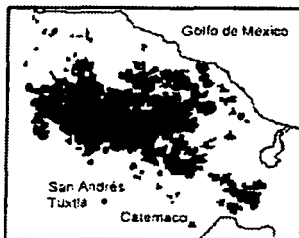
La vegetación predominante es clasificada como selva alta perenifolia, aunque existen variantes importantes dependiendo de la elevación y el sustrato (Dirzo 1991). La mejor información disponible sobre la historia natural del sitio se encuentra compilada en González-Soriano *et al.* (1997).

Esta región originalmente contenía aproximadamente 500,000 ha de selva alta perenifolia. Actualmente, en la parte norte de la Sierra de Los Tuxtlas el 84% de la cobertura vegetal ha sido eliminada (Dirzo y García 1992) (Fig. 5), dejando solamente parches de la vegetación original. La cobertura actual de la selva ha sido estimada en alrededor de 84,000 ha (INEGI 1991). Según esta fuente, la selva de la región se ha reducido al 16.8% de su área original. La conversión predominante es hacia potreros para la ganadería, entre los cuales se encuentran inmersos fragmentos remanentes de vegetación de tamaño variable, pero con predominancia de aquellos de tamaño pequeño (Dirzo y García 1992) (Fig. 6).

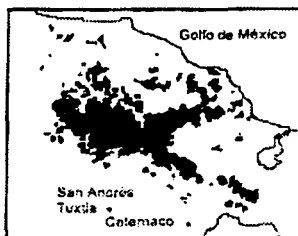
TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



A)



B)



C)

Figura 6. Imágenes de la cobertura de la vegetación en la parte norte de la sierra de Los Tuxtlas, correspondiente a los años 1967 (A), 1976 (B), y 1986 (C). La figura muestra el curso temporal de la deforestación y fragmentación en un periodo de 20 años (Tomado de Dirzo y García 1992).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

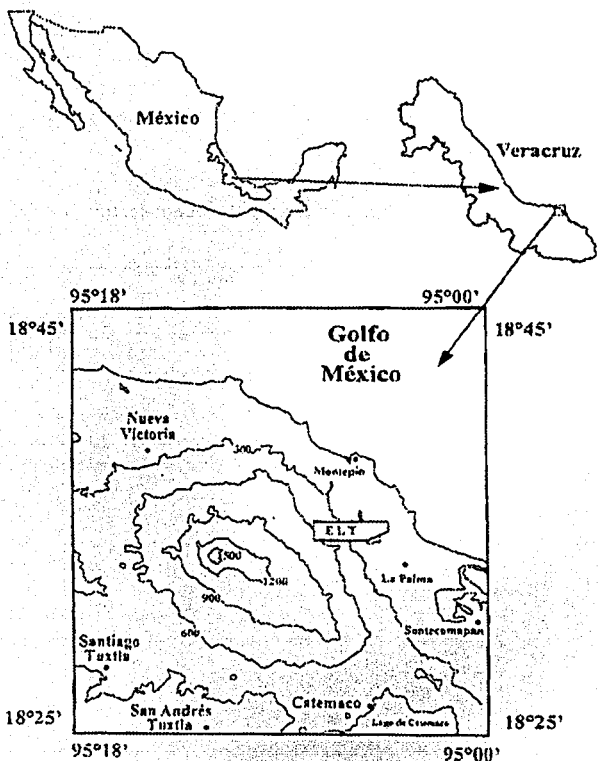


Figura 7. Ubicación geográfica de la región de Los Tuxtlas, incluyendo la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" (ELT), en el estado de Veracruz, México (Tomado de Dirzo y García 1992).

Fragmentos de estudio

Para este estudio utilicé cuatro fragmentos de distinto tamaño, los cuales fueron seleccionados de un estudio previo realizado por A. Aguirre y R. Dirzo (en preparación). Dichos fragmentos fueron elegidos tomando en cuenta la edad o tiempo de separación, la matriz que los rodea y el tamaño, de tal manera que los sitios varían gradualmente en tamaño, pero tienen una edad y elevación aproximadas (Tabla 2). Estas precauciones fueron tomadas ya que se ha demostrado que dichas características modifican la magnitud del efecto de la fragmentación.

Tabla 2 . Descripción de los cuatro fragmentos utilizados en el presente estudio (A. Aguirre y R. Dirzo, datos no publicados)

Fragmento	Edad (años)	Area (ha)	Matriz	Elevación (m.s.n.m)
Reserva	0	328.4	Potrero	150
Ruiz Cortínez	18	114.6	Potrero/ camino	100
Playa Escondida	10	19.4	Potrero	15
Nuevo	10	3	Potrero	30

SISTEMA DE ESTUDIO

Las especies para el estudio fueron seleccionadas con base al criterio de que fueran representativas de los dos tipos de historia de vida más comunes en las selvas tropicales húmedas: pioneras y tolerantes, correspondientes a especies de crecimiento rápido y lento respectivamente. Otros criterios complementarios fueron que tuvieran la misma forma de vida (árboles); que naturalmente sufrieran niveles visibles de herbivoría; que se encontraran naturalmente en los cuatro fragmentos de estudio y que fueran especies de germinación rápida.

Las especies que cumplieron con estas características fueron *Ampelocera hotteii* ("cuerillo") (Ulmaceae), *Dussia mexicana* ("palo de burro") (Fabaceae), *Heliocarpus appendiculatus* ("jonote") (Tiliaceae), y *Hampea nuticia* ("tecolixtle") (Malvaceae). Las dos primeras son tolerantes a la sombra y las segundas pioneras ó demandantes de luz (ver descripción en el Apéndice).

MÉTODOS

Caracterización de los factores abióticos

Las variables microclimáticas fueron seleccionados debido a que se sabe que la luz, temperatura, humedad del suelo y humedad relativa del aire pueden influenciar o estar correlacionadas con la abundancia, fisiología, sobrevivencia, tasa de crecimiento y desarrollo tanto de los insectos como de las plantas (Lovejoy *et al.* 1986; Williams-Linera 1990a; Chen *et al.* 1992; Didham y Lawton 1999; Speigth *et al.* 1999; Schowalter 2000) y por tanto pueden afectar directa o indirectamente la interacción planta-herbívoro.

En el borde ubicado al lado norte de cada uno de los cuatro fragmentos seleccionados, elegí aleatoriamente cinco puntos paralelos, en cada uno de los cuales tracé transectos de 100 m de longitud perpendiculares al borde. A lo largo de estos 100 m elegí nuevamente 30 puntos al azar, en los que se tomaron mediciones de: humedad relativa del aire, temperatura y humedad del suelo. Las dos primeras variables fueron tomadas con un sensor (Visala HMP 35C, Finlandia) conectado a un Data logger Cambell-Scientific, a 50 cm del suelo. Para determinar la humedad del suelo colecté una muestra del mismo en los 30 puntos mencionados anteriormente. Las muestras fueron llevadas al laboratorio, donde fueron cernidas para eliminar restos de materia orgánica. Posteriormente pesé 10 g por muestra con el fin de estandarizar el peso inicial, y dichas muestras fueron secadas a una temperatura de 105 °C por un periodo de 24 hrs después del cual nuevamente fueron pesadas. Los valores de humedad del suelo fueron determinados a partir de la siguiente fórmula:

$$\text{Peso fresco} = \frac{P_i - P_f}{P_i}$$

donde: P_i = peso inicial y P_f = peso final o seco.

Con el fin de lograr una mayor representatividad en la caracterización de las variables abióticas, todas las mediciones fueron tomadas del 19 al 23 de abril del 2000, en intervalos de tiempo que iban de las 9:30 a las 15:00 hrs, de tal manera que en un mismo día obtuve los datos correspondientes a un transecto de cada uno de los cuatro sitios. A su vez también

me aseguré de variar la hora en que las mediciones fueron tomadas. El protocolo específico del calendario y horario de la toma de las mediciones se muestra en la Tabla 4.

Tabla 4. Fechas y horas en las que fueron tomadas las mediciones de humedad relativa del aire, temperatura y humedad del suelo en los cinco transectos de cada uno de los cuatro fragmentos de estudio.

Fragmento	Fecha	Hora	Transecto
Reserva	19	10:00	5
	20	14:10	2
	21	11:20	4
	22	11:30	3
	23	12:30	1
R. Cortínez	19	11:40	5
	20	10:00	2
	21	12:30	4
	22	13:10	3
	23	14:00	1
Playa E.	19	13:00	5
	20	11:30	2
	21	15:00	4
	22	9:30	3
	23	11:10	1
Nuevo	19	14:00	5
	20	12:40	2
	21	10:00	4
	22	10:45	3
	23	10:00	1

Disponibilidad de luz

Dado que los sensores del Data Logger son demasiado sensibles a pequeños cambios en la intensidad lumínica, ésta variable fue caracterizada utilizando fotos hemisféricas, como se describe en Rich (1989). Este método se basa en estimaciones de la cobertura del dosel, siendo que una abertura de 0 corresponde a un sitio completamente cerrado, mientras que con valor de 1 representan un sitio totalmente abierto. Las fotografías fueron tomadas con una cámara Pentax y un lente hemisférico. Utilicé una película blanco y negro (Kodak Tri X

Pan, ASA 400). La cámara fue montada sobre un tripie a una altura de 50 cm sobre el suelo, la cual se niveló vertical y horizontalmente. La punta de la cámara siempre fue orientada hacia el norte magnético. La apertura del diafragma y la velocidad de obturación fueron determinadas con un exposímetro. Dos fotografías fueron tomadas a cinco distancias diferentes a partir del borde (0, 20, 40, 60, 80 m) en dos transectos por fragmento, de 8:00 a 11:00 y de 15:00 a 17:00 hrs, durante cuatro días consecutivos, en julio del 2001. Estas distancias correspondieron a los puntos donde se ubicaron las parcelas experimentales de plántulas (ver más adelante). Las películas fueron reveladas utilizando la técnica de alto contraste. Los negativos fueron digitalizados y analizados utilizando el programa CANOPY (Rich 1989).

Niveles de herbivoría y desempeño de plántulas

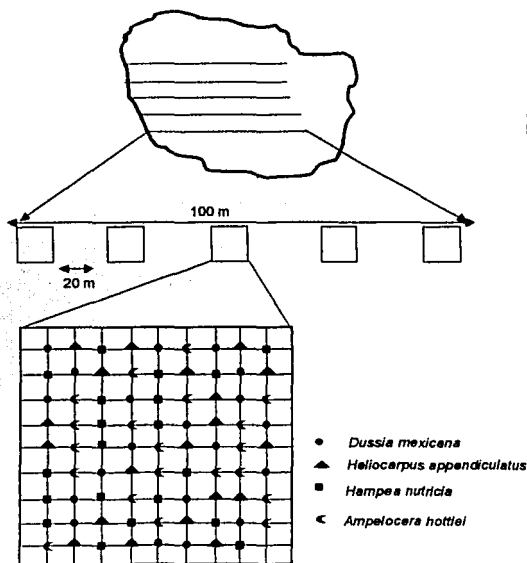
Durante el mes de marzo del 2000, para cada una de las especies de estudio colecté semillas provenientes de diez árboles madre elegidos al azar en cada uno de los cuatro fragmentos. Los frutos fueron llevados al laboratorio y de éstos se extrajeron y limpiaron las semillas. Las semillas fueron sometidas a una prueba de viabilidad usando el método de flotación, en el cual se considera que las semillas que flotan están vanas y por lo tanto inviábiles (R. Dirzo *com. pers.*).

A finales del mes de abril del 2000, 800 semillas de cada especie fueron sembradas en macetas orgánicas ("jiffy pots") en una mezcla de suelo de los cuatro fragmentos y fueron germinadas en una casa de sombra dentro de la estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas". Esto lo hice con el intento de garantizar que las condiciones de germinación fueran homogéneas y las plantas estuvieran exentas del ataque por herbívoros.

Debido a que ese año presentó una severa sequía algunos individuos murieron, desbalanceando el número de plantas por especie. Por esta razón opté por sustituir tales individuos con plántulas de las mismas especie extraídas directamente de la selva. Para ésto busqué individuos que presentaran aproximadamente la misma altura que las plantas del vivero y no presentaran daño por herbívoros o patógenos.

Después de cuatro meses (agosto 2000) las plántulas fueron trasplantadas a los cuatro fragmentos. Para este fin, en cada fragmento seleccioné aleatoriamente dos de los transectos en los que se realizaron las mediciones de los factores abióticos.

En cada transecto se colocaron cinco parcelas de 1m x 1m, cada una con 80 plántulas (20 de cada especie), distribuidas de manera aleatoria, como se indica en la Figura 8. Dicha disposición siempre fue la misma para las 40 parcelas de los cuatro fragmentos. Las parcelas estaban separadas 20 m entre sí a partir del borde (Fig. 8). El número de hojas por plántula y la altura hasta el meristemo apical fueron registradas al momento del trasplante, con el fin de usar esos datos como covariables para el registro del crecimiento, sobrevivencia y herbivoría.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figura 8. Disposición espacial de las parcelas por transecto en cada fragmento y de las plántulas en cada parcela.

Cada dos meses a partir del trasplante y durante un año hice censos para cuantificar los niveles de herbivoría, el número de hojas y altura (del suelo al meristemo apical) de cada una de las plántulas.

Los niveles de herbivoría fueron estimados usando un acetato con puntos, equidistantes a 2.5 mm. Esta técnica consiste en contar el número total de puntos que coinciden con partes dañadas de la hoja y con la lámina área foliar. Con el fin de no tener que contar todos los puntos del área foliar, en una muestra independiente de plántulas medí el largo y ancho de las hojas para estimar el área total a partir de una regresión lineal.

Para dicha regresión colecté 100 hojas de diversos tamaños, sin daño, de cada especie. Posteriormente medí el área foliar, el largo y el ancho de estas hojas. El área foliar fue estimada utilizando un medidor de área foliar (Delta-T Devices Ltd, Cambridge, UK) con el programa Windias ver. 2.0 (Delta-T Devices Ltd).

Los mejores ajustes del modelo de regresión para cada especie se presentan a continuación.

Ampelocera hottlei

Área foliar = $0.0139292 + 0.1885 \cdot \text{Largo} + 0.791351 \cdot \text{ancho}$; [(F=3256,2; P<0.0001; r² = 0.971)]

Dussia mexicana.

Área foliar = $0.2096 + 0.3858 \cdot \text{Largo}$ [(F=831,24; P<0.0001; r² = 0.894)]

Hampea nutricia

Área foliar = $0.1155 + 0.2477 \cdot \text{Largo} + 0.5475 \cdot \text{Ancho}$ [(F=956,5; P<0.0001; r²=0.996)]

Finalmente, para calcular la herbivoría con base en el porcentaje de daño de una hoja utilicé la siguiente fórmula:

$$\text{Herbivoría (\%)} = \text{área dañada estimada} / \text{área foliar} * 100$$

donde: el área dañada se estimó como el producto del número de puntos que cayeron en el área dañada, por el área que representa un punto, del acetato.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Tanto las variables físicas (temperatura, humedad relativa del aire, disponibilidad lumínica y humedad del suelo) como las bióticas (herbivoría, crecimiento y sobrevivencia), se analizaron utilizando una aproximación estadística similar, a manera de que los modelos incluyeron los efectos de la especie de planta, el efecto del fragmento y de la distancia al borde. No obstante, los efectos incluidos varían según el caso, ya que si bien siempre se utilizaron modelos que evaluaban todas las interacciones posibles, las interacciones no significativas se eliminaron del modelo y éste se realizó nuevamente sólo con los efectos significativos. Se probaron ajustes lineales y curvilíneos, y los ajustes finales se obtuvieron considerando la mayor proporción de la varianza explicada por dichos modelos.

Para el caso particular de la sobrevivencia también se consideró la variable transecto debido a que la sobrevivencia es una variable bimodal (individuos, vivos o muertos) y no había posibilidad de obtener un promedio por parcela y fragmento como en los casos de la herbivoría y crecimiento.

Caracterización de los factores abióticos

Temperatura y humedad relativa del aire

Para la temperatura y humedad relativa del aire ajusté de manera independiente un modelo exponencial mediante un análisis de regresión no lineal, considerando como variables explicativas la distancia respecto al borde y la identidad del fragmento. Este último fue considerado como factor. El modelo se realizó en el programa GENSTAT 5 (ver. 4.1. 1995. Lowes Agricultural Trust). El modelo ajustado para ambos parámetros fue: $y = A + B * R^X$ donde: A representa la asíntota, $A+B$ la ordenada al origen; R es una constante que indica la tasa de cambio de la variable en cuestión, y el subíndice X corresponde a las distancias (de 0 a 100 m).

Para identificar las diferencias entre fragmentos y con respecto a la distancia al borde, comparé los datos del fragmento de menor área con los fragmentos restantes (Nuevo vs Reserva, R. Cortínez, Playa E); luego comparé los otros fragmentos excluyendo el de menor área (Reserva vs R. Cortínez y Playa E), y finalmente se hicieron comparaciones entre la Reserva y Playa E, y de manera independiente a esta última, entre los fragmentos R. Cortínez y Playa Escondida.

La distancia de estabilización de las variables temperatura y humedad relativa del aire fue estimada a partir de la diferencia del dato superior menos el inferior de la columna de datos obtenida a partir de la fórmula $y = A + B * R^x$, para la cual el primer dato corresponde a la distancia 0 m, el segundo a la distancia 1 m y así sucesivamente, hasta los 100 m. El criterio para elegir la distancia de estabilización, fue cuando por cada metro el cambio es menor a una centésima, o criterio similar al de varianza acumulada. Para el caso de los fragmentos que no presentaron diferencias entre sí se calculó el promedio para ambos parámetros (A y B) para obtener la fórmula $y = A + B * R^x$.

Humedad del suelo y luz directa

Para evaluar el efecto de la distancia al borde entre fragmentos realicé un análisis de covarianza (ANCOVA) para cada una de las variables. El modelo evaluó los efectos del fragmento como factor, la distancia y su interacción. Para evaluar si las diferencias encontradas entre fragmentos eran estadísticamente significativas se realizó la prueba de contrastes y la comparación de las pendientes se utilizó para evaluar las diferencias entre las distancias borde-interior.

En el caso de la luz se utilizaron los valores correspondientes a la luz directa (DSF). Este análisis se realizó con el programa JMP (ver. 3.2.1, SAS Institute 1989-1997).

Niveles de herbivoría y desempeño de las plántulas

Los análisis correspondientes a esta sección sólo consideraron a tres especies (*Ampelocera hottlei*, *Hampea nutricia* y *Dussia mexicana*) debido a que la cuarta (*Heliocarpus appendiculatus*) presentó una gran mortalidad, producto de causas extrínsecas al estudio. Todos los análisis estadísticos que se describen a continuación fueron realizados en el programa JMP (ver. 3.2.1, SAS Institute 1989-1997).

Herbivoría

Para este análisis utilicé el porcentaje de la herbivoría promediada por planta y por parcela para cada especie. Para cumplir con el supuesto de normalidad del error se transformaron los porcentajes utilizando el arco seno de la raíz cuadrada.

Con el objeto de considerar el efecto del tiempo sobre la variación en los niveles de herbivoría utilicé un análisis de varianza múltiple de medidas repetidas (MANOVAR). El modelo incluyó como variables explicativas la especie, el logaritmo natural del tamaño del fragmento, la distancia y sus interacciones, pero el modelo final se realizó incluyendo sólo la especie debido a que fue el único término significativo.

Crecimiento

El crecimiento fue evaluado a través de los datos de cambio en altura (cm) y número de hojas, y en ambos casos no se consideró el último tiempo (T5) debido a una alta mortalidad de plántulas de todas las especies en este tiempo.

Los datos se obtuvieron calculando la media por planta por especie, y por tiempo y sólo considerando las plantas que sobrevivieron hasta el cuarto censo. Con estos datos se calculó la diferencia del último tiempo menos el inicial y se hizo un promedio por parcela. Se optó por utilizar tal diferencia debido a que los datos presentaron una gran heterogeneidad en las medidas a lo largo del tiempo de estudio.

Con estos datos se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA), probando los efectos de la especie, fragmento y distancia al borde. En el análisis no se incluyeron las interacciones que no fueron significativas.

Sobrevivencia

Para evaluar el efecto del tamaño del fragmento y la distancia al borde sobre la sobrevivencia de las tres especies, utilicé el método semiparamétrico de riesgo proporcional con el siguiente modelo:

$$\text{sobrevivencia} = \text{sp} + \text{Intamaño} + \text{dist} + \text{tran}(\text{frag}) + \text{sp} * \text{Intamaño} + \text{esp} * \text{pos} + \text{sp} * \text{Intamaño} * \text{dist}.$$

donde *sp*: especie; *ln tamaño*: logaritmo natural del tamaño del fragmento; *dist*: distancia con respecto al borde; *tran (frag)*: transecto anidado dentro del fragmento.

En este análisis se incluyó el transecto para evaluar el efecto de la heterogeneidad espacial sobre la mortalidad.

Este análisis permite evaluar subsecuentemente la sobrevivencia de cada una de las especies independientemente de su ubicación entre fragmentos o distancia al borde mediante un análisis de Kaplan-Meier (JMP, ver. 3.2.1, SAS Institute 1989-1997). Para evaluar el efecto del tamaño del fragmento, así como la distancia al borde en cada una de las especies, nuevamente utilicé un análisis de riesgo proporcional.

RESULTADOS

Caracterización de los factores abióticos

Temperatura

La variación en la temperatura se comportó como una función exponencial de la distancia. La ecuación general de este ajuste exponencial fue $y=A+B*R^x$

Los parámetros de la función $y=A+B*R^x$ estimados para cada fragmento se muestran en la Tabla 5.

Tabla 5. Parámetros de la función $y=A+B*R^x$ para la temperatura en cada uno de los fragmentos de estudio.

Fragmento	A	B	R	x
Reserva	28.31	3.47	0.94	0-100
R. Cortínez	27.58	3.54	0.94	0-100
Playa E	27.98	1.98	0.94	0-100
Nuevo	29.03	1.98	0.94	0-100

De estos parámetros se puede observar una menor variación en el parámetro A entre fragmentos, con la mayor diferencia entre los fragmentos R. Cortínez y Nuevo. Esto significa que el interior del fragmento Nuevo presenta los mayores valores de temperatura en contraste con los otros sitios que parecen tener temperaturas internas similares. En contraste el parámetro B tuvo una mayor variación sugiriendo que también existen diferencias en los valores de temperatura entre los bordes de los cuatro fragmentos.

Existen diferencias significativas respecto al efecto del tamaño del fragmento, la distancia y la interacción de éstos, lo que refleja que los valores de temperatura fueron diferentes entre fragmentos, y a su vez en los fragmentos la temperatura varía con respecto a la distancia al borde (Tabla 6). El 30% de la variación en los valores de temperatura fue explicada por el tamaño del fragmento y la distancia.

Tabla 6. Análisis de varianza de la regresión del efecto del fragmento y la distancia al borde sobre la temperatura del aire. El modelo se ajustó a una función exponencial ($y=A+B*R^x$).

Fuente de variación	g.l. numerador	g.l. denominador	Suma de cuadrados	F	P
Fragmento	2	559	500	88.41	0.001
Distancia	3	556	99	12.43	0.001
Frag* Distancia	3	553	39	5.02	0.002

Como se observa en los valores de la suma de cuadrados de la Tabla 6, el efecto del fragmento fue mayor que la distancia y la interacción; así mismo, el valor de la suma de cuadrados de la interacción refleja que al menos un fragmento difiere de los demás.

Las pruebas de comparación subsecuente (Tabla 7) mostraron la naturaleza del contraste entre fragmentos (Fig. 9). La temperatura en el interior del fragmento más pequeño (Nuevo, 29.03°C), es significativamente mayor que la de los otros fragmentos ($F=17.13$; $P<0.001$), mientras que R. Cortínez tiene la menor temperatura interna (27.58°C). Inesperadamente la temperatura interna de la Reserva (28.31°C) es mayor que el interior de R. Cortínez ($F=7.64$; $P<0.001$) y similar a la del fragmento Playa E. ($F=0.25$; $P=0.621$) (27.98°C). La menor temperatura de R. Cortínez podría estar asociada a la gran densidad de palmas en el sotobosque (R.Dirzo, *com.pers.*).

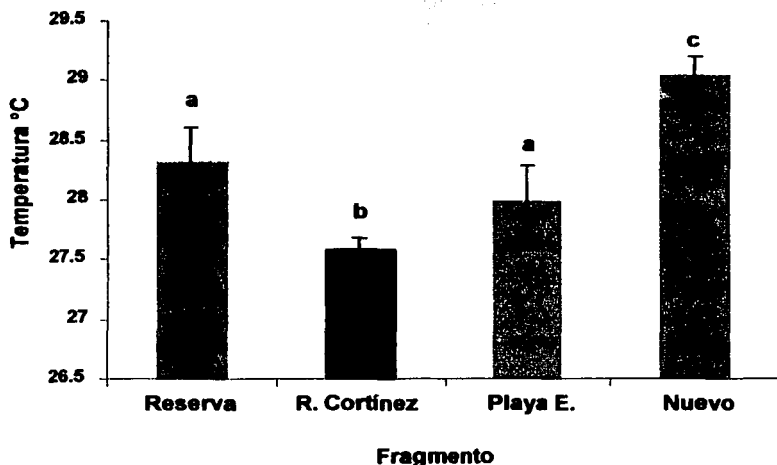


Figura 9. Temperatura en el interior (100 m) de cada uno de los fragmentos de estudio (arreglados de mayor a menor tamaño) \pm EE. Las letras iguales indican que no existen diferencias estadísticamente significativas.

Tabla 7. Resultados del análisis de varianza de la comparación de las diferencias de la temperatura entre los fragmentos.

(A) Nuevo y los otros tres fragmentos (Reserva, R. Cortéz y Playa E.).

Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Tasa de cambio	P
Ordenada al origen	1	-47	47.05	17.13	0.001
Ordenada al origen y parámetro B	1	-34	34.21	12.72	0.001

(B) Reserva y los fragmentos R. Cortéz y Playa E.

Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Tasa de cambio	P
Ordenada al origen	2	-50	25.2	7.64	0.001
Ordenada al origen y parámetro B	2	-7	3369	1.02	0.361

FALTA DE ORIGEN
 NO CON

(C) Reserva y Playa E.

Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Tasa de cambio	P
Ordenada al origen	1	-1	0.95	0.25	0.621
Ordenada al origen y parámetro B	1	-3.7	3.74	0.96	0.327

El borde modificó los valores de temperatura. La tendencia general fue que a medida que aumenta la distancia del borde, la temperatura comienza a disminuir. Los resultados de las pruebas de comparación indicaron que la temperatura del borde del fragmento Nuevo difiere del resto, mientras que la de los otros fragmentos tienen valores de temperatura similares (Fig. 10, Tabla 7 A, B, y C). Un aspecto sobresaliente e inesperado es que el fragmento de menor área mostró los valores más bajos en el borde comparado con los otros fragmentos; sin embargo, la temperatura interna es mayor que la del resto de los fragmentos (Figs. 10 y 11).

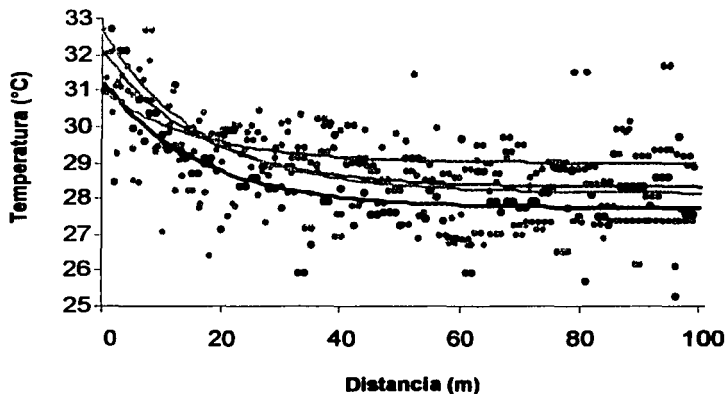


Figura 10. Relación entre la distancia con respecto al borde del fragmento y la temperatura del aire. Las líneas corresponden a Reserva (—•—), R. Cortínez (—□—), Playa E. (—△—) y Nuevo (—◇—).

Como se muestra en la Figura 10, hay una tendencia a la estabilización de la temperatura con la distancia al borde, pero tal tendencia varió entre los fragmentos. Las distancias a las cuales la temperatura se estabiliza en cada uno de los fragmentos, se aprecian mejor graficando la tasa de cambio de la temperatura en función de la distancia (Fig. 11). Las distancias de estabilización fueron las siguientes: Reserva y Playa E. 54 m, R. Cortéz 52 m, Nuevo 42m (Fig. 11). Como se puede observar, el fragmento nuevo (el de menor área) tiene una tasa de cambio menor que los fragmentos más grandes.

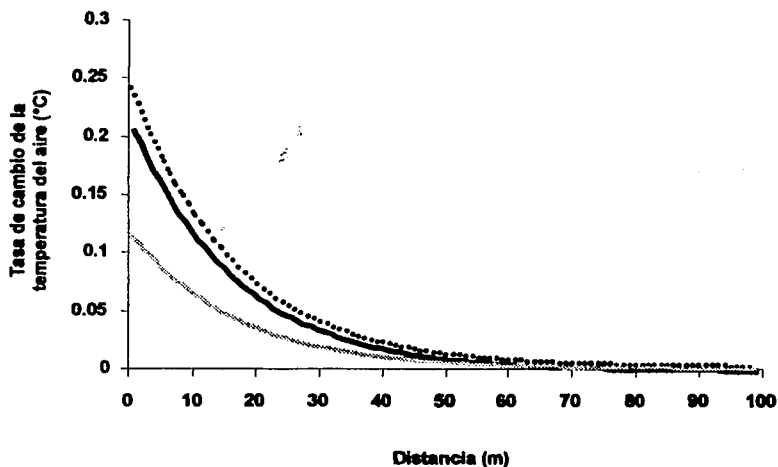


Figura 11. Tasa de cambio en los valores de temperatura y la distancia de estabilización, en los fragmentos de estudio: Reserva y Playa E (••); R. Cortéz (←) y Nuevo (---).

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

Humedad Relativa del Aire

Al igual que la temperatura, los valores de la humedad relativa del aire tuvieron un comportamiento exponencial. La ecuación exponencial ajustada fue $y=A+B*R^x$, y los parámetros de dicha función se describen en la Tabla 8.

Tabla 8. Parámetros de la función $y=A+B*R^x$ para la humedad relativa del aire en cada uno de los fragmentos de estudio.

Fragmento	A	B	R	x
Reserva:	68.18	-14.35	0.94	0-100
R. Cortínez	75.52	-15.19	0.94	0-100
Playa E:	67.48	-19.15	0.94	0-100
Nuevo:	63.20	-4.38	0.94	0-100

De estos resultados se puede observar que el parámetro B presentó una gran variación, siendo mayor entre los fragmentos Playa E y Nuevo, mientras que los fragmentos de mayor talla, Reserva y R. Cortínez, presentaron sólo una ligera variación. Esto es indicativo de que la humedad relativa del aire del borde difiere entre los fragmentos. En contraste, el parámetro A fue más constante, con la mayor diferencia entre los fragmentos R. Cortínez y Nuevo; es decir, estos dos fragmentos tienen los valores internos de humedad relativa del aire más contrastantes.

La humedad relativa del aire varió significativamente entre fragmentos, así como entre el borde y el interior de la selva, y a su vez el valor de la suma de cuadrados de la interacción indica que al menos un fragmento es el que difiere del resto (Tabla 9). El modelo utilizado en este análisis explicó el 45% de la variación en los datos de la variable de respuesta.

Tabla 9. Resultados del análisis de varianza de la regresión del efecto del fragmento y la distancia al borde sobre la temperatura del aire. El modelo se ajustó a una función exponencial ($y=A+B*R^x$).

Fuente de variación	g.l. numerador	g.l. denominador	Suma de cuadrados	F	P
Fragmento	2	558	7721	42.77	0.001
Distancia	3	555	8806	39.20	0.001
Frag* Distancia	3	552	1384	6.34	0.001

De acuerdo con la prueba de contrastes, el fragmento Nuevo tiene una humedad relativa del aire interna significativamente menor que los otros fragmentos (63.20%) ($F=16.39$; $P<0.001$), mientras que R. Cortéz tiene la mayor humedad relativa del aire interna (75.52%). Al mismo tiempo, la humedad relativa del aire del interior de la Reserva (68.18) es un 10% menor que la del interior de R. Cortéz ($F=43.36$; $P<0.001$) y similar a la del fragmento Playa. E. ($F=2.39$; $P= 1.23$) (67.48%) (Fig. 12,Tabla 10, A, B, y C). De nuevo, el contraste observado entre los fragmentos Reserva y R. Cortéz se asocia con la gran cantidad de palmas en el sotobosque del sitio R. Cortéz (R. Dirzo, *com.pers*)

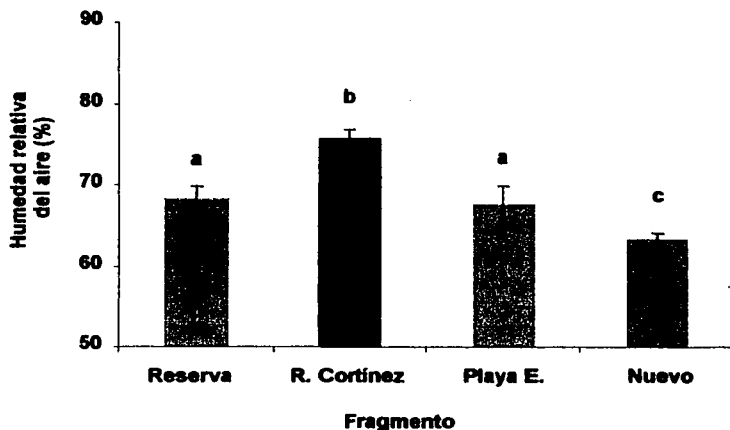


Figura 12. Humedad relativa del aire del interior de cada uno de los fragmentos de estudio (arreglados de mayor a menor tamaño) \pm EE. Las letras iguales indican que no existen diferencias significativas.

Tabla 10. Resultados del análisis de varianza de la comparación de las diferencias de la humedad relativa del aire entre los fragmentos.

(A) Nuevo y los otros tres fragmentos (Reserva, R. Cortínez y Playa E.).

Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Tasa de cambio	P
Ordenada al origen	1	-1463	1462.94	16.39	<0.001
Ordenada al origen y parámetro B	1	-2325	2324.59	27.27	<0.001

(B) Reserva y los fragmentos R. Cortínez y Playa E.

Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Tasa de cambio	P
Ordenada al origen	2	-5808	2904.06	43.36	<0.001
Ordenada al origen y parámetro B	2	-7	66.43	0.99	0.372

(C) Reserva y Playa E.

Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Tasa de cambio	P
Ordenada al origen	1	-211	210.78	2.39	0.123
Ordenada al origen y parámetro B	1	133	132.76	1.51	0.220

Como se esperaba, y contrario al patrón encontrado en la temperatura del aire, la tendencia general entre los cuatro fragmentos fue la de presentar una menor humedad relativa en el borde, la cual aumenta con la distancia (Fig. 13). La tendencia general en el cambio consistió en un incremento en los primeros metros, y una estabilidad subsecuente.

Tres de los fragmentos (R. Cortínez, Reserva y Playa E.) mostraron un comportamiento similar, con un patrón ascendente en la humedad relativa del aire durante los primeros 20-25 m, y este patrón es estadísticamente indistinguible. En contraste, el fragmento Nuevo no presentó cambios muy drásticos respecto a la distancia, indicando que en este sitio los cambios en la humedad relativa del aire no sólo afectan el borde del fragmento sino a toda su extensión. Los otros fragmentos no difirieron en la humedad relativa del aire en el borde.



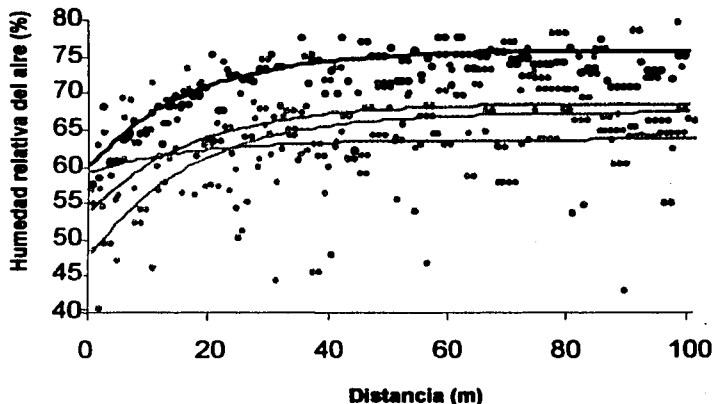


Figura 13. Relación entre la distancia con respecto al borde del fragmento y la humedad relativa del aire. Las líneas corresponden a Reserva (—), R. Cortéz (—), Playa E. (—) y Nuevo (—).

Las distancias a las cuales la humedad relativa del aire deja de modificarse varían entre los fragmentos (Fig. 14). Las tasas de cambio hacen evidente las distancias de estabilización: Reserva y Playa E. 77 m, R. Cortéz 78 m, y Nuevo 56 m (Fig. 14). Nuevamente el fragmento de menor área tuvo la menor tasa de cambio, comparado con los otros.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

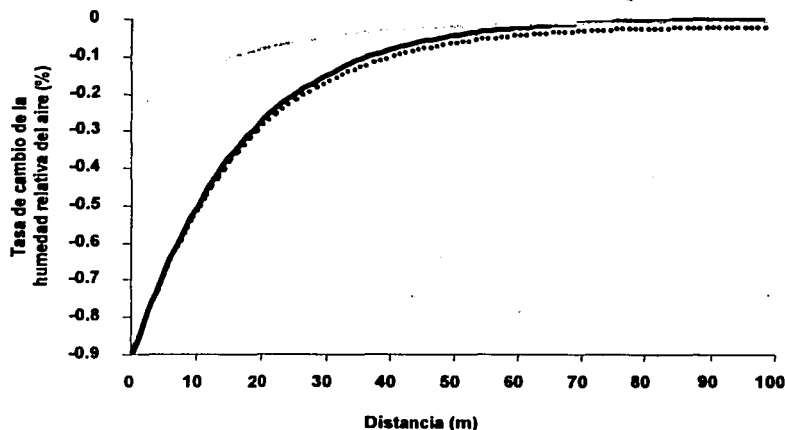


Figura 14. Tasa de cambio en los valores de la humedad relativa del aire y con respecto a la distancia de estabilización en los fragmentos de estudio: Reserva y Playa E., (•) R. Cortínez (◄) y Nuevo ().

Humedad del Suelo

La humedad del suelo varió entre fragmentos y entre el borde y el interior de la selva. El modelo aplicado explicó el 21.9% de la varianza en los datos (Tabla 11).

Tabla 11. Resultados del análisis de covarianza (ANCOVA) evaluando el tamaño del fragmento y la distancia al borde, sobre la humedad del suelo.

Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	F	P	R ²
Fragmento	3	3456.68	16.7818	0.0001	0.219
Distancia	1	1381.02	20.1142	0.0001	
Frag* Distancia	3	1039.44	5.0464	0.0019	

Los promedios de la humedad del suelo por fragmento (Fig. 15) mostraron un gradiente en la dirección Reserva (38.85) > Nuevo (30.63) y R. Cortínez (29.40) > Playa E (27.31). Sin embargo, sólo hubo diferencias estadísticamente significativas entre el

fragmento Playa E. y los otros tres (Reserva, R. Cortéz, Nuevo) y entre la Reserva y los otros tres fragmentos (R. Cortéz, Playa E., Nuevo). En contraste R. Cortéz y Nuevo no difirieron entre sí (ver Tabla 12).

Tabla 12. Comparaciones de los promedios de la humedad del suelo para los cuatro fragmentos de estudio.

	Reserva	R. Cortéz	Playa. E	Nuevo
Reserva		$t_{(1)}=9.19^{**}$	$t_{(1)}=11.27^{**}$	$t_{(1)}=7.26^{**}$
R.Cortéz				n.s
Playa. E	$t_{(1)}=11.27^{**}$	$t_{(1)}=2.04^*$		$t_{(1)}=-3.22^{**}$
Nuevo				

* $P < 0.05$; ** $P \leq 0.001$; n.s no existen diferencias estadísticamente significativas.

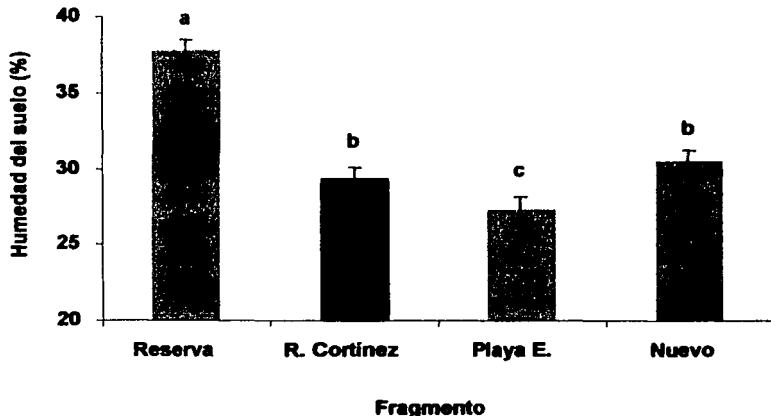


Figura 15. Las barras representan el promedio mínimo cuadrado de la humedad del suelo (eliminando la variabilidad debida a la distancia al borde) ± 1 EE, en cada uno de los cuatro fragmentos de estudio (arreglados de mayor a menor tamaño). Las letras iguales indican que no existen diferencias estadísticamente significativas.

Analizando la significancia de las pendientes que corresponden a la relación humedad-distancia de los cuatro fragmentos, se encontró que el suelo del borde en comparación con el interior del fragmento R. Cortéz es 1.4 veces más seco ($t_{(1)}=2.82$; $P=0.005$) que el interior, mientras que la humedad del suelo no presenta variación en el gradiente de distancia en los otros tres fragmentos (Fig. 16).

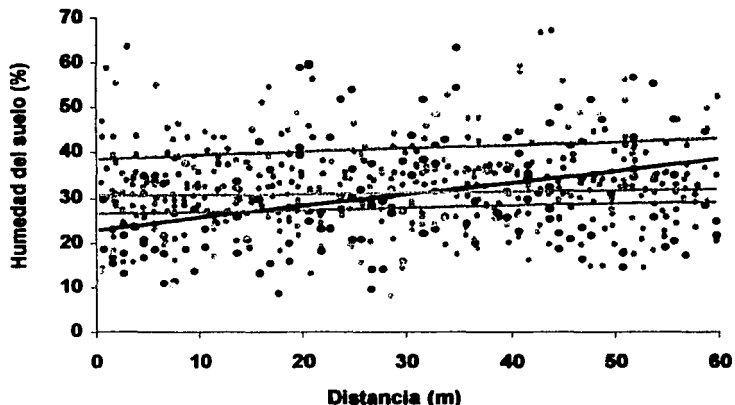


Figura 16. Relación entre la distancia con respecto al borde del fragmento y el porcentaje de humedad del suelo. Las líneas corresponden a Reserva (—), R. Cortínez (—), Playa E. (—) y Nuevo (—).

Disponibilidad Lumínica

En el caso de esta variable detecté un efecto significativo del tamaño del fragmento, la distancia al borde, y la interacción de ambas, indicando que existen diferencias en la disponibilidad lumínica entre fragmentos, y que a su vez, en los fragmentos ésta varía dependiendo de la distancia con respecto al borde. El 39% de la variación en los datos fue explicada por este modelo (Tabla 13).

Tabla 13. Resultados del análisis de covarianza (ANCOVA) sobre el efecto del tamaño del fragmento, la distancia al borde su la interacción, sobre la disponibilidad lumínica.

Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	F	P	R ²
Fragmento	3	0.0029	5.93	0.0011	0.39
Distancia	1	0.0039	23.91	0.0001	
Frag* Distancia	3	0.0019	3.99	0.0109	

Sorprendentemente, la mayor disponibilidad lumínica se observó en la Reserva y el fragmento Playa E. y los valores menores correspondieron al fragmento Nuevo, y seguido de éste, a R. Cortéz (Fig. 17).

La prueba de contrastes indicó que la Reserva y el fragmento Playa E., constituyen un grupo estadísticamente indistinguible ($t_{(1)}=0.34$; $P=0.728$), el cual difiere de los otros dos fragmentos, los cuales a su vez constituyen otro grupo estadísticamente homogéneo ($t_{(1)}=0.61$; $P=0.54$). En general, el promedio de la disponibilidad lumínica no muestra un patrón conforme a lo esperado según el área de los fragmentos (Fig. 17).

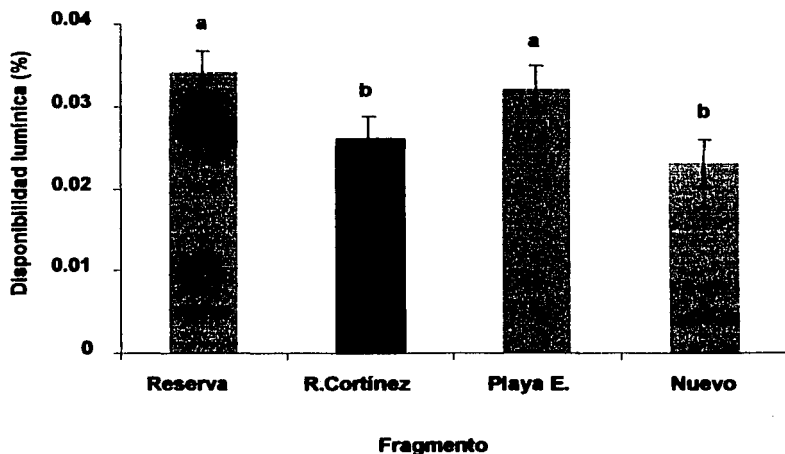


Figura 17. Las barras representan el promedio mínimo cuadrado de la disponibilidad lumínica (eliminando la variabilidad debida a la distancia al borde) $\pm 1EE$, en cada uno de los fragmentos de estudio (arreglados de mayor a menor tamaño). Las letras iguales indican que no existen diferencias estadísticamente significativas.

Un aspecto interesante del modelo general de la disponibilidad lumínica en comparación con los resultados obtenidos para las otras variables abióticas es que en este caso la distancia es más importante que el tamaño del fragmento (Tabla 13). La tendencia

en todos los fragmentos fue de una mayor disponibilidad lumínica en el borde, la cual disminuye hacia el interior (Fig. 18). Sin embargo, esta relación solo fue significativa para la Reserva ($t_{(1)}=-3.45$; $P=0.0009$) y marginalmente significativa ($t_{(1)}=-1.76$; $P=0.083$) en el fragmento R. Cortínez, mientras que los fragmentos de menor área no presentaron diferencias en la disponibilidad de luz entre el borde y el interior del fragmento. Esto refleja que la disminución en el tamaño, y por consiguiente la magnitud del efecto de borde afecta la incidencia de luz, de tal manera que los fragmentos de mayor área tienen una menor disponibilidad lumínica en su interior, mientras que en los fragmentos pequeños se afecta toda su extensión (Fig. 18).

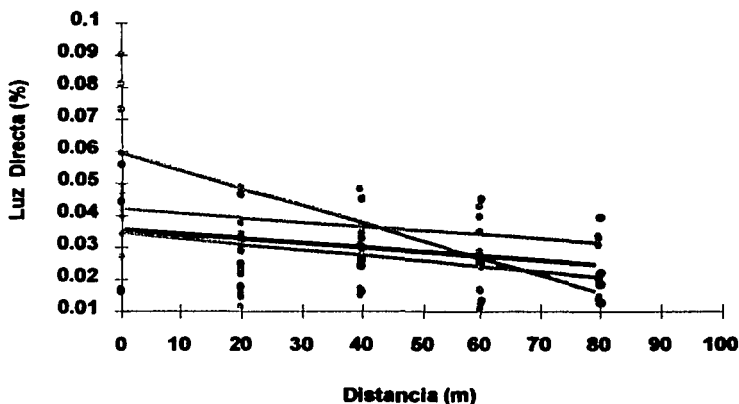


Figura 18. Relación entre la distancia con respecto al borde del fragmento y el porcentaje de luz directa. Las líneas corresponden a Reserva (—), R. Cortínez (—), Playa E. (—) y Nuevo (—).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Niveles de herbivoría y desempeño de las plántulas

Herbivoría

Los niveles de daño variaron significativamente entre especies (Fig. 19) (Wilk's Lambda = 0.3801, $F_{(2, 53)} = 43.20$; $P < 0.0001$). Las dos especies tolerantes no difirieron entre sí en la tasa de herbivoría (Wilk's Lambda = 0.9772, $F_{(1, 57)} = 1.32$ $P < 0.2547$), mientras que cuando se compararon con la pionera la diferencia fue significativa (Wilk's Lambda = 0.3906, $F_{(1, 56)} = 87.35$; $P < 0.0001$). En global y de acuerdo a la expectativa, al final del estudio la especie pionera (*Hampea nutricia*) tuvo alrededor del doble del daño (28%) que las especies tolerantes (*Ampelocera hottellii* 14%; *Dussia mexicana* 19%) (Fig. 19).

Por el contrario, ni el efecto de la distancia respecto al borde ni el efecto del tamaño del fragmento fueron estadísticamente significativos, indicando que los niveles de daño no son afectados por la fragmentación ni por la posición de las parcelas en el gradiente espacial borde-interior de los fragmentos (Tabla 14).

Tabla 14. Resultados del análisis de varianza múltiple de medidas repetidas (MANOVAR) para evaluar el efecto del tamaño del fragmento, el efecto de la distancia al borde, especie y las interacciones con el tiempo, sobre los niveles de herbivoría en las tres especies estudiadas.

Fuente de variación	Wilk's Lambda	g.l. numerador	g.l. denominador	F	P
Ln fragmento	0.993	1	53	0.347	0.558
Distancia	0.988	1	53	0.613	0.436
Especie	0.380	2	53	43.20	0.0001
Tiempo	0.973	3	51	0.465	0.707
Tiempo*Ln fragmento	0.981	3	51	0.812	0.812
Tiempo*Distancia	0.934	3	51	1.199	0.319
Tiempo *Especie	0.878	6	102	1.136	0.346

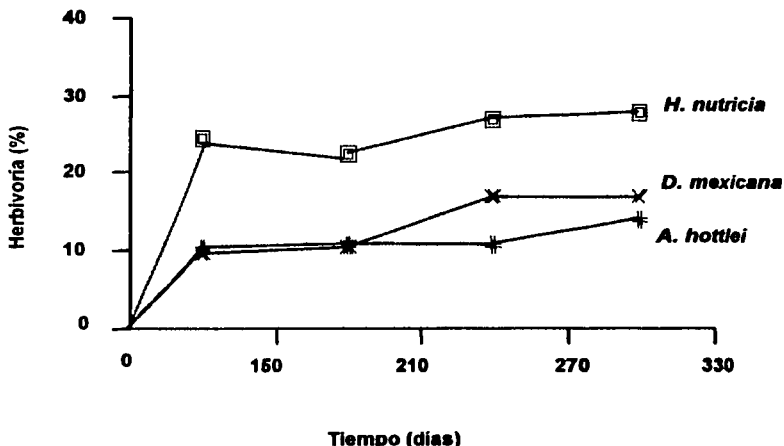


Figura 19. Variación del porcentaje de herbivoría a través del tiempo en las tres especies estudiadas.

Crecimiento

El crecimiento, medido con base en el incremento en altura, varió significativamente entre las tres especies ($r^2 = 0.31$, $F = 8.71$, $P < 0.0006$). Los promedios del incremento en altura difirieron de tal manera que la especie pionera desplegó el mayor crecimiento, el cual fue, sin embargo, comparable con el de *Ampelocera hottlei*, la especie de tolerancia intermedia ($t_{(1)} = 0.13$; $P = 0.890$), mientras que *Dussia mexicana*, la especie más tolerante a la sombra, tuvo un crecimiento menor que las otras dos especies (*Dussia mexicana* vs. *Ampelocera hottlei*: $t_{(1)} = 2.7$; $P = 0.007$; *Dussia mexicana* vs. *Hampea nutricia*: $t_{(1)} = -2.9$; $P = 0.005$) (Fig. 20).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

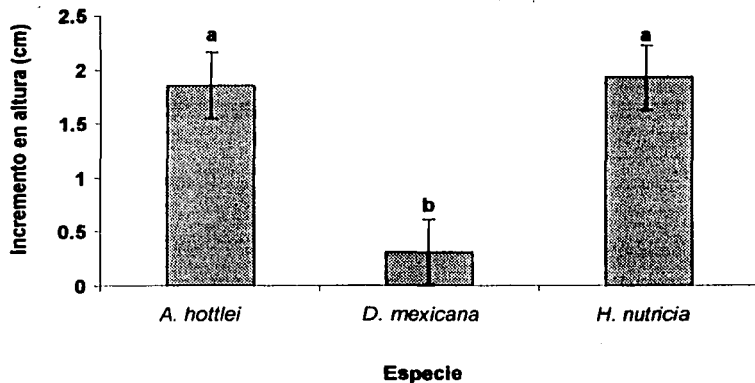


Figura 20. Crecimiento de las tres especies de estudio expresado por el incremento en la altura (final/inicial). Los datos corresponden a la media \pm EE de 60 plántulas. Las letras iguales indican que las diferencias no son significativas.

Estas variaciones en la altura fueron independientes del tamaño del fragmento (Tabla 15) y la distancia al borde para las especies *Ampelocera hottlei* y *Hampea nutricia*, sin embargo la altura de *Dussia mexicana* sí estuvo influenciada por la distancia al borde ($t_{(1)} = -3.30$; $P = 0.0001$). Esta especie presentó una mayor diferencia entre la altura inicial y final en el borde. Sin embargo, se observó un crecimiento negativo en las parcelas ubicadas en el interior. En promedio las plantas de esta especie ubicadas en el interior tuvieron un decremento de aproximadamente 1.5 cm (Tabla 15).

Tabla 15. Resultados del análisis de covarianza (ANCOVA) para evaluar el efecto del tamaño del fragmento, la distancia al borde y la interacción con respecto a la altura de las plántulas.

Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	F	P	R ²
Ln Fragmento	1	1.41	0.466	0.497	0.23
Distancia	1	16.06	5.283	0.025	
Especie	2	33.11	5.445	0.007	

El número de hojas por planta también varió entre las especies (Tabla 16). La especie pionera produjo significativamente más hojas que *Ampelocera hottlei* ($t_{(1)}=-4.73$; $P<0.0001$), una de las especies tolerantes. Sin embargo, resulta inesperado que la producción de hojas de la especie pionera no difirió significativamente de *Dussia mexicana* ($t_{(1)}=0.938$; $P=0.351$), mientras que ésta última especie tuvo una producción de hojas mayor que la otra especie tolerante ($t_{(1)}=5.31$; $P=0.0000$) (Fig. 21).

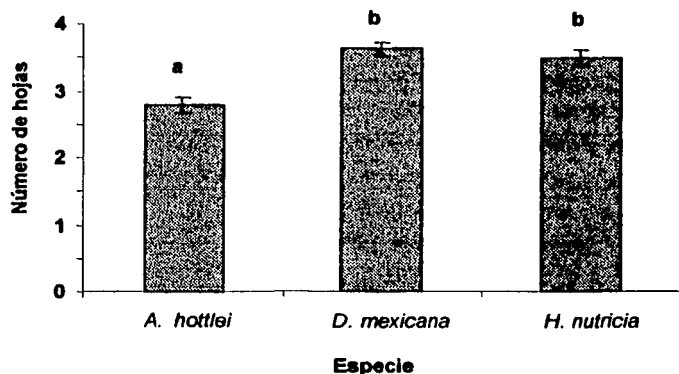


Figura 21. Crecimiento de las tres especies de estudio expresado por la media \pm EE del número de hojas. Las letras iguales indican que no existen diferencias significativas en el número de hojas.

Estas variaciones en el número de hojas fueron independientes del tamaño del fragmento y de la distancia al borde en cada uno de ellos (Tabla 16).

Tabla 16. Resultados del análisis de covarianza (ANCOVA) para evaluar el efecto de tamaño del fragmento, la distancia al borde y su interacción sobre el número de hojas.

Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	F	P	R ²
Ln Fragmento	1	0.0245	0.101	0.751	0.38
Distancia	1	0.494	2.04	0.158	
Especie	2	7.804	16.09	< 0.0001	

Los resultados sugieren que el número de hojas en las tres especies de estudio no se ve influenciado por las características propias de la fragmentación como son el tamaño del fragmento y el efecto de borde, sino que la variación está determinada, en gran medida por la historia de vida de las plantas (pioneras o tolerantes) (Tabla 16).

Sobrevivencia

La sobrevivencia siguió un patrón general similar entre las especies (Fig. 22). De todas las variables analizadas encontré que la interacción triple sp*In tamaño*dist no fue significativa, ($\chi^2= 0.375$; $P= 0.828$). Así mismo las interacciones dobles sp*dist, y sp*In tamaño, tampoco fueron significativas ($\chi^2= 4.636$; $P= 0.098$ y $\chi^2=5.359$ $P= 0.068$, respectivamente), por lo que dichas interacciones fueron eliminadas y el modelo se corrió nuevamente, considerando sólo con los efectos simples.

Los resultados mostraron que el curso temporal de la mortalidad varió entre las especies, en función de la distancia al borde, el tamaño del fragmento y entre transectos (Tabla 17).

Tabla 17. Resultados del análisis semiparamétrico de riesgo proporcional para evaluar el efecto del tamaño del fragmento y la distancia respecto al borde, sobre la sobrevivencia de las especies de estudio.

Fuente de variación	g.l.	χ^2	P
In tamaño	1	8.87	<0.0029
Distancia	1	9.29	<0.0023
Especies	2	145.72	<0.0001
Transecto (frag)	4	46.36	<0.0001

El análisis de Kaplan-Meier, mostró que existen diferencias significativas en la sobrevivencia entre las especies ($\chi^2 =191.03$, $P<0.0001$), *A. hottlei* vs. *D. mexicana*, (Wilcoxon = 170.22, $P<0.001$) *D. mexicana* vs *H. nutricia* (Wilcoxon= 60.15 $P<0.0001$) *A. hottlei* vs *H. nutricia* (Wilcoxon= 49.10 $P<0.0001$), (Fig. 22). El orden de sobrevivencia es *Ampelocera hottlei*>*Hampea nutricia*>*Dussia mexicana*, con una sobrevivencia media de 249.6 (± 3.42); 222.56 (± 3.32) y 189.1 (± 3.35) días respectivamente (Fig. 23). Como

consecuencia de estas diferencias al final del estudio permanecieron vivas 46.12% plántulas de *Ampelocera hottlei*; 30.13% de *Hampea nutricia* y 17.25% de *Dussia mexicana* (Fig. 22).

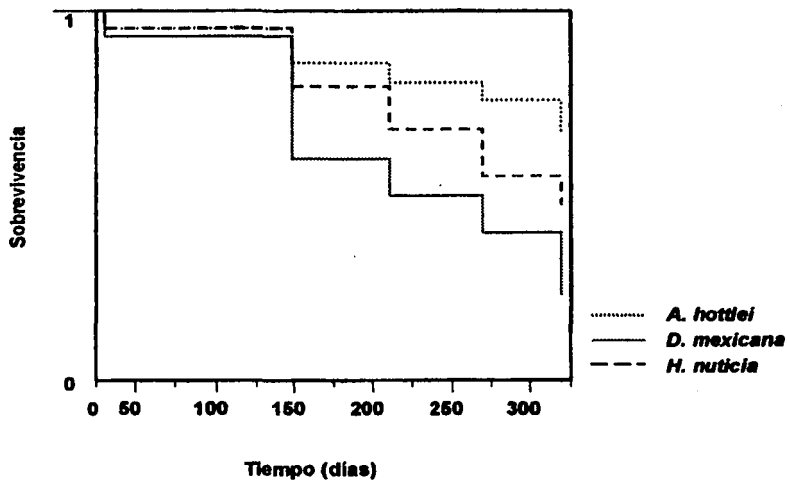


Figura 22. Supervivencia de plántulas de las tres especies de estudio.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

TEMA 01
FALLA DE ORIGEN

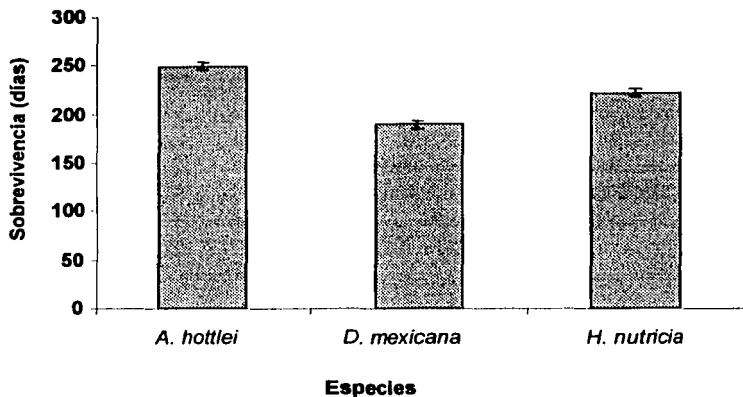


Figura 23. Sobrevivencia media \pm E.E. de las tres especies de estudio.

El análisis utilizado para evaluar los efectos del tamaño del fragmento y distancia sobre cada una de las especies reveló que la sobrevivencia final de *Ampelocera hottlei* y *Dussia mexicana* fue afectada significativamente por el tamaño del fragmento ($P < 0.0080$; $P < 0.0034$, respectivamente), pero no por su posición en el borde, de tal manera que tuvieron una mayor sobrevivencia en el fragmento pequeño, comparado con la Reserva (el fragmento más grande). Contrario a esto la sobrevivencia de *Hampea nutricia* solo fue afectada significativamente por la distancia al borde ($P < 0.0002$), siendo menor en éste que en el interior, tanto en el fragmento pequeño como en el más grande (Fig. 24).

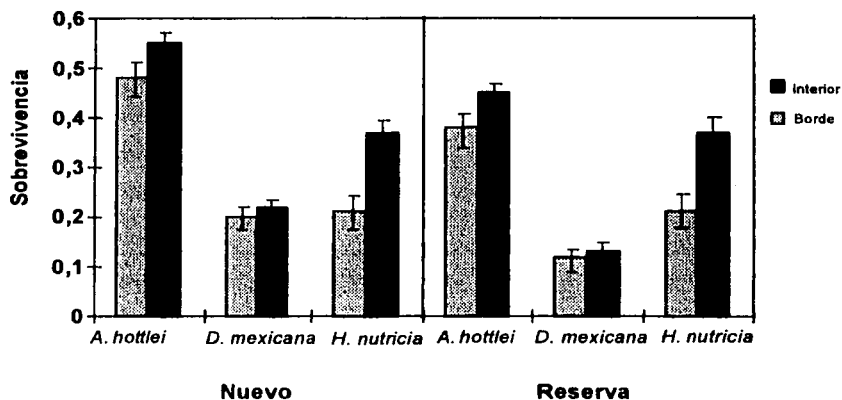


Figura 24. Efecto del tamaño del fragmento y la distancia respecto al borde sobre la sobrevivencia de las especies de estudio.

DISCUSION

Caracterización de los factores abióticos

Los resultados de este estudio muestran que la fragmentación del hábitat, a través del efecto de la reducción del área y del efecto de borde, modifica los valores de temperatura, humedad relativa del aire y del suelo, así como la disponibilidad lumínica. A su vez, la tasa de cambio en los distintos fragmentos difiere según la variable; en particular, encontré que las variables microclimáticas no presentan el mismo grado de cambio ni distancia de penetración.

La variación en el tamaño del fragmento tuvo una influencia importante en las variables microclimáticas medidas en este trabajo. De esta forma, el fragmento de menor área tuvo una temperatura interna mayor que los otros. A su vez, la humedad relativa del aire de este mismo fragmento fue la más baja. En contraste, y de acuerdo con las predicciones, los tres fragmentos de mayor área tuvieron las temperaturas más bajas y los niveles más altos de humedad relativa del aire. En estos tres fragmentos los valores de estas dos variables fueron similares. Esto indica que la temperatura y la humedad relativa del aire se ven profundamente modificados en fragmentos menores o iguales a 3 ha, mientras que fragmentos mayores de 19 ha pueden mantener valores de temperatura y humedad relativa del aire semejantes a las encontradas en el interior de sitios poco perturbados. Por otra parte la menor humedad del suelo fue registrada en el segundo fragmento más pequeño, mientras que el fragmento mayor tuvo el suelo más húmedo. Los otros dos fragmentos tuvieron una humedad del suelo y disponibilidad lumínica similar. No obstante, estos valores fueron menores a los encontrados en la Reserva.

Respecto a la disponibilidad lumínica, la evidencia empírica hacía esperar una mayor penetración de la disponibilidad lumínica en fragmentos pequeños, ocasionada por una mayor influencia del efecto de borde (Williams-Linera 1990a; MacDougall y Kellman 1992; Murcia 1995; Laurance y Bierregaard 1997). Sin embargo, los resultados de este estudio indican que la cantidad de luz que incide en el sotobosque no corresponde a esta

predicción, de tal modo que tanto la Reserva y el fragmento ubicado en el tercer lugar de tamaño, tuvieron una disponibilidad lumínica mayor que los otros dos fragmentos.

En síntesis, la incidencia lumínica en los cuatro fragmentos de estudio parece no estar relacionada con el tamaño del fragmento; probablemente la expectativa fue oscurecida por las características propias de cada fragmento. Chazdon y Fetcher (1984) sugieren que los regímenes de luz son afectados por tres causas principales: posición del sol, condiciones atmosféricas, y estructura de la vegetación. La primera de ellas está relacionada con las diferencias en la incidencia de luz a lo largo del día. Este es un factor importante que pudo haber contribuido a las diferencias encontradas entre fragmentos. A pesar de que los cuatro fragmentos se encuentran bajo el mismo régimen climático, las variables no fueron medidas exactamente en los cuatro fragmentos al mismo tiempo, lo que pudo haber resultado en diferencias en los valores obtenidos, pues existe evidencia que sugiere que los gradientes microclimáticos en fragmentos son muy dinámicos en el tiempo (Murcia 1995; Kapos et al. 1997). Ejemplo de esto es el estudio realizado por Newmark (2001) quien documentó que la variación en los gradientes microclimáticos en las montañas de Usambara (Tanzania) fue del rango de una hora. Esta alta variabilidad temporal también ha sido reportada por Chen et al. (1995) en bosques de coníferas en Norte América y en el Norte de Wisconsin por Saunders y colaboradores (1999).

La segunda causa, referente a las características climáticas del día en que las fotografías fueron tomadas, sugiere que el viento, conducente a movimiento de las nubes y del dosel (que son factores independientes al tamaño del fragmento) pudo haber influenciado la incidencia lumínica (Newmark 2001). Estos factores pueden variar en escalas de tiempo muy pequeñas, de manera que aún dentro del período empleado para hacer mis mediciones (ver Tabla 3), éstas pudieron variar de manera independiente al tamaño del fragmento. Finalmente, es probable que la estructura de la vegetación sea diferente entre los cuatro fragmentos (de manera que las especies de árboles que permanecen en los cuatro fragmentos varíen en su densidad, área basal, altura y densidad del follaje), lo que podría generar diferencias distinguibles en la incidencia de luz entre los fragmentos. En este sentido, cabe resaltar el hecho de que la densidad de la vegetación del sotobosque es más densa en los fragmentos de tamaño pequeño, conformada típicamente

por herbáceas. Considerando que las mediciones fueron tomadas a los 50 cm del suelo esto pudo oscurecer los resultados.

Dado que en otros estudios se ha encontrado que la luz incidente varía con el tamaño de los fragmentos, de tal manera que es mayor en fragmentos de tamaño pequeño (Murcia 1995; Laurance y Bierregaard 1997), sería pertinente modificar la metodología empleada para poder descartar si el tamaño del fragmento realmente no está relacionado con la disponibilidad lumínica en el sotobosque.

Las variables microclimáticas también fueron influenciadas por el efecto de borde, aunque sus respuestas variaron entre los cuatro fragmentos. La temperatura y la humedad relativa del aire fueron diferentes en el borde del fragmento más pequeño comparado con los otros sitios. Por su parte la humedad del suelo sólo presentó cambios en el segundo fragmento más grande. Similarmente, la disponibilidad lumínica sólo respondió en forma de un gradiente en los fragmentos de mayor tamaño (Reserva y R. Cortínez). Como en otros estudios (Kapos 1989; Matlack 1993), la tendencia general fue un aumento en la incidencia lumínica, así como de los valores de temperatura en el borde (Kapos 1989; Williams-Linera 1990a; Matlack 1993; Chen *et al.* 1995; Didham y Lawton 1999; Sizer y Taner. 1999). En contraste y como se ha encontrado en otros estudios la humedad relativa del aire (Williams-Linera 1990b; Matlack 1993; Gehlhausen *et al.* 2000) y del suelo (Kapos 1989; Gehlhausen *et al.* 2000) mostraron valores mas bajos en el borde.

Si bien el borde del fragmento de menor área no fue el que presentó los valores de temperatura más altos, es interesante notar que el interior de este fragmento fue el más caliente. A su vez, la humedad relativa del aire del borde, así como del interior de este mismo fragmento, fue la menor. Así, estos resultados revelan que tanto la temperatura como la humedad relativa del aire, para el caso particular del fragmento de menor tamaño, no sólo se ven alteradas en el borde del fragmento sino en toda el área del mismo. Dicho de otra forma, parecería que el efecto de borde penetra a mayor distancia en los fragmentos más pequeños y de forma irregular, y en el límite, el efecto de borde sobre algunas variables físicas se manifiesta en todo el fragmento.

Los dos fragmentos pequeños no presentaron diferencias a lo largo del gradiente de distancia respecto a la humedad del suelo, y ésta se mantuvo en valores cercanos al 30% de humedad. A su vez, a pesar que la Reserva tampoco presentó un gradiente de humedad del suelo con respecto a la distancia al borde, tuvo valores (Incluso en el borde), aún mayores que el interior del segundo fragmento más grande. Por lo tanto es posible intuir que la humedad del suelo está determinada por otras características independientes a la posición respecto al borde y al tamaño del fragmento. En este sentido el segundo fragmento más grande tiene la peculiaridad de que su suelo tiene grandes cantidades de afloramiento rocoso (basalto), que pudo haber afectado su humedad, a pesar de tener una cobertura muy densa en el dosel (R. Dirzo, *com. pers.*). Estudios previos (Ranney *et al.* 1981; Chazdon y Fetcher 1984; Williams-Linera 1990a; Didham y Lawton 1999) sobre el efecto de borde han demostrado que después de que los bordes son creados, existe un crecimiento de la vegetación del borde, que la hace más densa, lo cual protege al suelo de la desecación por parte del viento y la radiación solar. Esta característica de los bordes, la cual varía mucho entre fragmentos, podría explicar las diferencias observadas en los valores de humedad del suelo entre fragmentos y obscurecer las tendencias esperables.

Este estudio constituye una evidencia más de que el efecto de borde tiene un mayor impacto en fragmentos pequeños, en este caso los específicamente menores o iguales a 3 ha. Por su parte el hecho de que la disponibilidad lumínica solo tuvo un gradiente en los fragmentos de mayor tamaño refuerza la idea de que fragmentos de mayor tamaño tienen una zona de amortiguamiento que impide que los cambios en las variables microclimáticas penetren hasta el interior del mismo (Murcia 1995, Laurance y Bierregaard 1997).

El efecto de borde sobre el microambiente puede alcanzar diversas distancias dentro del fragmento (Williams-Linera 1990a; Camargo y Kapos 1995; Gelhhausen *et al.* 2000). En los fragmentos de estudio, las variables microclimáticas mostraron cambios con el incremento de la distancia al borde; no obstante, dichas variables se modificaron en el gradiente de distancia a lo largo del cual alcanzaron un punto de estabilización. En general la estabilización en las condiciones ambientales ocurrió dentro de los primeros 80 m. La humedad relativa del aire fue la variable microclimática influenciada en mayor grado, ya que el punto de estabilización fue cercano a los 80 m en los cuatro fragmentos. Estos resultados

son consistentes con los reportados por Matlack (1993), Young y Mitchell (1994); y Gehlhausen et al. (2000), quienes encontraron que la humedad relativa tuvo una variación perceptible entre los 50 y 100 m a partir del borde. La temperatura del aire tuvo un ámbito de variación menor, de tal modo que los cambios sólo fueron perceptibles durante los primeros 45 m. Esta distancia de estabilización en los valores de temperatura también ha sido encontrada en estudios previos (Chen et al. 1995; Sizer y Taner. 1999). La humedad del suelo y la disponibilidad lumínica presentaron una variación notable dentro de los 60 y 70 m, respectivamente, a partir del borde. Esta distancia de penetración del efecto de borde respecto a la humedad del suelo fue mayor a la reportada en otros estudios (Kapos 1989; Gehlhausen et al. 2000). En dichos estudios se encontró que la distancia a la cual la humedad del suelo se estabilizaba era de 40 m. La distancia de penetración de la disponibilidad lumínica también fue mayor comparada con otros estudios llevados a cabo por Gehlhausen et al. (2000), en Camping Country, Illinois, quienes reportaron una distancia de estabilización de 40 m a partir del borde. La misma distancia de estabilización fue encontrada en la Amazonía Central por Didham y Lawton (1999).

La distancia a la cual la influencia del borde penetra en los fragmentos es una medida comúnmente utilizada para identificar la intensidad de la alteración del hábitat (Murcia 1995), por lo que la respuesta de las variables microclimáticas al efecto de borde puede darnos información del estado actual de un sitio. Aunado a esto, la dinámica espacial y temporal del microclima en el borde es de gran importancia para entender las respuestas biológicas de distribución y abundancia de los organismos dentro de un fragmento. Existe evidencia que demuestra que, a escalas espaciales pequeñas, la radiación solar, temperatura y humedad determinan las características de muchos procesos biológicos tales como la fotosíntesis, procesos de sucesión de la vegetación, descomposición y reciclaje de nutrientes, entre otros, así como las interacciones entre plantas y herbívoros (Dirzo 1984). Investigaciones previas realizadas en la Amazonía brasileña han sugerido que condiciones similares a las generadas por el efecto de borde tales como altas temperaturas y baja disponibilidad de agua puede resultar en un estrés hídrico para las plantas (Nepstad et al. 1991), lo que puede limitar el establecimiento, crecimiento y sobrevivencia de las plántulas en estos sitios (Uhl 1987; Nepstad et al. 1996). Si consideramos que el efecto de borde es mayor en los fragmentos menores o iguales a 3 ha según los resultados obtenidos en este

estudio, esperaríamos que el reclutamiento de muchas especies de plántulas se vea limitado. En las selvas tropicales húmedas como en la mayoría de los ecosistemas las plantas definen la estructura física de la selva, regulan el clima, además de que son partícipes de una gran cantidad de interacciones antagónicas y mutualistas con diversas especies de animales, hongos y microorganismos. Por ejemplo la mayoría de los árboles requieren animales (principalmente insectos) para su reproducción y dispersión. Por otra parte existen algunas especies de plantas que son defendidas por hormigas (Dirzo 1994).

Se ha demostrado que los efectos de borde resultado de actividades antropogénicas son más grandes que aquellos producto de los claros de regeneración, dado que los bordes creados por los humanos no sólo abarcan grandes extensiones sino que también persisten por más tiempo (Restrepo y Vargas 1999). Aunado a esto los valores reportados para el interior de los fragmentos pequeños son mayores a los encontrados en claros de regeneración natural de otras selvas, los cuales varían de 22.9 a 27 °C, (Nepstad et al. 1996; Holl 1999); ésto puede repercutir en la germinación y establecimiento de las especies, así mismo, en general se ha reportado que temperaturas superiores a los 30 °C disminuye la productividad de procesos biológicos tales como el reciclaje de nutrientes (Walsh 1996). Vázquez-Yanes (1980) reporta que la colonización de especies pioneras se dificulta en sitios perturbados, en particular con suelos deteriorados y con altas temperaturas en los que otras plantas pueden crecer y perpetuarse, interrumpiendo el proceso sucesional. Ponce de León (1982) en un estudio realizado en costa de Marfil reportó que muchas de las semillas y plántulas de árboles no sobreviven cuando son expuestas a altas fluctuaciones de temperatura y baja humedad. Por su parte la humedad del aire es un factor ecológico importante en las selvas tropicales debido a su efecto sobre las tasas de evapotranspiración y por tanto de las tasas de fotosíntesis y transpiración de las plantas (Walsh 1996).

Dado que la región de Los Tuxtlas es de gran importancia biológica (biodiversidad), económica y social (contribuye con el 30% del agua potable para las ciudades de Coatzacoalcos, Minatitlan, Acayucan, San Andrés Tuxtla y Catemaco) (SEMARNAP 2000) y cultural para México (Dirzo 1991), y considerando que la principal amenaza para la existencia de esta región es la deforestación (Dirzo y García 1992), el entender cómo la

fragmentación y el efecto de borde modifican las condiciones microclimáticas tiene implicaciones para el diseño e implementación de planes de restauración y manejo de sistemas fragmentados. Esto es crítico, ya que los fragmentos son los reservorios bióticos que nos proveerán la fuente de inóculo biológico para los programas de regeneración.

Si la fragmentación de la selva húmeda en México continua al ritmo actual, es previsible que dentro de pocos años solo queden fragmentos, incluyendo algunos aún mas pequeños y que, de acuerdo con los resultados de este trabajo, serían poco funcionales. Algunas estrategias que podían contribuir a mitigar este proceso son el establecimiento de corredores entre fragmentos y zonas de amortiguamiento (Simberloff *et al.* 1992), dado que estas bandas de terreno entre fragmentos, pueden permitir la dispersión de plantas y animales de un sitio a otro, facilitando el flujo de genes y la colonización de sitios adecuados (Suárez y Araya 2001; Tewksbury *et al.* 2002). Sin embargo, aunque esta propuesta ha tenido un gran auge los últimos años la evidencia empírica aún es muy limitada. Los resultados del presente estudio sugieren que fragmentos menores a 19 ha podrían no ser representativos de las condiciones microclimáticas de un ecosistema tropical en la selva de Los Tuxtlas.

Existe evidencia que sugiere que la matriz que rodea al fragmento tiene influencia en la magnitud del efecto de borde (Laurance y Yensen 1991; Malcom 1991), por lo que otra alternativa sería minimizar el efecto de borde a través del establecimiento de zonas con uso de la tierra de baja intensidad que actuaran como cinturones de amortiguamiento previniendo la constante degradación del terreno (i.e. erosión y compactación del suelo). Algunos de los usos de la tierra que podrían contribuir en esta dirección incluyen las plantaciones forestales mixtas (con especies nativas) para una extracción diversificada de productos, preferentemente no maderables (Dirzo 2001). La medida en que dichas plantaciones mixtas pueden además funcionar como puentes de comunicación, por lo menos para algunos organismos, es un tema que merece investigación subsecuente en la región.

Niveles de herbivoría y desempeño de las plántulas

Herbivoría

El hecho de que los niveles de daño variaron entre las especies de estudio y no en función de la distancia al borde ni por el tamaño del fragmento, sugiere que los niveles de herbivoría podrían estar determinados fundamentalmente por la historia de vida e identidad de las plantas (Coley et al. 1985; Dirzo 1987). Las dos especies tolerantes (*Ampelocera hottlei* y *Dussia mexicana*) no difirieron en sus niveles de daño. En contraste, la especie pionera tuvo alrededor del doble de daño en comparación con aquéllas. Dichas respuesta de las especies a los niveles de daño son consistentes con las expectativas plateadas por la Hipótesis de la Disponibilidad de Recursos (Coley et al. 1985). Esta hipótesis predice una baja inversión de defensas antiherbívoro en especies de crecimiento lento, como *Ampelocera hottlei* y *Dussia mexicana*. Bajo este escenario, se esperaría mayor herbivoría en *Hampea nutricia*, tal como sucedió en este estudio. Sin embargo, para comprobar el potencial defensivo que tienen estas especies, sería necesario analizar los metabolitos secundarios defensivos. Contrario a los resultados encontrados por otros trabajos, éste estudio no mostró diferencias en los niveles de herbivoría respecto al tamaño del fragmento (Benitez-Malvido 1995, Zenteno 2001), ni con la distancia al borde (Meiners et al. 2000). Sorprendentemente la variación interespecifica resulta consistente y no fue la esperada por los posibles efectos de la fragmentación sobre la abundancia de herbívoros (p. ej. Zenteno 2001), o sobre la abundancia de enemigos naturales (Didham et al. 1996) y/o la combinación de estos factores.

El hecho de que los niveles de herbivoría no dependan de la distancia al borde, es indicativo de que probablemente la interacción planta-herbívoro en el caso de estas especies en el estadio de plántulas en Los Tuxtlas, no está correlacionada con los factores físicos como la temperatura, humedad relativa del aire y suelo, así como la disponibilidad lumínica. Esto resulta inesperado, ya que las evidencias teóricas y experimentales, sugieren que el cambio en estas variables podría afectar a ambos integrantes de la interacción. Por ejemplo, algunos estudios han propuesto que los cambios que se dan a nivel microclimático tienen el potencial de modificar los patrones de asignación de recursos de las plantas así

como el valor nutritivo y características de defensa y por consecuencia la dinámica planta-herbívoros (Hadad et al. 2000; Orcutt y Nilsen 2000). Por otra parte, esta interacción también puede verse influenciada por la diversidad y número de especies de insectos, los cuales se conoce que son afectados por la fragmentación (Didham et al. 1996; Ozzane et al. 1997; Jokimäri et al. 1998;).

También se ha demostrado que los insectos herbívoros responden a variaciones ambientales a pequeña escala, dañando a las plantas en algunos sitios mientras que en otros no (Burger y Louda 1994, 1995). Por lo tanto, la ausencia de variación de los niveles de daño a lo largo del gradiente borde-interior pueden ser resultado de cambios en la densidad o composición de especies como consecuencia de las modificaciones en el microclima, producto de la reducción del área y efecto de borde.

No obstante toda la evidencia empírica y teórica disponible que conduciría a la expectativa de variación en la herbivoría con la fragmentación y el efecto de borde, en este estudio no detecté variación asignable a ninguna de esas causas de heterogeneidad. Una explicación que merece ser verificada, es que en el estadio de plántulas estas especies sean afectadas por herbívoros insensibles a la fragmentación como sería el caso de especies cosmopolitas y de gran movilidad. Esto podría complementarse o ser reforzado por el hecho de que las especies fuesen muy generalistas en cuanto a la gama de fitófagos a los que pueden servir de recurso alimenticio. Aunque no existe un estudio específico para las plantas de las tres especies de estudio, se conoce que el follaje de *Hampea nutricia* puede alimentar a las larvas de al menos tres especies de Lepidoptera y a dos de Orthoptera (R. Dirzo com. pers). El daño que causan estos fitófagos se ha observado en plantas juveniles de *Hampea nutricia*, tanto en claros como en bordes en la selva y en fragmentos. De ser esta situación extrapolable a las plántulas, esto podría explicar la falta de variación entre fragmentos en esta especie.

En contraste el daño en *Dussia mexicana* parece restringirse a una especie predominante de Lepidoptera, tanto en plántulas como en adultos (R. Dirzo com. pers). Esto sugeriría que la herbivoría fuese mayor en los sitios donde este (os) fitófagos son más abundantes, es decir, los sitios más grandes, los cuales albergan mayor cantidad de adultos

de *Dussia mexicana*. La ausencia de variación entre fragmentos y en el gradiente borde-interior sugieren que estos insectos pueden ser de gran movilidad, o que el daño en el follaje se debe a especies que reemplazan o compensan la ausencia del herbívoro especializado. La historia natural de la herbivoría en *Ampelocera hottlei*, por desgracia es poco conocida, por lo que no es posible ofrecer un escenario especulativo similar.

En todo caso, independientemente de la identidad y grado de especialización de los fitófagos de estas especies de plantas, se mantiene la variación interespecífica que se predice conforme a sus historias de vida. Claramente se requieren numerosos estudios de observación y experimentación que permitan explicar la falta de variación observada en este estudio.

Crecimiento

Los recursos varían espacial y temporalmente y las especies difieren en sus capacidades para tolerar la escasez de algún recurso (Latham 1992). Esta heterogeneidad puede afectar los diferentes componentes del ciclo de vida de las plantas, tales como el establecimiento, sobrevivencia y crecimiento. Los resultados de este estudio muestran claras variaciones en las capacidades de las plántulas a tolerar diferentes condiciones ambientales.

Las plántulas de las especies *Dussia mexicana* y *Hampea nutricia* presentaron tasas de crecimiento similares en términos de la producción de hojas, en contraste con las plántulas de la especie *Ampelocera hottlei*, las cuales tuvieron una menor producción de hojas. Estas variaciones en el número de hojas fueron independientes del tamaño del fragmento, así como del efecto de borde, indicando que el crecimiento en términos del número de hojas para las especies *Ampelocera hottlei*, *Dussia mexicana*, y *Hampea nutricia* no es afectado por la fragmentación ni el efecto de borde. A pesar que teóricamente podríamos esperar una mayor producción de hojas en el borde del fragmento y a su vez en fragmentos de áreas pequeñas debido a un aumento en la disponibilidad lumínica, estas especies parecen no responder a los cambios en el microclima para el despliegue de producción foliar. Resultados similares fueron reportados por Restrepo y Vargas (1999) quienes encontraron que la producción de hojas de dos especies de plántulas tolerantes a

la sombra (*Palicourea gibosa* y *Faramea affinis*) (Rubiaceae) en un bosque mesófilo en Colombia, no cambió con respecto a la distancia al borde. Así mismo Benítez-Malvido (1995) en un estudio realizado en Manaus, Brasil, encontró que el crecimiento de tres especies de la familia Sapotaceae no difiere (número de hojas) entre fragmentos de diferentes tamaños (1ha, 10ha, 100ha).

Por su parte el crecimiento expresado como la altura de las plántulas también varió entre especies, sin embargo no en la misma dirección que el número de hojas, de tal manera que las plántulas de las especies *Ampelocera hottlei* y *Hampea nutricia* presentaron un crecimiento en la altura similar, en contraste con las plántulas de *Dussia mexicana*, las que presentaron un menor crecimiento medido como altura. Estas diferencias fueron independientes del tamaño del fragmento así como de la distancia al borde para las especies *Ampelocera hottlei* y *Hampea nutricia*, mientras para *Dussia mexicana* sí estuvo influenciado por la distancia al borde. Estos resultados nos sugieren que la respuesta (cambio en altura) de las plántulas de las especies *Ampelocera hottlei*, *Dussia mexicana* y *Hampea nutricia* a las modificaciones relacionadas con la fragmentación parece ser especie-específica. Para el caso particular de *Dussia mexicana*, la cual es considerada como una especie tolerante a la sombra, el mayor crecimiento de esta especie en el borde puede ser atribuido al hecho de que algunas plántulas de árboles tropicales sobreviven y crecen mejor bajo un 10 a 25 % de luz (Augsburger 1984), posiblemente debido a una aclimatación fisiológica a condiciones más abiertas.

Estos resultados difieren de los de otros trabajos, en los cuales se encontraron diferencias en el crecimiento de plántulas del borde al interior, de manera que el borde del fragmento es más propicio para el crecimiento (Sork 1983; Williams-Linera 1990a; Sizer y Taner 1999). El resto de los estudios que han analizado la influencia del borde sobre el crecimiento de plántulas han reportado resultados similares a los de esta tesis (Restrepo y Vargas 1999). Estas diferencias entre estudios pueden ser atribuidas a la variación de las condiciones abióticas resultado de la creación del borde, producto de la diferencia de hábitats, así como a la capacidad particular de las plántulas de *Ampelocera hottlei*, *Dussia mexicana*, y *Hampea nutricia* para tolerar las condiciones ambientales. Sin duda, un estudio similar abarcando una gama más amplia de especies permitiría poner en perspectiva los

resultados obtenidos con estas tres especies, y permitiría evaluar la consistencia de los mismos.

Por otra parte, es pertinente considerar que los agentes de disturbio y sus efectos potenciales cambian a lo largo de la vida de un individuo (Martínez-Ramos y Samper 1998), por lo que los efectos de la fragmentación en las especies estudiadas podrían ser diferentes en otro estadio. Dado que este estudio se concentró en plántulas recientemente establecidas y la mortalidad fue considerable, es posible que el efecto de algunas variables críticas, (ver Gehlhausen *et al.* 2000), pudo no manifestarse en este estudio.

Sobrevivencia

Un aspecto sobresaliente en este renglón es la nula sobrevivencia en las plántulas de *Heliocarpus appendiculatus*, la especie más demandante de luz incluida en este estudio. El hecho de que esta especie típicamente regenera en claros muy grandes (R. Dirzo, *com. pers*) hace evidente que sus demandas lumínicas son también muy grandes. Esto es compatible con el hecho de que no hubo sobrevivencia en condiciones del interior de ningún fragmento. Dado que las plántulas de esta especie tampoco sobrevivieron en las parcelas más cercanas al borde, inclusive en el fragmento más pequeño, subraya el hecho de que se trata de una especie de tolerancia a la sombra extremadamente restringida.

La sobrevivencia de las plántulas de las otras especies fue afectada por ambos componentes de la fragmentación (tamaño del fragmento y el efecto de borde). En el caso de *Ampelocera hottlei* y *Dussia mexicana*, el tamaño del fragmento fue el responsable de los cambios en la sobrevivencia de estas especies. Contrario a las expectativas planteadas, estas dos especies presentaron una preferencia por el sitio más pequeño. En contraste, la sobrevivencia de la especie *Hampea nutricia* no estuvo influenciada por el tamaño del fragmento sino por su posición a lo largo del gradiente borde-interior, de manera que mostró una sobrevivencia de casi el doble (1.76 veces) en el interior que en el borde del fragmento. Nepstad *et al.* (1996), en un trabajo realizado en la Amazonía Brasileña encontraron resultados similares a los reportados por este estudio, y sugieren que algunas especies de plántulas demandantes de luz son más susceptibles a altas temperaturas y bajas

humedades tanto del suelo como del aire, que las especies tolerantes a la sombra debido a que pierden más rápidamente la turgencia de las hojas, resultando en un pobre desempeño en sitios muy abiertos, lo que en última instancia provoca la muerte de dichas plántulas.

Williams-Linera (1990) y Sizer y Tanner (1999) reportan el mismo patrón encontrado para las dos especies tolerantes a la sombra (*Ampelocera hottlei* y *Dussia mexicana*) sugiriendo que las oportunidades para el establecimiento son las mismas en el borde que en el interior de los fragmentos. Según mi predicción, la sobrevivencia de estas especies debería haber sido mayor en el interior del fragmento; sin embargo, también existe evidencia de que las especies de árboles tolerantes a la sombra pueden crecer en claros pequeños y en los bordes de dichos claros (Barton 1984). El aparentemente amplio rango de tolerancia de estas especies a la sombra podría explicar los hallazgos de este estudio.

En contraste, Meiners y colaboradores (2000) sí observaron diferencias en la mortalidad de plántulas de *Acer rubrum*, *Fraxinus americana*, *Quercus palustris* y *Quercus rubra* entre el borde y el interior, siendo mayor en el interior para las cuatro especies. Por lo tanto se puede sugerir que la respuesta de las plántulas a la fragmentación parece ser especie-específica.

Por su parte, los resultados de este trabajo demuestran que la sobrevivencia de *Hampea nutricia* al parecer no se restringe sólo a los bordes o sitios abiertos dada su condición de especie pionera, sino que para el caso de los fragmentos estudiados muestra una gran preferencia por el interior. Esto puede estar correlacionado con los cambios en las variables microclimáticas descritas anteriormente, la topografía, o a las perturbaciones edáficas causadas por el proceso de fragmentación. Se ha demostrado que el establecimiento de las especies pioneras se dificulta en suelos deteriorados donde otras plantas pueden crecer y perpetuarse (Vázquez-Yanez 1980), lo que a su vez podría aumentar la competencia con otras especies que habiten los bordes. Estos resultados concuerdan con Williams-Linera (1990b) quien en un estudio realizado en Panamá reportó que los bordes no estaban dominados por especies pioneras.

En las selvas húmedas tropicales las plántulas recién establecidas tienen que lidiar con diferentes factores ambientales que afectan negativamente su sobrevivencia y desempeño. Un componente biótico importante que afrontan las plántulas es el ataque por herbívoros consumidores de follaje (Dirzo 1984, 1987). Para las especies estudiadas los niveles de daño fueron relativamente altos, y para el caso particular de *Hampea nutricia* los niveles promedio de daño fueron cercanos al 30%, mientras que para *Ampelocera hottlei* y *Dussia mexicana* los valores registrados fueron de 14 y 19% respectivamente. Un aspecto sobresaliente es el hecho de que *Ampelocera hottlei* fue la especie que tuvo una menor mortalidad (53.88%), mientras que la especie que sufrió una mayor mortalidad fue *Dussia mexicana* (82.75%). Si bien los valores de daño de *Hampea nutricia* fueron los mayores, la sobrevivencia fue relativamente alta, hecho que puede ser explicado por las características propias de sus historia de vida, en la cual según evidencias teóricas y empíricas, las especies pioneras son capaces de tolerar el daño mediante el crecimiento compensatorio o algún otro mecanismo de tolerancia.

La proporción de plántulas de *Ampelocera hottlei* y *Hampea nutricia* que sobrevivieron después de un año puede ser considerada alta en relación a otros trabajos realizados en sitios no perturbados. Garwood (1982), Uhl (1982), Turner (1990), y Sizer y Taner (1999) reportaron que la mortalidad concentrada en plantas menores a 20 cm de altura fue cercana al 90%. En cambio, *Dussia mexicana* parece ser más sensible a los cambios provocados por la fragmentación.

Como conclusión puedo decir que la variación en los factores microclimáticos respecto a la distancia del borde y en función del tamaño del fragmento son una evidencia más de la importancia de los efectos de la fragmentación en las selvas tropicales húmedas. En particular los resultados de este estudio proponen que los fragmentos menores o iguales a 3 ha son los más afectados en las condiciones ambientales lo que a largo plazo pueden repercutir sobre la biota residente. Aunque se ha demostrado que los factores abióticos ejercen una gran influencia sobre el desempeño de las plántulas en sistemas tropicales, este trabajo mostró que para el caso del crecimiento expresado como número de hojas, el tamaño del fragmento y el efecto de borde parecen jugar un papel nulo. El mismo patrón es reportado para el crecimiento expresado como altura para las especies *H. nutricia* y *A.*

hottlei. Sin embargo para la especie *D. mexicana* el borde del fragmento representa un buen sitio para el crecimiento. Si bien los niveles de herbivoría no variaron respecto al tamaño del fragmento ni con el efecto de borde, dichos niveles pueden representar un factor importante para la sobrevivencia de las plántulas de *A. hottlei*, *D. mexicana* y *H. nutricia*. La intensidad del daño fue explicada por la historia de vida, de tal manera que las especies tolerantes (*A. hottlei*, *D. mexicana*) sufrieron un menor daño que la especie pionera (*H. nutricia*).

Una hipótesis para la explicación de los patrones detectados en esta interacción puede ser el efecto de los enemigos naturales de los herbívoros tales como depredadores o parasitoides, no obstante este mecanismo requiere de investigaciones subsecuentes que permitan evaluar la influencia de éstos sobre la abundancia de los insectos herbívoros.

El estudio de los efectos de la fragmentación de las selvas tropicales es de particular interés debido a la condición actual de estos ecosistemas, resultando evidente que todavía quedan muchas preguntas que deben ser contestadas para tener un panorama general de dichos efectos. Este estudio no consideró el efecto del viento, lo que podría ser muy útil para observar cambios en la estructura de la vegetación, la cual se ha visto que es influenciada tanto por las características bióticas como abióticas. Tampoco consideré el reclutamiento, densidad natural, y lluvia de semillas de las plántulas utilizadas. Dado que el despeño de las plántulas está determinado tanto por variables bióticas como abióticas y que es en éste estadio donde ocurre la mayor mortalidad, una alternativa interesante sería evaluar la influencia del efecto de borde sobre el desempeño de plantas de mayor tamaño y/o estudios a largo plazo.

Las selvas húmedas tropicales están en constante cambio por lo que el objetivo de su conservación debe ser mantener suficientes muestras de su biota y de los procesos naturales que persistan a escala temporal y espacial (Laurance y Bierregaard 1997). El mantenimiento de la biodiversidad *per se*, es evidente. Sin diversidad no hay selección (ni natural ni artificial) de organismos adaptados a un determinado hábitat que después experimenta cambios. La diversidad de especies, el acervo genético de que el mundo dispone, es uno de los recursos principales e insustituibles del planeta, y el funcionamiento y los servicios ambientales de los ecosistemas dependen de la biodiversidad.

LITERATURA CITADA

- Aizen, A. M. y P. Feinsinger. 1994. Habitat fragmentation, native insects pollinators, and feral honey bees in Argentine "Chaco Serrano". *Ecological Applications* 4: 378-392.
- Archibold, O. W. 1995. *Ecology of world vegetation*. Chapman & Hall. Inglaterra. pp 15-59.
- Augsburger, C. K. 1984. Light requirements of neotropical tree seedlings: A comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology* 72: 777-795.
- Barone, A. J. 1998. Host-specificity of folivorous insects in a moist tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 67: 400-409.
- Barton, A. M. 1984. Neotropical pioneer and shade tolerant tree species: do they partition tree-fall gaps? *Tropical Ecology* 25: 196-202.
- Benedict, H. J. y L. J. Hatfield. 1988. Influence of temperature induced stress on host plant suitability to insects. En: Heinrich, A. E. (ed.). *Plant stress-insect interactions*. John Wiley and Sons. Canada. pp 139-167.
- Benítez-Malvido, J. 1995. The ecology of seedlings in central amazonian forest fragments. Tesis doctoral. Universidad de Cambridge. Inglaterra. pp 60-90
- Benítez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12: 380-389.
- Bierregaard, O. R., T. E. Lovejoy, V. Kapos, A. A. Dos Santos y R. W. Hutchings. 1992. The biological dynamics of tropical rainforest fragments. *Bioscience* 42: 859-866.
- Bruna, M. E. 1999. Seed germination in rainforest fragments. *Nature* 402: 139
- Burger, J. C. y S. M. Louda. 1994. Indirect versus direct effects of grasses on growth of cactus (*Opuntia fragilis*): Insect herbivory versus competition. *Oecologia* 99: 79-87.
- Burger, J. C. y S. M. Louda. 1995. Interaction of diffuse competition and insect herbivory in limiting brittle prickly pear cactus, *Opuntia fragilis* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 82: 1558-1566.
- Camargo J. L. y V. Kapos. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 11: 205-221.
- Cates, R. G. y G. Orians. 1975. Successional status and the palability of plants to generalized herbivores. *Ecology* 56: 410-418.
- Caughley, G. 1994. Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology* 63: 215-244.

- Chazdon, R. L. y N. Fetcher. 1984. Light environments of tropical forest. En: Medina, E., H. A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (eds.) *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Dr. W. Junk Publishers, Netherlands. pp 27-36.
- Chen, J., J. F. Franklin y T. A. Spies. 1992. Vegetation responses to edge environments in old-growth douglas-fir forest. *Ecological Applications* 2: 387-396.
- Chen, J., J. F. Franklin y T. A. Spies. 1995. Growing-season microclimatic gradients from clear cut edges into old-growth douglas-fir forest. *Ecological Applications* : 5: 74-86.
- Coley, P. D. 1982. Rates of herbivory on different tropical trees. En: Leigh, E. G., A. S. Rand y D. M. Windsor (eds.) *The ecology of a tropical forest*. Smithsonian Institution Press. E.U.A. pp 123-132.
- Coley, P. D., J. P. Bryant y F. S. Chapin. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 4728: 895-899.
- Coley, P. D. y J. A. Barone. 1996. Herbivory and Plant Defenses In Tropical Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.
- Connell, J. H. y R. O. Slater. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Correl, D. L. 1991. En: *Ecotones: the role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environments* Holland, Risser, M. M., P. G. y R. J. Naiman (eds.) Chapman & Hall. pp 90-109.
- Crawley, M. J. 1983. *Herbivory the dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scientific Publications. Inglaterra. pp 290-331.
- Crawley, M. J. 1997. *Plant ecology*. Blackwell Science. E.U.A. pp 284-317.
- Cutler A. 1991. Nested faunas and extinction in fragmented habitats. *Conservation Biology* 5: 496-505.
- Dale, S., K. Mork, R. Solvang y A. J. Plumptre. 1998. Edge effects on understory bird community in a logged forest in Uganda. *Conservation Biology* 14: 265-276 .
- Denslow, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12: 47-55 (Suplemento).
- Detling, J. K. y M. I. Dyer. 1981. Evidence for potencial plant growth regulators in grasshoppers. *Ecology* 62: 485-488.

- De Vries, H. H., P. J. Den Boer, y T. S. Van Dijk. 1996. Ground beetle species in heathland fragments in relation to survival, dispersal, and habitat preference. *Oecologia* 107: 332-342.
- Didham, K.R. 1998. Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. *Oecologia* 116: 397-406
- Didham, K. R., J. Ghazoul, N. E. Strork y A. J. Davis. 1996. Insects in fragmented forest: a functional approach. *Trends In Ecology and Evolution* 11: 255-260.
- Didham, K.R., P.M. Hammond., J.H. Lawton., P. Eggleton., y N.E. Strork. 1998. Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs* 3: 295-323.
- Didham, K. R. y H. J. Lawton. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica* 31: 17-30.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: A phyto-centric overview . En: Dirzo, R. y J. Sarukhán (eds) Perspectives on plant population Ecology. Sinauer. E.U.A. pp 141-165.
- Dirzo, R. 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en Los Tuxtlas, Veracruz. *Revista de Biología Tropical* 34: 119-131.
- Dirzo, R. 1991. Rescate y restauración ecológica de la selva de Los Tuxtlas. *Ciencia y Desarrollo* 7: 33-45.
- Dirzo, R. 1994. Diversidad de Flora Mexicana. CEMEX México. pp 191.
- Dirzo, R. 2001. Forest ecosystems functioning, threats and value: Mexico as case study. En: Hollowell, V. C., A. S. Mcpherson y D. Gunter (eds.) Managing human-dominated ecosystems. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden. Vol. 84. Missouri Garden Press. E.U.A. pp 47-64.
- Dirzo R. y A. Miranda. 1990. Contemporary neotropical defaunation and forest structure, functions, and diversity - A sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* 4: 444-447.
- Dirzo R. y A. Miranda. 1991a. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of possible consequences of contemporary defaunation. En: P. W. Price, T. M. Lewinson, G. W. Fernandes y W. Benson (eds.) Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions. John Wiley and Sons. E.U.A. pp 273-287.
- Dirzo, R. y A. Miranda. 1991b. El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente americano. contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia* 16: 240-245.
- Dirzo, R. y M. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology* 6: 84-90.

- Duelli, P. 1990. Population movements of arthropods between natural and cultivated areas. *Biological Conservation* 54: 193-207.
- Erwin, T. L. 1991. How many species are there?. *Conservation Biology* 5: 330-333.
- Ferreira, V. L. y W. F. Laurance. 1997. Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in central amazonia. *Conservation Biology* 68: 19-28.
- García-Guzman, G. y R. Dirzo. 2001. Patterns of leave-pathogen infection in the understory of a Mexican rain forest: incidence, spatiotemporal variation, and mechanism of infection. *American Journal of Botany* 88: 634-635.
- Garwood, N. C. 1982. Seasonal rhythm of seed germination in a semideciduous tropical forest. En: Leigh, E., G. Rand y A. S. Windsor (eds.) *The ecology of a tropical forest*. Smithsonian Institution Press. E.U.A. pp 173-185.
- Gascon, C. 1993. Breeding habitat use by five amazonian frogs at forest edge. *Biodiversity and Conservation* 2: 438-44.
- Gehlhausen, M. S., M. W. Schuartz y C. K. Augspurger. 2000. Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology* 147: 21-35.
- Gentry, A. 1986. Endemism in tropical forest versus temperate communities. En: Soulé, M. E. (ed.) *Conservation Biology, the science of the scarcity and diversity*. Sinauer. E.U.A. pp 153-181.
- Goldsmith, F. B. 1998. Tropical rain forest, a wider perspective. Chapman and Hall. E.U.A. pp 1-16.
- González, A. 1992. Los bosques de las tierras mexicanas : La gran tendencia. *El Cotidiano* 48: 3-6.
- González, S. E., R. Dirzo y R. C. Vogt. 1997. Historia natural de Los Tuxtlas. Universidad Nacional Autónoma de México. México. pp 647.
- Haddad, N. M., J. Haarstad y D. Tilman. 2000. The effects of long-term nitrogen loading on grassland insect communities. *Oecologia* 124: 73-84.
- Harris D. L. y G. Silva-López. 1992. Forest fragmentation and conservation of biological diversity. En: Peggy L., K. Subodh y K. Jain (eds). *Conservation biology, the theory and practice of nature conservation preservation and management*. Chapman and Hall. E.U.A. pp 200 - 237.
- Hester, A. J. y R. J. Hobbs. 1992. Influence of fire and soil nutrients an native and non-native annuals at remnant vegetation edges in the western Australian Wheatbelt. *Journal of Vegetation Science* 3: 101-108.

- Holl, D.K. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31: 229-242
- Holl, D. K. y M. E. Lulow. 1997. Effects of species, habitat, and distance from the edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest. *Biotropica* 29: 459-468.
- Holtzer, O. T., L. T. Archer y M. J. Norman. 1988. Host plant suitability in relation to water stress. En: Heinrich, A. E. (ed.). *Plant stress-insect interactions*. John Wiley and Sons. Canadá. pp 111-137.
- Instituto de Estadística y Geografía e Informática. 1991. *Aerial photograph*. México.
- Ibarra-Manríquez G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la estación de Biología tropical Los Tuxtlas Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 264 pp.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist* 104: 501-529.
- Jennersten, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltooides* (Caryophyllaceae): Effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* 2: 359-366.
- Jokimäri, J., E. Huhta, J. Itämiés y P. Rahko. 1998. Distribution of arthropods in relation to forest patch size, edge, and stand characteristics. *Canadian Journal Forestry Research* 28: 1068-1072.
- Kapos, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5: 173-185.
- Kapos, V., E. Wandelli, J. L. Camargo y G. Ganade. 1997. Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in central amazonia. En: Laurance W. F. y R. O. Bierregaard (eds.) *Tropical forest remnants. Ecology, management and conservation of fragmented communities*. University Chicago Press. E.U.A. pp 33-44.
- Karban, R. e I. T. Baldwin. 1997. *Induced responses to herbivory*. Chicago Press. E.U.A. pp 319.
- Kareiva, P. 1987. Habitat fragmentation and the stability of predator-prey interactions. *Nature* 326: 388-390.
- Klein, B. C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central amazonia. *Ecology* 70: 1715-1725.
- Kruess, A. y T. Tscharrntke. 1994. Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science* 264: 1581-1584.
- Lack, D. 1969. The number of bird species on islands. *Bird Study* 16: 193-209.

- Landsberg, J. 1990. Dieback Of Rural Eucalypts: The effect of stress on the nutritional quality of foliage. *Australian Journal of Ecology*. 15: 97-107.
- Latham, R. E. 1992. Co-occurring tree species change rank in seedling performance with resources varied experimentally. *Ecology* 73: 2129-2144.
- Laurance, W. F. 1991. Edge effects in tropical forest fragments: Application of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation* 57: 205-219.
- Laurance, W. F. 1999. Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological Conservation* 91:109-117.
- Laurance, W. F. 2000. Do edge effects occur over large spatial scales?. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 134-135.
- Laurance, W. F. y E. Yensen. 1991. Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation* 55: 77-92.
- Laurance, W. F y R. O. Bierregaard. 1997. Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities. University of Chicago Press. E.U.A. pp 609.
- Laurance, W.F., L.V. Ferreira, J.M. Rankin-de Merona., S.G. Laurance., R.W. Hutchings, y T.E. Lovejoy. 1998. Effects of Forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conservation Biology* 2: 460-464
- Laurance, G. S. y W. F. Laurance. 1999. Tropical wildlife corridors: use of linear rainforest remnants by arboreal mammals. *Biological Conservation* 91: 231-239.
- Laurance, W. F., D. Peréz-Salicrup, P. Delamónica, P. M. Fearnside, S. D' Angelo, A. Jerzolinski, L. Pohl y T. E. Lovejoy. 2001. Rainforest fragmentation and the structure of amazonian liana communities. *Ecology* 82: 105-116.
- Lord, M. J. y A. D. Norton. 1990. Scale and the spatial concept of fragmentation. *Conservation Biology* 4: 197-202.
- Louda, S. M. y S. K. Collinge. 1992. Plant resistance to insect herbivores: A field test of the environmental stress hypothesis. *Ecology* 73: 153-169.
- Louda, S. M. y J. E. Rodman. 1983. Ecological patterns in the glucosinolate content of a native mustard, *Cardamine cordifolia*, in the rocky mountains. *Journal of Chemistry Ecology* 9: 397-421.
- Lovejoy, T. E., R. O. Bierregaard, A. B. Rylands, J. R. Malcom, C. E. Quintela, L. H. Harper, K. S. Brown JR, A. H. Powell, G. V. N. Powell, H. O. R. Schubart y M. B. Hays. 1986. Edge and other effects of isolation on amazon forest fragments. En: M. E. Soulé (ed.) *Conservation Biology: The science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates. E.U.A. pp 257-285.

- Mac Arthur, R. H. y E. O. Wilson. 1967. The theory of Insular Biogeography. *Evolution* 17: 373-387.
- MacDougall, A. y M. Kellman. 1992. The understory light regime and patterns of tree seedlings in tropical riparian forest patches. *Journal of Biogeography* 19: 667-675.
- Maguara T., V. Kődöböcz y B. Tóthmérész. 2001. Effects of Habitat Fragmentation on Carabids In Forest Patches. *Journal of Biogeography* 28: 129-138.
- Malcom, J. 1991. The small mammals of amazonian forest fragments: Pattern and process. Tesis Doctoral. Universidad de Florida. E.U.A.
- Marquis, J. R. y H. E. Braker. 1994. Plant-herbivore interactions: Diversity, specificity and impact. En: McDade, A. L., S. Kamaljit, H. A. Hespenheide y S. G. Hartshorn (eds.) *La Selva. Ecology and natural history of a neotropical forest*. The University of Chicago Press. E.U.A. pp 261-281.
- Martínez-Ramos, M. y C. Samper. 1998 Tree life history patterns and forest dynamics: A conceptual model for the study of plant demography in patchy environments. *Journal of Sustainable Forestry* 6: 85-125.
- Masera, O. M. J. Ordóñez, y R. Dirzo. 1992. Emisiones de carbono a partir de la deforestación en México. *Ciencia* 42: 151-153.
- Masera, O. R., M. J. Ordóñez y R. Dirzo. 1997. Carbon emissions from mexican forest: Current situation and long-term scenarios. *Climatic Change* 35: 265-295.
- Matack, G. R. 1993. Microenvironment variation within and among forest edge sites in the eastern United States. *Biological Conservation* 66: 185-194.
- Matack, G. R. 1994. Vegetation dynamics of the forest edge: Trends in space and successional time. *Journal of Ecology* 82: 113-123.
- Mattson, W. J. y N. D. Addy. 1975. Phytophagous insects as regulators of forest primary production. *Science* 190: 515-522.
- Meffe, G. K. y C.R. Carroll. 1994. Principles of conservation biology. Sinauer Associates Inc. E. U. pp. 237-264.
- Meiners, S. J., S. N. Handel y S. T. A. Pickett. 2000. Tree seedling establishment under insect herbivory : Edge effects and inter-annual variation. *Plant Ecology* 151: 161-170.
- Mittermeler, R. A. y G. Mittermeier. 1992. La importancia de la diversidad biológica de México. En: Sarukhán, J. y R. Dirzo (eds.), *México ante los retos de la biodiversidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. pp 63-73.

- Murcia C. 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- Myers, N. 1993. Tropical Forests: The main deforestation fronts. *Environmental Conservation* 20: 9-15.
- Nason J. D., P. R. Aldrich y J. L. Hamrick. 1997. Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree population. En: Laurance W. F. y R. O. Bierregaard Jr. (eds.) *Tropical forest remnants. Ecology, management and conservation of fragmented communities.* University Chicago Press, E.U.A. pp 304-320.
- Nepstad, C.D., C. Uhl., y E.A.S. Serrao. 1990. Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded pastures: a case study from Paragominas, Pará Brazil. En: A.B. Anderson (ed.). *Alternatives to deforestation: steps toward sustainable use of the Amazon rain forest.* Columbia University Press. New York. Pp 215-229.
- Nepstad, C.D., C. Uhl., C.A. Pereira y J.M.C. da Silva. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76: 25-39.
- Nichol, J. E. 1994. An examination of tropical rain forest microclimate using GIS modelling. *Global Ecology and Biogeography Letters* 4: 69-78.
- Newmark, W. D. 2001. Tanzanian forest edge microclimatic gradients: dynamic patterns. *Biotropica* 33: 2-11.
- Núñez-Farfán, J. 1985. Aspectos ecológicos de especies pioneras en una selva húmeda de México. Tesis de Licenciatura . Facultad de Ciencias. UNAM. México. 235 pp.
- Orcutt, D. M. y E. T. Nilson. 2000. The physiology of plants under stress. Soil and biotic factors. John Wiley and Sons. E.U.A. pp 264-328.
- Orians, G. H., R. Dirzo, J. H. Cushman, E. Medina y S. J. Wright. 1995. Tropical forest biodiversity and ecosystem functioning. En: Watson, R. T. y V. H. Heywood (eds.) *Global biodiversity assessment.* Cambridge University Press. Cambridge pp 339-345.
- Orians, G. H., R. Dirzo y J. H. Cushman. 1996. Impact of biodiversity on tropical forest ecosystem processes. En: Mooney, H. A., J. H. Cushman y E. D. Schulze (eds.) *Functional roles of biodiversity: A global perspective.* John Wiley and Sons. E.U.A. pp 213-244.
- Ozanne, C. M. P., C. Hambler, A. Foggo y M. R. Speight. 1997. The significance of edge effects in the management of forest for invertebrate diversity. En: Stork, C. N. E., J. A. Adis y R. K. Didham (eds.) *Canopy arthropods.* Chapman and Hall. Inglaterra. pp 354-550.

- Palik, B. J. y P. G. Murphy. 1990. Disturbance versus edge effects in sugar-maple/ beech forest fragments. *Forest Ecology and Management* 32: 187-202.
- Pennington, T. D. y J. Sarukhán. 1998. Árboles tropicales de México. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica. México. pp 521.
- Ponce de León. 1982. L'écophysiolgie de la germination d'espèces forestières et de savanne, en rapport avec la dynamiqué de la végétation en Cote d'Ivoire. *Bulletin Liaison Cher* 1: 1-44
- Powell, A. H. y G. V. N. Powell. 1987. Population dynamics of male euglossine bees in amazonian forest fragments. *Biotropica* 19: 176-179.
- Price, P. W. 1997. Insect ecology. John Willey and Sons. E.U.A. pp 130-132.
- Primack, R. B. 1993. Essentials of conservation biology. Sinauer associates. E.U.A. pp 111-166.
- Ranney, J. W., M. C. Bruner y J. B. Levenson. 1981. The Importance of the edge in the structure and dynamics in man-dominated landscapes. En: R. L. Burguess y D. M. Sharpe (eds.) Forest islands dynamics in man-dominated landscapes. *Ecology Studies* Vol. 41. Springer-Verlag. E.U.A. pp 67-95.
- Restrepo, C. y A. Vargas. 1999. Seeds and seedlings of two neotropical montane understory shrubs respond differently to anthropogenic edges and treefall gaps. *Oecologia* 119: 419-426.
- Rich, P. M. 1989. A manual for analysis of hemispherical canopy photography. Los Alamos National Laboratory. Los Alamos, Nuevo México 87545. E.U.A. pp 257-277.
- Rhoades, D. F. y R. G. Cates 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. En: Wallace, J. W y E. L. Mansell (eds.) Recent advances in phytochemistry. Biochemical interactions between plants and insects. Plenum. E.U.A. pp 168-213.
- Roland J. 1993. Large-scale fragmentation increases the duration of tent caterpillar outbreak. *Oecologia* 93: 25-30.
- Rosenthal, J. P. y P. M. Kotanen. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 145-148.
- Saunders, A. D., R. J. Hobbs y C. R. Margules. 1990. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology* 5: 18-29.
- Saunders, S. C., J. Chen, T. D. Drummer y T. R. Crow. 1999. Modeling temperature gradients across edges over time in a managed landscape. *Forestry Ecology and Management* 1: 17-32.

- Schowalter, T. D. 2000. Insect ecology an ecosystem approach. Academic Press. E.U.A. pp 473.
- Schupp, E. W. 1990. Annual variation in seedfall, post dispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. *Ecology* 71: 504-515.
- SEMARNAP. 2000. Áreas Naturales Protegidas de México. México.
- Simberloff, D. S., J. A. Farr, J. Cox y D. W. Mehlman. 1992. Movement Corridors: Conservation Bargains or Poor Investments. *Conservation Biology* 6: 493-505.
- Sizer, N. y E. V. J. Taner. 1999. Responses of woody plant seedlings to edge formation in a lowland tropical rainforest, amazonia. *Biological Conservation* 91: 135-142.
- Sork, V. L. 1983. Distribution of Pignut Hickory (*Carya glabra*) along a forest to edge transect, and factors affecting seedling recruitment. *Bulletin Torrey Botany Club* 110: 494-506.
- Soto, M. y L. Gama. 1997. Climas. En: González, S. E., R. Dirzo, R. C. Vogt (eds.) Historia natural de Los Tuxtlas. Universidad Nacional Autónoma de México. México. pp 647.
- Speigth, R. M., M. D. Hunter y A. D. Watt 1999. Ecology of insects: concepts and applications. Blackwell Science, E.U.A. pp 350.
- Stoufer, C. P. y R. O. Bierregaard Jr. 1995. Effects of forest fragmentation on understory hummingbirds in amazonian, Brazil. *Conservation Biology* 5: 1085-1094.
- Suárez, L. e I. Araya. 2001 Áreas protegidas con límites cambiantes en Ecuador. En: Primack, R., R. Roíz, P. Feinsinger, R. Dirzo y F. Massardo (eds.) Fundamentos de conservación biológica, perspectivas latinoamericanas. Fondo de Cultura Económica. México. pp 478-496.
- Tewksbury, J. J., D. J. Levey., N. M. Haddad., S. Sargent., J. L. Orrock., A. Weldon., B. J. Danielson., J. Brinkerhoff., E. I. Damschen., y P. Townsend. Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proceeding of the national academy of sciences* 99: 12923-12926
- Thébaud, C. y D. Strasberg. 1997. Plant dispersal in fragmented landscapes: a field study of woody colonization in rainforest remnants of the Mascarene archipelago. En: Laurance W. F. y R. O. Bierregaard Jr. (eds.) Tropical forest remnants. Ecology, management and conservation of fragmented communities. University Chicago Press. E.U.A. pp 321-345.
- Toledo, V. M. 1988. La diversidad biológica de México. *Ciencia y desarrollo* 81:17-30 .
- Toledo, V. M. 1990. Ecología política. *Cultura* 3: 36-49.
- Toledo, V. M. 1996. México: Diversidad de culturas. Colección CEMEX. México. pp 191

- Turner, I. M. 1990. Tree seedling growth and survival in a Malayan rain forest. *Biotropica* 22: 146-154.
- Turner, I. M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: A review of evidence. *Journal of Applied Ecology* 33: 200-209.
- Turner, I. M. y R. T. Corlett 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 330-333.
- Turner, I. M., K. S. Chua, J. Ong, B. Soong y H. Tan 1996. A century of plant species loss from an isolated fragment of lowland tropical rain forest. *Conservation Biology* 10: 1229-1244.
- Turton, S. M. y H. J. Freiburger. 1997. Edge and aspect effects on the microclimate of a small tropical forest remnant on the Atherton Tableland, Northeastern Australia. En: Laurance W. F. y R. O. Bierregaard Jr. (eds.) Tropical forest remnants. Ecology, Management, and conservation of fragmented communities. University Chicago Press. E.U.A. pp 45-54.
- Tscharntke T. 1992. Fragmentation of phragmites habitats, minimum viable population size, habitat suitability, and local extinction of moths, midges, flies, aphids, and birds. *Conservation Biology* 6: 530-536.
- Uhl, C. 1982. Recovery following disturbances of different intensities in the amazon rain forest Venezuela. *Interciencia* 7: 19-24.
- Uhl, C. 1987. Factors controlling sucesión following slash-and-burn agriculture. *Journal of Ecology* 75: 377-407
- Vázquez-Yanes C. 1980. Notas sobre autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva lluviosa. *Tropical Ecology* 21: 103-112.
- Walsh, R.P.D. 1996. Climate. En: Richards, P.W. The tropical rain forest. Cambridge University Press. Cambridge. pp 159-205.
- White, T. C. R. 1984. The abundance of invertebrate herbivores population dynamics. En: Bernays, E. (ed.). Insect-plant interactions. Vol. 4. CRC Press. E.U.A. pp 167-187.
- Whitmore, T. C. 1991. Tropical rain forest dynamics and its implications for management. En: Gómez-Pompa, A., T. C. Whitmore y M. Hadley (eds.) Rain forest regeneration and management. Man and the Biosphere Series. Vol. 6. UNESCO y The Parthenon Publishing. Francia. pp 67-89.
- Whitmore, T. C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. En: Laurance W. F. y R. O. Bierregaard Jr. (eds.) Tropical forest remnants. Ecology, Management, and conservation of fragmented communities. University Chicago Press. E.U.A. pp 3-12.

- Whitmore, T. C. y J. Sayer. 1992. Tropical deforestation and species extinctions. World Conservation Union (IUCN) y Chapman and Hall. Inglaterra. 153 pp.
- Wilcove, D., C. McClellan y A. Dobson. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. En: Soulé, M. E. (ed.) *Conservation Biology, The science of the scarcity and diversity*. Sinauer. E.U.A. pp 237-56.
- Wilcox, B. A. 1980. Insular ecology and conservation. En: Soulé, M. E. y B. A. Wilcox (eds.) *Conservation Biology*. Sinauer Associates. E.U.A. pp 95-117.
- Williams-Linera G. 1990 a. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Ecology* 78: 356-373.
- Williams-Linera G. 1990 b. Origin and early development of forest edge vegetation in Panama. *Biotropica* 22: 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* 5: 1091-1102
- Willson, M. F. y F. H. J. Crome. 1989. Patterns of the seed rain at the edge of a tropical Queensland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 5: 301-308.
- Young, A. y N. Mitchell. 1994. Microclimatic and vegetation edge effects in a fragmented podocarp-broadleaf forest in New Zealand. *Biological Conservation* 67: 63-72.
- Yung A., T. Boyle y T. Brown. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 413-417.
- Zenteno, R. L. 2001. Efectos de la fragmentación del hábitat sobre la herbivoría en *Chamaedorea alternans* (Arecaceae) en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. México. pp 90.
- Zudeima A. P., J. A. Sayer y W. Dijkman. 1996. Forest fragmentation and biodiversity: the case for intermediate-sized conservation areas. *Environmental Conservation* 23: 290-297.

APÉNDICE

A continuación se presenta la descripción general de las especies de estudio.

Ampelocera hottlei (Ulmaceae)

"Cuerillo"

Árbol de hasta 30 m y un diámetro a la altura del pecho (d. a. p.) de hasta 60 cm, con el tronco muy recto y limpio, con pequeños contrafuertes en la base; ramas ascendentes situadas en la parte superior del tronco; copa irregular.

Corteza externa lisa, pardo amarillenta, con abundantes lenticelas suberificadas y prominentes. Grosor total de la corteza de 7 a 8 mm.

Hojas alternas simples, láminas de 6.5 x 3 a 18 x 7.5 cm, oblongas o anchamente elípticas, con el margen entero, ápice acuminado, base anchamente cuneada o redondeada; verde oscuras y brillantes en el haz, verde amarillentas y pálidas en el envés, glabras en ambas superficies; láminas con numerosos puntos glandulosos transparentes y con 3-5 nervios que salen de la base; láminas ceríceas, peciolo de 5 a 9 mm, glabros. Las hojas muy nuevas tienen color azul oscuro. Los árboles de esta especie son perenifolios.

En los fascículos axiales tienen muy pocas flores de hasta 7mm de largo, bracteadas, pubescentes, color crema alargadas (Pennington y Sarukhán1998) (Fig. 25).

Hellocarpus appendiculatus (Tilaceae)

"Jonote"

Árbol de 15 -25 m de altura y de 15-50 cm de diámetro a la altura del pecho (d. a. p.), sin contrafuertes. Fuste cilíndrico, recto. Corteza lisa, parda, con lenticelas ligeramente más oscuras, pequeñas en líneas longitudinales de dimensión variable. Exudado escaso, pegajoso anaranjado. Copa redondeada abierta.

Tiene hojas simples en espiral. Entrenudos pardo pubescentes, pelos estrellados. Lámina de 9-18 cm de largo y 3.5-10cm de ancho ovada o elíptica, con glándulas en su margen, el ápice cuspidado. Son plantas dióicas, flores estaminadas. Infrutescencia de 9-20 cm. Nueces aplanadas, elipsoides o redondeadas, con los márgenes rosas y de 1 a 2 semillas por fruto. Las semillas son piriformes, pardo negruzcas. Endospermo presente.

De enero a marzo produce hojas jóvenes pardo rojizas. Florece de febrero a marzo y fructifica de marzo a abril (Núñez-Farfán 1985).

Helioctopus appendiculatus recibe un daño considerable por varias especies de insectos, los niveles de daño van desde 10 a 80 % del área foliar total de las plantas juveniles. También se han registrado algunos valores de defoliación elevados por insectos en individuos adultos (aprox. 30% del área foliar total). El daño foliar reduce significativamente la supervivencia de las hojas; la supervivencia de esta especie en estado juvenil también es afectada por los herbívoros. *H. appendiculatus* tolera niveles de daño elevados sin mostrar un detrimento significativo en la tasa de recambio de hojas, crecimiento en diámetro y altura o incluso en supervivencia de hojas e individuos.

Las especies de este género habitan regiones tropicales y subtropicales desde el norte de México hasta América del Sur (Núñez-Farfán 1985) (Fig. 25)

Dussia mexicana (Leguminosae).

“Palo de burro”

Árbol de hasta 35 m y d. a. p. de hasta 1m, con grandes contrafuertes cóncavos, ramificados, que alcanzan hasta 3 o 4 m desde la base del tronco, fuste irregular con abultamientos irregulares; copa de ramas ascendentes, irregular. Corteza externa escamosa, de color crema pardusco, con pocas lenticelas grandes.

Hojas dispuestas en espiral, imparipinadas, de 20 a 30 cm de largo, incluyendo el peciolo, compuestas por 11 a 17 foliolos opuestos o alternos, de 9 x 3 a 15 x 5.4 cm, elípticos con el margen entero, ápice agudo acuminado, base redondeada o truncada,

generalmente muy asimétrica, verde intenso en el haz, flores color lila en la parte superior y en la base blancas.

Los frutos son vainas de 5 a 6 cm de largo, elipsoideas y ligeramente aplanadas, agudas, contienen varias semillas de color verde lustroso, cubiertas por un arilo anaranjado, maduran de mayo a agosto (Pennington y Sarukhán 1998) (Fig. 25).

Hampea nutricia (Malvaceae)

"Tecolixtle"

Árbol de 5-10 m de altura y 10-20 cm de d. a. p. Con contrafuertes, tronco cilíndrico, recto. Corteza lisa, pardo grisácea, lenticelas pardo oscuras, arregladas en líneas de 2-6 cm de largo. Copa abierta redondeada. Hojas simples en espiral. Pecíolo de 4 -15 cm de largo, rojizo con pelos estrellados, grisáceos difíciles de observar. Son plantas dioicas, con flores estaminadas, color blanco amarillento. El fruto consiste de cápsulas de 10-18 mm de largo y 9-12 mm de ancho, ovoide, elipsolde, verde grisáceo, dehiscente por 3 valvas y 2 a 3 semillas por fruto. Semillas de 7.5-8.5 mm de largo, 4-6 mm de ancho, 4-4.5 mm de grueso, negras brillantes elipsoides, con un arilo blanco. Endospermo presente.

Florece de agosto-octubre. Fructifica de (febrero) abril-mayo.

Se localiza por el Golfo en Puebla, Veracruz y Tabasco y por el pacífico en el estado de Chiapas (Ibarra-Manríquez 1985) (Fig. 25).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



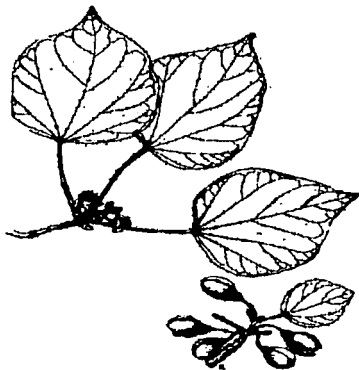
Ampelocera hottlei



Dussia mexicana



Heliocarpus appendiculatus



Hampea nutricia

Figura 25. Esquemas de ramas con hojas de las cuatro especies de estudio (Tomado de Pennigton y Sarukhán 1998).