



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

“EFECTO DE BORDE SOBRE LA  
INTERACCIÓN PLANTA-PATÓGENO-  
HERBÍVORO EN CHAJUL, CHIAPAS.”

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

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

P R E S E N T A

AURORA LEMUS ALBOR

DIRECTORA DE TESIS: DRA. JULIETA BENÍTEZ MALVIDO

MÉXICO, D.F.

JULIO, 2006



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.

## AGRADECIMIENTOS

A CONACyT por la beca otorgada y el financiamiento en campo como parte del proyecto “Efecto de borde sobre el reclutamiento y diversidad de plántulas en un bosque tropical” con clave 36828-V. Al Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIEco) al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

A la Dra. Julieta Benítez Malvido, su calidad académica en el desarrollo del proyecto del que surge esta tesis, el apoyo en el trabajo de campo, por su interés y confianza en la elaboración de este documento, los grandes y pequeños momentos, por la experiencia - Julieta, gracias -.

A los miembros de mi comité tutorial y jurado Dr. Francisco Espinosa García, Dr. Roberto Lindig Cisneros, Dr. Juan E. Fornoni Agnelli, al Dr. Horacio Paz Hernández, a todos por sus valiosas sugerencias que tanto contribuyeron al desarrollo de este documento.

A mis colaboradores en campo Ana María Gonzáles DiPierro, Rafael Lombera Estrada, Praxedis Sináca Colín, Benjamín Lombera, Ana Bertha López Chávez, Nieves Barranco León y Carlos Ramos – gracias por bajar sus ojos del dosel al sotobosque y su esfuerzo extra -. A la familia Lombera-Estrada su afecto y atenciones. A la Dra. Graciela García Guzmán su ayuda en la identificación de los patógenos, a la Estación Chajul.

A mis padres: Virginia-Roberto y hermanos: Veronica, Roberto, Alfredo, Alfonso y Virginia, - han sido mi fortaleza e inspiración- Iván cuñado, a mis sobrinos del alma Iván y Abraham. – Hermanos aunque lejos, gracias por permanecer en todos los sentidos cercanos a este esfuerzo que considero común-. A mi tías María Salud y Josefina a mi gran familia a todos por su apoyo y cariño.

A mis compañeros y profesores sin ustedes no hubiese podido disfrutar tanto como lo hice este proceso Ana Gonzáles, Bere Farfán, Ethel Arias, Nieves Barranco, Sandra Quijas, Roberto Sayago, Yolanda García, Miguel Salinas, Arnulfo Blanco, Irene Romero por su amistad y en general a la siempre solidaria comunidad del CIEco.

A quienes integran el Laboratorio de Ecología de Sistemas Alterados Isela Zermeño Hernández, Moisés Méndez Toribio, Ana Laura Barillas. Ise, Moi gracias por su ayuda en los análisis estadísticos y sobre todo por su amistad Oscar, Elisa a todos por su compañía.

A quienes además de su amistad y su paciencia (por escuchar de esta tesis *n* veces) me han dado todo su apoyo mis queridísim@s Ana Bertha, Ana María, Berenice, Dioné, Ethel, Leopoldo, Mónica y Rocío. A Martha Delia y de manera muy especial a Aidé Almazán García por tu comprensión y confianza ya que tener un espacio fue fundamental para lograr este objetivo.

**DEDICADA A**

**Mis padres**  
Virginia y Roberto

**Hermanos**  
Vero, Beto, Ticho, Poncho y Vicky.

**Sobrinos**  
Iván y Abraham (a los que han de  
venir).

**A los estudiosos de la difícil pero  
divina selva**

## ÍNDICE GENERAL

	<b>Páginas</b>
Agradecimientos	i
Dedicatoria	ii
Resumen	iii
Summary	iv
Contenido	v-vi
Índice de Figuras	vii-ix
Índice de Cuadros	ix-xi
<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>2-5</b>
1.1 Efecto de borde	2-3
1.2 Fragmentación e interacciones bióticas	3
1.3 Hongos patógenos foliares	4
<b>2. HIPÓTESIS</b>	<b>5</b>
<b>3. OBJETIVOS</b>	<b>6</b>
3.1 Objetivo general	6
3.2 Objetivos particulares	6
<b>4. MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>6-16</b>
4.1 Área de estudio	6
4.2 Diseño de muestreo	8
4.2.1 La comunidad de plántulas	11
4.2.2 Especies de plántulas	11
4.3 Interacciones bióticas	12
4.4 Desempeño de las plantas	13
4.5 Análisis estadístico	13-15
<b>5. RESULTADOS</b>	<b>15-35</b>
5.1 La comunidad de plántulas en bordes de selva	15
5.1.1 Atributos de la comunidad de plántulas	15
5.1.2 Dinámica de la comunidad de plántulas	18
5.1.2.1 Densidad	18
5.1.2.2 Reclutamiento	18

5.1.2.3	Sobrevivencia	19
5.2	Efecto de borde sobre los niveles de daño biótico	20
5.2.1	Patrones de daño foliar	20
5.2.2	Daño biótico en la comunidad de plántulas	20
5.2.3	Daño biótico en especies seleccionadas	24
5.3	Daño biótico y desempeño de las plántulas en bordes de selva	26
5.3.1	Desempeño de la comunidad de plántulas	26
5.3.1.1	Niveles de daño y desempeño	27
5.3.1.2	Densidad y riqueza de especies de plántulas	30
5.3.2	Daño biótico y desempeño a nivel de especie	32-34
<b>6.</b>	<b>DISCUSIÓN</b>	<b>35-43</b>
6.1	La comunidad de plántulas en bordes de selva	35
6.2	Efecto de borde sobre la dinámica de las plántulas	37
6.3	Daño biótico en bordes de selva	38
6.3.1	Patrones de daño foliar	38
6.3.2	Niveles de daño biótico	39
6.4	Desempeño de plántulas y daño biótico en bordes de selva	41
<b>7.</b>	<b>CONCLUSIONES</b>	<b>43</b>
<b>8.</b>	<b>RECOMEDACIONES</b>	<b>43</b>
<b>9.</b>	<b>LITERATURA CITADA</b>	<b>44-54</b>
<b>ANEXO I</b>	<b>Tabla 1</b>	<b>55-61</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

	Páginas
<b>Figura 1.</b> Localización geográfica de la zona de estudio, ubicada en las cercanías de la Estación Chajul, dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, y áreas adyacentes de Marqués de Comillas (Modificado por March & Aranda 1992)	7
<b>Figura 2.</b> Diseño de muestreo en zonas aledañas a la Estación Chajul. Los bloques (20 x 50 m <sup>2</sup> ) negros se encuentra adyacentes y paralelos a bordes y los blancos a 100 m al interior de la selva. En cada bloque se colocaron al azar 20 cuadrantes de 1 m <sup>2</sup>	9
<b>Figura 3.</b> Bosque de Chajul Chiapas, México 1a) selva continua y 1b) vegetación secundaria (acahual). Las plantas presentan diferentes tipos de daño 2a) patógenos foliares y 2b) herbívoria. 2c) Una plántula con ambos tipos de daño	10
<b>Figura 4.</b> Curvas rango/abundancia, se presenta la abundancia relativa de especies a escala logarítmica, de la más a la menos abundante, en borde e interiores (160 m <sup>2</sup> ) de la selva en Chajul Chiapas, México. a) Las curvas para la comunidad de plántulas registradas en pie (Feb. 2003) y b) para las especies reclutadas (Feb. 2003 - Feb. 2004). Donde: ACDI, <i>Acalypha diversifolia</i> ACOR, <i>Acacia cornígera</i> ACUS, <i>Acacia usumacintensis</i> ACSP, <i>Acacia sp</i> AMHO, <i>Ampelocera hottlei</i> AMTR, <i>Ampea trilobata</i> BRAL, <i>Brosimum alicastrum</i> BRCO, <i>Brosimum costaricanum</i> COAR, <i>Cojoba arborea</i> , CRSH <i>Croton schiedeanus</i> CYSP, <i>Cymbopetalum sp</i> NERE, <i>Nectandra reticulata</i> GUGL, <i>Guarea glabra</i> INPA, <i>Inga pavoniana</i> INSP, <i>Inga sp</i> MASP, <i>Malmea sp</i> PTRO, <i>Pterocarpus rorhii</i> PISP, <i>Piper sp</i> VASP, <i>Vatairea sp.</i>	17

**Figura 5.** Porcentaje de plántulas sobrevivientes en borde e interior de la selva en Chajul Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas.  $P < 0.05$  **19**

**Figura 6.** Niveles de daño (Media  $\pm$  ES) por herbívoros en plántulas presentes en borde e interior de la selva en Chajul Chiapas, México. Donde a) la comunidad de plántulas y b) la comunidad de plántulas reclutas.

**22**

**Figura 7.** Niveles de daño (Media  $\pm$  ES) por patógenos en plántulas presentes en borde e interior de la selva en Chajul Chiapas, México. Donde **a)** la comunidad de plántulas y **b)** comunidad de plántulas reclutas. Letras mayúsculas indican diferencias significativas entre sitios y \* entre hábitat.  $P < 0.05$  **23**

**Figura 8.** Niveles de daño (Media  $\pm$  ES) biótico de seis especies de plántulas leñosas presentes en borde e interior de la selva en Chajul Chiapas, México. Donde a) Área foliar dañada por herbívoros y b) Área foliar dañada por patógenos. Donde: 1 = *Acacia usumacintensis*, 2 = *Acalypha diversifolia*, 3 = *Ampelocera hottlei*, 4 = *Brosimum alicastrum*, 5 = *B. costaricanum*, 6 = *Piper sp.* La figura muestra datos sin transformar. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre especies y minúsculas entre hábitat.  $P < 0.05$  **25**

**Figura 9.** Regresión lineal para el efecto del daño por patógenos sobre el porcentaje de plántulas sobrevivientes en borde e interior de la selva en Chajul Chiapas, México. Las figuras muestran datos transformados. \* $P < 0.01$ , \*\*  $P < 0.001$  **28**

**Figura 10.** Regresión lineal para el efecto del daño por patógenos sobre el número de hojas en la comunidad de plántulas en borde e interior de la selva en Chajul Chiapas, México. La figura muestra datos transformados. \*\*  $P < 0.001$  **28**

**Figura 11.** Regresión múltiple para el efecto del daño por herbívoros y patógenos sobre la altura (cm) en la comunidad de plántulas en interiores de la selva en Chajul Chiapas, México. La figura muestra datos transformados.  $P < 0.05$  **29**

**Figura 12.** Regresión para el efecto del número de plántulas por  $m^2$  sobre el nivel de daño por herbívoros en la comunidad de plántulas en el interior de la selva en Chajul Chiapas, México. La figura muestra datos transformados.  $*** P < 0.0001$  **31**

**Figura 13.** Regresión lineal para el efecto del daño por herbívoros sobre el nivel de daño por patógenos en la comunidad de plántulas en borde e interior de la selva en Chajul Chiapas, México. Las figuras muestran datos transformados.  $** P < 0.001$ ,  $*** P < 0.0001$  **31**

**Figura 14.** Desempeño (Media  $\pm$ ES) de seis especies de plántulas leñosas en borde e interior de la selva de Chajul Chiapas, México. Donde: a) número promedio de hojas, b) altura promedio, c) tasa de crecimiento relativo en altura y d) tasa de crecimiento relativo en número de hojas. Donde: 1 = *Acacia usumacintensis*, 2 = *Acalypha diversifolia*, 3 = *Ampeocera hottlei*, 4 = *Brosimum alicastrum*, 5 = *B. costaricanum*, 6 = *Piper sp.* \*Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre especie y minúsculas entre hábitat.  $P < 0.05$  **32**

## ÍNDICE DE CUADROS

- Cuadro 1.** (En Anexo I) Lista de especies de árboles y arbustos presentes en borde e interior de la selva en Chajul, Chiapas, localizado al sureste de México, la nomenclatura y la determinación del grupo ecológico se efectuaron siguiendo a Martínez-Ramos *et al.* 1994, Benítez-Malvido *et al.* 2001, Benítez-Malvido J. & Lemus-Albor A. 2005 Clave grupo ecológico: TS= tolerante a la sombra, P= pionera, ND= no determinada. Clave hábitat en donde se registró la especie: B= borde, I= interior, B-I= borde-interior. Los niveles en pie de daño por especie como porcentaje de área foliar dañada por herbívoros y patógenos ( $\pm$  DE) y número de plántulas reclutas por especie **55-61**
- Cuadro 2.** Dinámica de plántulas presentes en bordes e interior de la selva de Chajul Chiapas, México. Se presenta la densidad inicial de plántulas, el número de plántulas reclutas y el número de plántulas que murieron en el transcurso del año de muestreo Febrero 2003-Febrero 2004. Letras diferentes indican diferencias significativas entre hábitat  $P < 0.05$  **18**
- Cuadro 3.** Número total de hojas en cuatro tipos de daño en plántulas leñosas presentes en bordes e interiores de la selva en Chajul Chiapas, México. Hojas registradas al inicio del estudio (Febrero de 2003) en cada tipo de daño. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tipos de daño.  $P < 0.05$  **20**
- Cuadro 4.** Resultados del ANOVA anidado para el efecto de sitio y hábitat dentro de sitio sobre los niveles de daño por herbívoros y patógeno, donde: a) la comunidad de plántulas en pie; y b) las plántulas reclutadas durante un año en bordes e interiores de selva en Chajul Chiapas, México.  $*P < 0.05$ ;  $**P < 0.001$  **21**

**Cuadro 5.** Resultados del ANOVA de dos vías para el efecto de especie, hábitat y su interacción sobre los niveles de daño por herbívoros y patógenos para seis especies leñosas de plántulas ubicadas en borde e interior de la selva en Chajul Chiapas, México. \* $P < 0.05$ ; \*\*\* $P < 0.0001$ ; \*\*\*\* $P < 0.000001$  **24**

**Cuadro 6.** Comparaciones (media  $\pm$  DE) entre la altura, el número promedio de hojas y la tasa de crecimiento relativo en altura y número de hojas entre sitios y hábitat para la comunidad de plántulas presentes en borde e interior de la selva en Chajul Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas; mayúsculas indican diferencias entre sitios y minúsculas entre hábitat.  $P < 0.05$  **26**

**Cuadro 7.** Resultados de la regresión múltiple por pasos para el efecto de daño por herbívoros (IH) y patógenos (IP) sobre el desempeño de la comunidad de plántulas (Número de hojas y altura, TCRaltura, TCR hojas, sobrevivencia), para todos los casos los factores no significativos fueron removidos del modelo total.  $P < 0.05$ , ns valores no significativos **27**

**Cuadro 8.** Resultados de la regresión múltiple por pasos para el efecto de la densidad riqueza de especies sobre el daño por herbívoros (IH) y patógenos (IP), para todos los casos los factores no significativos fueron removidos del modelo total.  $P < 0.05$  **30**

**Cuadro 9.** Resultados de la regresión múltiple por pasos para el efecto de daño por herbívoros (IH) y patógenos (IP) sobre el desempeño de seis especies de plántulas leñosas (Número de hojas y altura, TCRaltura, TCR hojas), para todos los casos los factores no significativos fueron removidos del modelo total.  $P < 0.05$  **33**

## RESUMEN

La formación de bordes debido a la fragmentación del hábitat puede traer consigo cambios drásticos al ambiente que alteran la composición y estructura de las especies locales, lo que afecta las interacciones bióticas. Para conocer si hay cambios sobre la comunidad vegetal y la incidencia de daño por herbívoros y hongos patógenos en Chajul, Chiapas se seleccionaron cuatro sitios de borde e interior de selva. En cada sitio se contó el número de plantas leñosas (10-100 cm de altura), se identificaron a especie, se midió su altura y número de hojas. Se examinaron las hojas de cada plántula para determinar el daño en pie por herbívoros y patógenos. Se analizó si había una relación entre los niveles de daño con tamaño, densidad de plántulas, y tasas de crecimiento relativo (1 año), en número de hojas y altura en la comunidad de plántulas. Se registraron 136 especies de plántulas. Inicialmente la riqueza y diversidad de especies en borde e interiores fue similar, no así para los individuos reclutados durante 1 año que presentaron mayor diversidad en los bordes. Hubo mayor densidad, sobrevivencia y reclutamiento de plántulas al interior de la selva. El daño por patógenos fue similar entre hábitat, para las plántulas reclutadas el daño fue mayor en interiores. La herbivoría fue similar entre hábitat. El daño por herbívoros varió entre especies, hábitat y su interacción, en cambio el daño por patógenos difirió entre especies. La herbivoría se relacionó positivamente a la densidad de plántulas, la altura, número de hojas y al daño por patógenos que a su vez se relacionó negativamente a la tasa de crecimiento relativo en altura, número de hojas y sobrevivencia. Los datos sugieren una respuesta diferencial de las plántulas ante el daño por herbívoros y patógenos, lo que puede regular el efecto de borde sobre la interacción planta-patógeno-herbívoro.

Palabras clave: Efecto de borde, bosques tropicales, interacciones bióticas, plántulas.

## SUMMARY

Edge formation alters the composition and structure of the vegetation and affect biotic interactions. To observe the changes caused by edge creation on the seedling community attributes and on its interaction with herbivores and leaf-pathogens, I selected four edges and four forest interior sites in Chajul, Chiapas, Mexico. In each location, the number of woody seedlings (10-100 cm height) was counted, seedlings were classified to species and measured for height and the number of leaves counted. The leaves from each seedling were examined to determine the damage by herbivores and pathogens. I analyzed if there were any relationship between the levels of damage, seedling size, seedling density, and relative growth rates (1 year) in height and in the number of leaves. I registered 136 species of seedlings. Initially the richness and diversity of species at edges and interiors were similar, but for recruited individuals there was more diversity at the edges. Seedling density, performance and recruitment were greater at forest interiors. Pathogen damage was similar between habitats, whereas for recruited seedlings damage was greater in forest interiors. Herbivory in the four sites were alike between habitats. Herbivory varied between species and habitats but pathogen damage differed among species. Herbivory was positively related to the density, height, leaf number of seedlings and to pathogen damage. In contrast, herbivory was negatively related to the relative growth rate in number of leaves and survival. The data shows differential seedling responses to herbivore and pathogen damage, which can regulate the edge effect on the plant-pathogen-herbivore interaction.

Key word: Effect of edge, tropical forests, biotic interaction, and seedlings.

# 1. INTRODUCCIÓN

## 1.1 Efecto de borde

Una de las principales consecuencias de la deforestación y fragmentación del hábitat, es la creación de bordes. Esto es, cuando un hábitat natural queda en contacto con una matriz de vegetación diferente a la original. Estos cambios abruptos tienen consecuencias sobre la biota y en el ambiente físico del hábitat original remanente. Los bordes son el área más afectada de un fragmento (Lovejoy *et al.* 1983, Murcia 1995). Las variaciones microambientales del “efecto de borde” pueden afectar desde unos cuantos metros hasta cientos de metros al interior del fragmento o vegetación natural remanente (Laurance 2000, Peters 2001). En los bordes de selvas tropicales, se han detectado cambios drásticos en la composición de especies de plantas y animales, en las interacciones bióticas, y en los procesos ecosistémicos (Sizer *et al.* 2000, Laurance 1998).

Los bordes de un hábitat sufren cambios importantes en la incidencia de luz, humedad, temperatura del suelo y del aire, y en la frecuencia de incendios. Todos estos cambios tienen un impacto significativo en el establecimiento de especies de plantas y animales propiciando cambios en la estructura y composición de las comunidades vegetales tanto en los bordes como al interior del hábitat remanente (Lovejoy *et al.* 1983, Janzen 1983, Laurance *et al.* 1997, Malcolm 1994, 2001, Benítez-Malvido 1998, Scariot, 1999). Estos cambios y otros factores como la intensidad y frecuencia de la perturbación, el tipo de vegetación adyacente, el tamaño y la edad del fragmento (Andrén 1994, Murcia 1995) afectan la diversidad y abundancia de animales como los insectos (Didham, *et al.* 1996, Didham *et al.* 1998), la depredación y dispersión de semillas (Klein 1989, Burkey 1993), la interacción planta-polinizador (Aizen & Feinsinger, 1994 a, b), las interacciones planta-herbívoro (Dirzo & Miranda 1991, Benítez-Malvido 1995) y planta-herbívoro-patógeno (Benítez-Malvido *et al.* 1999).

La incidencia de daño por hongos patógenos foliares esta fuertemente relacionada a las condiciones ambientales (humedad y temperatura) del hábitat

(Jarosz & Davelos 1995). Estas condiciones ambientales son modificadas por la creación de bordes (Bierregaard *et al.* 1992). Este será el primer estudio en analizar si la exposición al borde produce cambios en los niveles de daño por hongos patógenos foliares y herbívoros evaluados simultáneamente en la comunidad de plántulas de una selva tropical. Con estos resultados se podrá determinar si la creación de bordes (e.g. deforestación, fragmentación, apertura de caminos y carreteras) hace susceptible a la vegetación a contraer enfermedades o si provoca cambios en su incidencia.

## **1.2 Fragmentación e interacciones bióticas**

Los estudios acerca de la interacción planta-patógeno se han limitado a sistemas agrícolas o a sistemas naturales templados (Burdon 1987, Burdon *et al.* 1989). Este tipo de información es particularmente escasa en sistemas tropicales naturales (Augspurger 1983, 1984, Benítez-Malvido *et al.* 1999, García-Guzmán & Dirzo 2001, Gilbert 1995). Estudios en selva alta perennifolia, han mostrado que las plantas son susceptibles a la infección de una gran variedad de organismos patógenos, particularmente hongos del suelo que pueden causar la muerte de las plántulas (Augspurger 1983, 1984). Por otra parte García-Guzmán & Dirzo (2001) en Los Tuxtlas, Veracruz, encontraron que un importante porcentaje (43%) de las hojas presentaba daño por hongos patógenos asociados a insectos herbívoros, observando variabilidad temporal en los niveles de infección en las diferentes especies de plántulas. En contraste, en el Amazonas Central, se encontró que la herbivoría es el tipo de daño foliar predominante en tanto que el daño por patógenos es raro (Benítez-Malvido *et al.* 1999).

La fragmentación del hábitat modifica las interacciones bióticas entre las plantas, herbívoros y patógenos (Dirzo & Miranda 1990, Benítez-Malvido *et al.* 1999, Benítez-Malvido 2001). La fragmentación y presencia de bordes afectan de diversas formas a la herbivoría. En áreas fragmentadas se ha observado un aumento, una disminución o no se han encontrado diferencias en la intensidad de daño por herbívoros (Benítez-Malvido 2001, Cadenasso & Pickett 2001, Andresen 2003). Por otra parte el daño por patógenos parece favorecerse en sitios perturbados. En bordes de pastizales de *Bothriochloa macra* hay una mayor intensidad de daño por el carbón sistémico *Sporisorium amphiphis* con

respecto al área central de los mismos (García-Guzmán *et al.* 1996). En bordes de selva se observó mayores niveles de daño por patógenos foliares que en el interior (Benítez-Malvido & Lemus-Albor 2005). La alteración de áreas naturales por las actividades antrópicas puede favorecer el desarrollo de enfermedades exóticas (Anagnostakis 1987).

El efecto de borde sobre las interacciones bióticas ha sido estudiado recientemente. En bosques tropicales, la fragmentación reduce el reclutamiento de árboles (> 10 cm dap) y plántulas (Laurance *et al.* 1997, Benítez-Malvido 1998, Scariot 1999) afectando la composición y riqueza de especies tanto en el borde como hacia al interior del fragmento (Williams-Linera 1990 a, b, Laurance *et al.* 1997, 1998a, 2000; Didham *et al.* 1999, Scariot 1999). Benítez-Malvido (2001) observó que el efecto de borde afectó negativamente el crecimiento y sobrevivencia de tres especies de plántulas (Sapotaceae) en la selva amazónica, además de que en las áreas fragmentadas disminuyó la incidencia de infección por patógenos asociados a heridas provocadas por herbívoros (Benítez-Malvido *et al.* 1999). Además el efecto de borde y los cambios a nivel microclimático pueden afectar la composición y riqueza de las comunidades de hospederos y sus patógenos (Burdon 1987, Scariot 1999, Gamboa & Bayman 2001).

### **1.3 Hongos patógenos foliares**

Los patógenos se consideran una importante fuerza biótica que afecta las interacciones competitivas entre especies de plantas (Burdon 1987, Agrios 1997); pueden afectar la sobrevivencia, reproducción, crecimiento y defensa contra herbívoros y parásitos (Burdon 1987, Jarosz & Davelos 1995). El tipo de patógenos que afectan a las plantas es enorme. Los grupos de patógenos más importantes incluyen hongos, bacterias y virus que provocan diversos síntomas en las plantas (Burdon 1987).

Los hongos patógenos foliares provocan daño en la porción aérea de la planta, estas lesiones pueden limitarse a una sola hoja o bien a una porción de la misma. Los patógenos foliares en su mayoría son considerados endófitos, por definición, organismos que viven en los tejidos de plantas en estado latente ó en estado asintomático (Gamboa & Bayman 2001) pero cuando las condiciones ambientales son favorables pueden provocar síntomas de

enfermedad (Burdon 1987, Frölich *et al.* 2000). Por ejemplo, los puntos necróticos y el halo clorótico causado por hongos foliares *Colletotrichum* y *Phomopsis* que afectan el follaje del árbol *Nectandra ambigens* (García-Guzmán 1990).

El daño por hongos foliares es bajo (2-17 % del área foliar) en plántulas tropicales (Benítez-Malvido 2001, Benítez-Malvido & Lemus-Albor 2005) pero se sabe que una ligera pérdida de área foliar puede afectar negativamente la sobrevivencia y crecimiento (Clark & Clark 1985). Esquivel & Carranza (1996) encontraron que el patógeno *Phylloporia chrysa* provocó una reducción en la tasa de crecimiento de *Erythrochiton gymnataus* un árbol tropical. Una disminución en el crecimiento, el tamaño de la hoja y la altura, pone en desventaja a las plantas con respecto a las plantas que no sufren daño (Gilbert 2002). Al estudiar las comunidades y poblaciones de plántulas en sistemas naturales tropicales, se puede lograr una aproximación al efecto que tienen las interacciones planta-patógeno en la abundancia y composición de especies ó bien sobre el desempeño y sobrevivencia de poblaciones de plantas.

## **2. HIPÓTESIS**

- 1 Los atributos de la comunidad (riqueza, abundancia, composición de especies) de plántulas leñosas (árboles y arbustos) difiere entre el borde y el interior de la selva.
- 2 Existe un efecto de borde sobre la incidencia de daño por herbívoros y patógenos foliares en la comunidad de plántulas (intensidad del daño).
- 3 Existe una relación entre los niveles de infección y el desempeño de las plántulas (sobrevivencia, producción de hojas y crecimiento en altura).

## **3. OBJETIVOS**

### **3.1 Objetivo general**

1.- Determinar si la creación de bordes afecta los atributos de la comunidad de plántulas y sus interacciones con herbívoros y patógenos foliares en la selva alta perennifolia de Chajul, Chiapas.

### **3.2 Objetivos particulares**

- 1.- Determinar los atributos de la comunidad de plántulas presentes en bordes e interiores de la selva en Chajul.
- 2.- Determinar los niveles de daño por hongos patógenos foliares y herbívoros en plántulas, expuestas a bordes.
- 3.- Evaluar los efectos de la incidencia de infección por patógenos y herbívoros en el desempeño de la comunidad de plántulas.

## 4. MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.1 Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la estación de Biología Tropical Chajul, dentro de la Reserva Integral de la Biósfera Montes Azules (RIBMA), Chiapas (16° 06'' N, 90° 56'' W, 120 m elev.) (Fig. 1). El paisaje de la RIBMA está compuesto por un mosaico de vegetación en diferentes estados de perturbación. Por un lado, existe una gran extensión de selva bien conservada (3310 Km<sup>2</sup>), y por otro, diferentes tipos de vegetación que consisten en fragmentos de selva, potreros en uso o abandonados y bosques secundarios (acahuales) de edades diferentes. La vegetación primaria está clasificada como selva alta perennifolia, con árboles de hasta 40 m de altura. Existen alrededor de 400 especies de plantas vasculares y un total de 258 especies de árboles ( $\geq 10$  cm dap) han sido registradas en 8 ha de selva primaria (M. Martínez-Ramos datos no publicados).

Las temperaturas anuales promedio máxima y mínima son 31.8 °C (Abril-Mayo) y 18 °C (Enero-Febrero), respectivamente (Siebe *et al.* 1995). La precipitación media anual es de 3000 mm está distribuida estacionalmente a lo largo del año, con menos de 60 mm de Febrero a Abril, y más de 100 mm de Mayo a Octubre (Herrera-MacBryde & Medellín 1997).

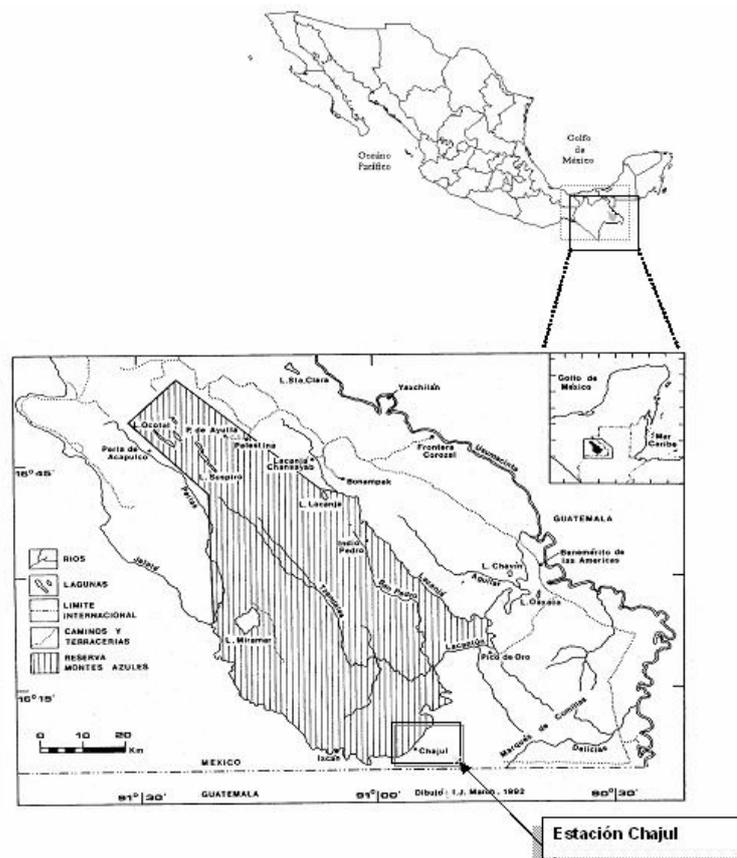


Figura 1. Localización geográfica de la zona de estudio, ubicada en las cercanías de la Estación Chajul, dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, y áreas adyacentes de Marqués de Comillas (Modificado por March & Aranda 1992)

## 4.2 Diseño de muestreo

En zonas (sitios) con condiciones edáficas similares (terrazas aluviales), se seleccionaron cuatro bordes de selva de edad similar ( $\leq 12$  años) y cuatro áreas al interior de la selva (control) que se encontraban a una distancia mínima aproximada de 100 m del borde. Los bordes hacen contacto con acahuales de entre 9 y 12 años de edad. En febrero de 2003 en cada uno de los cuatro sitios (en total 4 bordes y 4 controles) se delimitó un bloque de 20 x 50 m (1000 m<sup>2</sup>) paralelo al borde. Dentro de cada bloque se colocaron al azar 20 cuadrantes de 1 m<sup>2</sup> (Fig. 2). Según la variable en cuestión, el efecto de borde puede afectar de unos cuantos metros a kilómetros de distancia (Murcia 1995, Curran *et al.* 1999). Para el presente estudio consideramos como "borde" a una franja de 20 m donde la selva hace contacto con el hábitat modificado. La matriz de vegetación que hace contacto con los bordes seleccionados es acahual dominados por árboles de *Cecropia* sp. (Fig. 3).

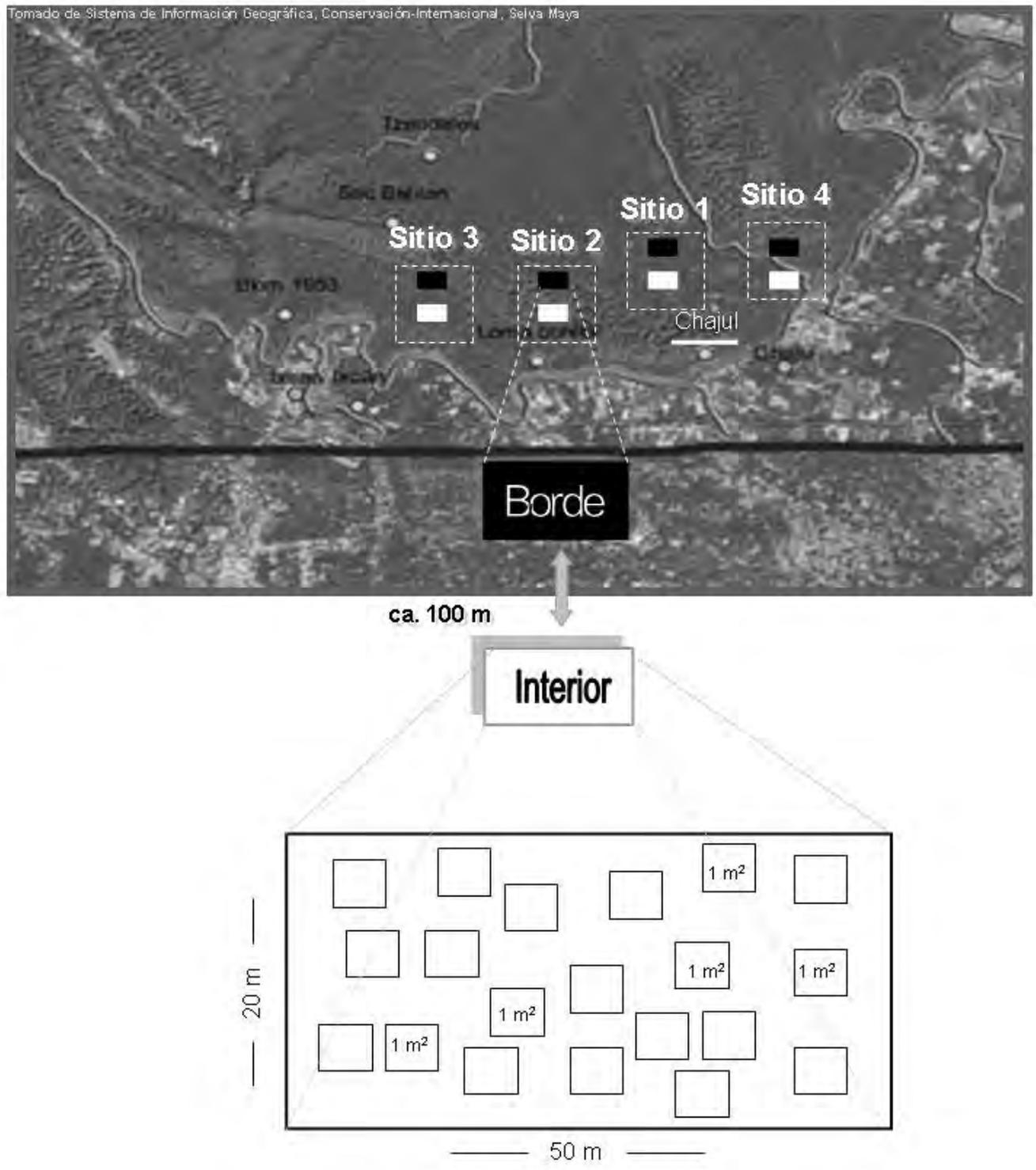


Figura 2. Diseño de muestreo en zonas aledañas a la Estación Chajul. Los bloques ( $20 \times 50 \text{ m}^2$ ) negros se encuentra adyacentes y paralelos a bordes y los blancos a 100 m al interior de la selva. En cada bloque se colocaron al azar 20 cuadrantes de  $1 \text{ m}^2$ .

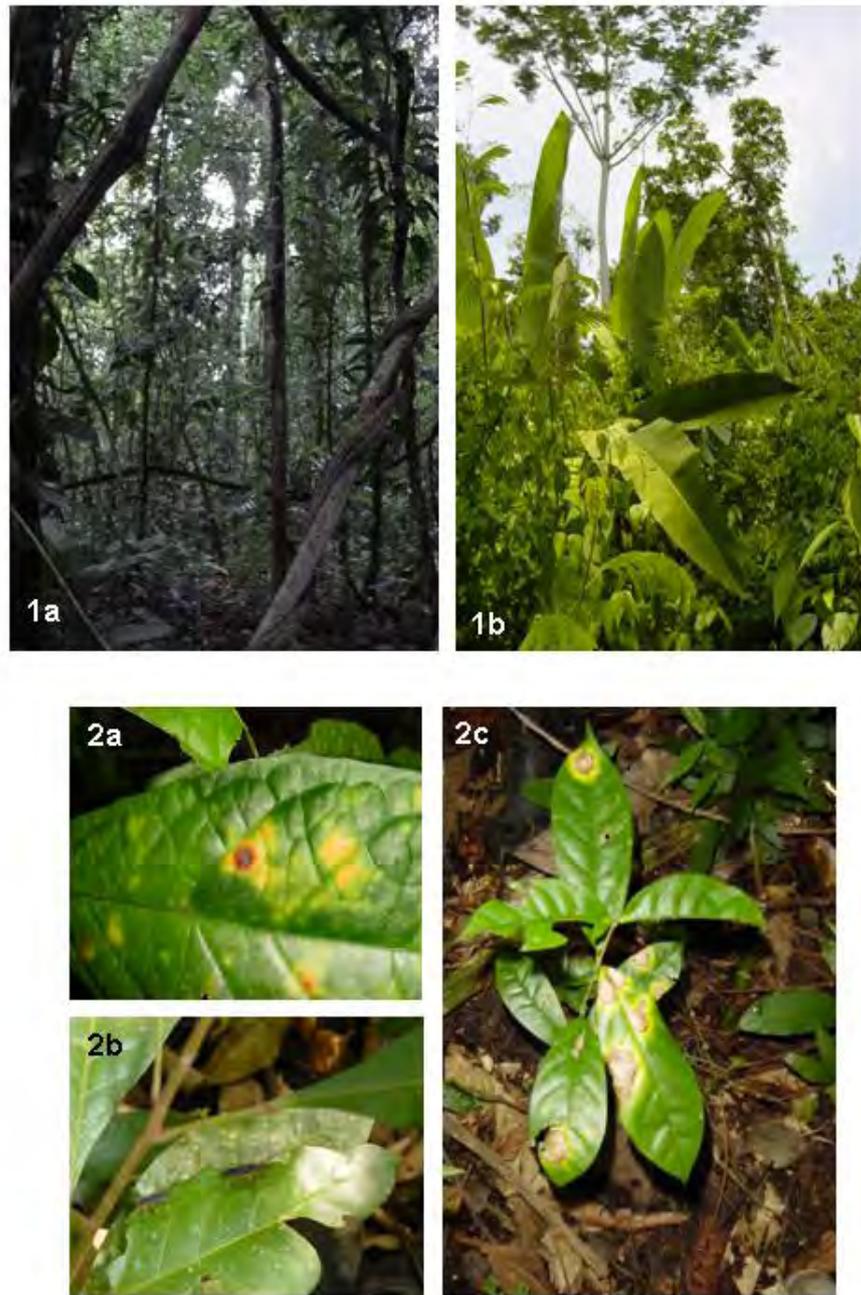


Figura 3. Bosque de Chajul Chiapas, México 1a) selva continua y 1b) vegetación secundaria (acahual). Las plantas presentan diferentes tipos de daño 2a) patógenos foliares y 2b) herbívoros. 2c) Una plántula con ambos tipos de daño.

#### 4.2.1 La comunidad de plántulas

En cada cuadrante de cada sitio (160 m<sup>2</sup>) se contó el número de plántulas (árboles y arbustos de 10-100 cm. de altura). Dentro de cada cuadrante de 1 m<sup>2</sup>, las plántulas se identificaron a especie y se describieron los atributos (composición, similitud, riqueza y abundancia) de la comunidad de plántulas en pie (Febrero 2003) y de las plántulas reclutadas durante el año (Febrero 2004), en bordes e interiores de la selva. Para conocer las diferencias entre la riqueza, similitud y abundancia relativa de las especies presentes en bordes e interiores, se agrupó por hábitat (borde e interior) a todas las plántulas tanto las registradas originalmente como las reclutas. Para el análisis se efectuaron 100 permutaciones con el programa EstimateS (Colwell 1997). La riqueza de especies se evaluó construyendo curvas especie/número de individuos (Magurran 1988). Para evaluar la diversidad de especies se utilizó el índice de Shannon-Wiener incluyendo a todas las especies presentes en cada hábitat. También se estimó la abundancia relativa de las especies en la comunidad. La dominancia de especies se estimó mediante curvas especie/rango de abundancia (Magurran 1988).

#### 4.2.2 Especies de plántulas

Se eligieron las seis especies de plántulas más abundantes que estuvieran presentes en bordes e interior de la selva, estas especies representaron el 51 % de las plántulas registradas en la comunidad vegetal de los sitios de estudio. Con el fin de observar si existían patrones a nivel de especie en la intensidad del daño y el desempeño de las plántulas, se contó el número total de plántulas (10-100 cm de altura) por metro cuadrado de cada una de las especies más abundantes: *Acacia usumacintensis* (Lundell) Leguminosae; *Acalypha diversifolia* (Jacq.) Euphorbiaceae; *Ampelocera hottlei* (Standley) Ulmaceae; *Brosimum alicastrum* (Swartz), Moraceae; *Brosimum costaricanum* (Liebmann) Moraceae; y *Piper sp.*(L ) Piperaceae.

#### 4.3 Interacciones bióticas

Para cada plántula se determinó visualmente el nivel de daño en pie por herbívoros y hongos patógenos foliares cuantificando el porcentaje de área foliar dañada por los siguientes tipos de daño:

- 1.- Daño solo por patógeno.
- 2.- Daño solo por herbívoro.
- 3.- Daño por patógeno y herbívoro en la misma hoja.
- 4.- Hojas sanas ó intactas.

Las estimaciones de los niveles de daño por patógenos y herbívoros foliares se realizaron tomando en cuenta el porcentaje de área foliar removida/infectada. Se consideró daño por patógeno foliar a los síntomas de infección como manchas necróticas, cloróticas, rojizas o cafés que se observaron en la superficie y envés del tejido foliar (G. García-Guzmán com. pers.). Cada una de las hojas de las diferentes especies de plantas fue asignada a uno de los siguientes categorías de daño (Dirzo & Domínguez 1995): 0, intacta; 1, 1-6 %; 2, 6-12 %; 3, 12-25%; 4, 25-50 %, 5, 50-100 %. Con el puntaje de cada planta se definió un índice de daño (ID):

$$ID = \sum_{i=1}^5 ni (C_i) / N$$

donde,  $i$  es la categoría de daño,  $ni$  es el número de hojas en la categoría de daño  $i$ ,  $C_i$  es el punto medio de cada categoría (*i.e.*,  $C_1 = 3.5\%$ ,  $C_2 = 9.0\%$ ,  $C_3 = 18.5\%$ ,  $C_4 = 37.5\%$  y  $C_5 = 75 \%$  respectivamente), y  $N$  es el número total de hojas en la planta (Benítez-Malvido & Kossmann-Ferraz 1999). La ventaja del índice de daño sobre otros métodos consiste en que son estimaciones visuales rápidas, no destructivas, que no requieren de equipo costoso (*e.g.*, medidor de área foliar). Además, el índice utiliza niveles contrastantes de daño, importantes para el desempeño de las plántulas, la naturaleza logarítmica del índice puede detectar fuertes diferencias en los niveles de daño (Benítez-Malvido & Kossmann-Ferraz 1999) (Fig. 3). Sin embargo, una desventaja es una discrepancia en la apreciación de los síntomas, para disminuir el margen de error las mediciones se llevaron a cabo por las mismas personas a lo largo del estudio.

#### 4.4 Desempeño de las plantas

En Febrero de 2003, se marcaron todas las plántulas leñosas presentes en los cuadrantes de  $1\text{m}^2$  y se identificaron a especie. Para cada plántula se estimó el daño en pie por patógenos y herbívoros. Cada 4 meses, durante un

año, se registraron los niveles de daño en la comunidad de plántulas y en los nuevos reclutas. Este procedimiento se utilizó para observar las tasas de daño biótico en las distintas especies y el reclutamiento de plántulas en los dos hábitat (borde y control). Después del año de muestreo se obtuvieron datos de sobrevivencia y las tasas de crecimiento relativo (TCR) para altura ( $TCR_{altura}$ ), y tasa de crecimiento relativo del número de hojas ( $TCR_{hojas}$ ) por plántula, por año. Estos valores se obtuvieron con las siguientes formulas:

$$TCR_{altura} = (\log alt_{t_2} - \log alt_{t_1}) / (t_2 - t_1)$$

donde:  $alt_{t_2}$  = altura  $t_2$ ;  $t_1$  = tiempo de la primera medición y  $t_2$  = tiempo del segundo registro de la altura por plántula (1 año).

$$TCR_{hojas} = (H_2 - H_1) / H_1 (t_2 - t_1)$$

donde:  $H_1$  = número de hojas al  $t_1$ ;  $H_2$  número de hojas al  $t_2$ ;  $t_1$  tiempo del primer conteo de hojas y  $t_2$  = tiempo del segundo conteo de hojas por plántula (1 año) (Hunt 1990).

#### 4.5 Análisis estadístico

Daño biótico y desempeño en bordes

Se utilizaron modelos lineales generalizados con el programa estadístico GLIM (Green & Payne 1984) y STATISTIC V. 6. (StatSoft, Inc). Para determinar si había diferencias entre sitio y hábitat (bordes e interiores) dentro de sitio sobre los niveles de daño biótico, tasas de crecimiento en altura y número de hojas para la comunidad de plántulas inicial en pie (Febrero de 2003), se realizó un ANOVA-anidado (Sokal y Rohlf 1995) con dos factores fijos, sitio y hábitat dentro de sitio. Cuando un término no fue significativo se removió del modelo total (Crawley 1993). Cuando un término fue significativo se efectuaron pruebas *a posteriori* de *t* (Crawley 1993).

El daño biótico y las tasas de crecimiento se analizaron obteniendo el promedio por cuadrante (1 m<sup>2</sup>) (Hulbert 1984). En el caso de los niveles de daño de las plántulas reclutas se analizó solo el daño registrado en el último muestreo. Los niveles de daño y el porcentaje de plántulas sobrevivientes se transformaron al arcoseno  $\sqrt{x}$  (Sokal y Rohlf 1995), mientras que las tasas de crecimiento en número de hojas al  $\log(x+1)$ .

La sobrevivencia se analizó con un modelo log-lineal para análisis anidado de devianza con distribución binomial, utilizando el número de plantas

vivas y muertas en cada intervalo de tiempo. Para analizar cambios en la densidad y el reclutamiento de plántulas se utilizó un modelo log-lineal para análisis anidados con dos factores fijos sitio y hábitat dentro de sitio (Febrero 2003-Febrero 2004). Para datos con distribución Binomial y Poisson la devianza se ajusta a una distribución de  $X^2$  (Crawley 1993). También se estimó el tiempo de vida media de las plántulas en bordes e interiores mediante el análisis de riesgos proporcionales. Para el análisis se agruparon todas las plántulas sobrevivientes en cada intervalo de tiempo para cada hábitat.

#### Relación daño-desempeño

Se utilizaron modelos de regresión lineal múltiple para analizar el efecto de los niveles de daño sobre la altura, el número de hojas, las tasas de crecimiento relativo en altura y número de hojas ( $TCR_{\text{altura}}$  y  $TCR_{\text{hojas}}$ ) y el porcentaje de sobrevivientes. A nivel de la comunidad de plántulas se efectuaron regresiones múltiples por pasos teniendo como variables independientes el hábitat, los niveles de daño por herbívoros y patógenos y como variables de respuesta la altura, el número de hojas, las tasas de crecimiento relativo en altura, número de hojas y la sobrevivencia de las plántulas. Para todos los casos se empleó el promedio de los cuatro registros por cuadrante.

#### Daño biótico y desempeño a nivel de especie

Para analizar diferencias en los niveles de daño, altura, número de hojas y tasas de crecimiento relativo en relación a la especie y hábitat se utilizaron modelos lineales generalizados. Como el número de individuos por especie no fue el mismo en todos los sitios, se agruparon todas las plántulas de cada especie por hábitat (borde-interior). Para analizar diferencias entre los niveles de daño se realizó una ANOVA de dos vías para comparar entre especie, hábitat y su interacción. Para conocer el efecto de hábitat y los niveles de daño sobre el desempeño (altura inicial, número de hojas inicial y tasas de crecimiento relativo se realizaron regresiones múltiples por pasos para cada especie). Para todos los casos, los valores de significancia se establecieron al  $\leq 0.05$ . Las figuras muestran los datos no transformados, excepto para las regresiones. De forma preliminar, se exploró la relación entre las variables analizadas y factores como la época del año y la orientación de los sitios con respecto al borde sin encontrarse diferencias significativas.

## 5. RESULTADOS

### 5.1 La comunidad de plántulas en bordes de selva

En los apartados 5.1.1 y 5.1.2 se pone a prueba la hipótesis donde se sugiere que los atributos de la comunidad así como la dinámica demográfica de las plántulas difiere entre hábitat.

#### 5.1.1 Atributos de la comunidad de plántulas

En un área de 160 m<sup>2</sup>, se registraron un total de 136 especies, de las cuales 37 (27%) fueron exclusivas de bordes, 38 (28%) exclusivas de interiores, y 61 (45%) de las especies fueron compartidas en los dos hábitat. En el transcurso de un año se reclutaron 20 especies previamente ausentes (Cuadro 1 Anexo 1). Se registraron 38 familias, las que contaron con más especies fueron: Leguminosae, con 24 especies; Rubiaceae, con 11; y Moraceae, con 8; el resto de las familias, estuvieron representadas por menos de seis especies. En cuanto a la estrategia regenerativa, 73% de las especies fueron tolerantes a la sombra y 14% fueron especies pioneras (Cuadro 1).

La riqueza de la comunidad de plántulas fue alta en bordes e interiores. La curva de acumulación de especies presentó un comportamiento asintótico en los dos hábitat. En febrero de 2003 no hubo diferencia en cuanto a la riqueza y diversidad (media  $\pm$  DE de  $H'$ ) de especies entre bordes ( $H' = 3.6 \pm 0.28$ ) e interiores ( $H' = 3.6 \pm 0.39$ ). Sin embargo, la diversidad ( $H'$ ) de especies reclutadas fue mayor ( $t = 5.8$ ,  $P < 0.000001$ ) en los bordes ( $H' = 2.9 \pm 0.5$ ) que en interiores ( $H' = 2.5 \pm 0.4$ ). Las curvas especies/rango en bordes e interiores se ajustaron a un modelo log-lineal, con pocas especies dominantes y un número importante de especies raras (Fig. 4a y b). En los bordes dominaron *Acalypha diversifolia*, *Acacia usumacintensis* y *Acacia sp.* En interiores dominó *Ampelocera hottlei*, *Brosimum alicastrum*, *B. costaricanum* y *Piper sp* (Fig. 4a). La comunidad estuvo representada principalmente por especies raras de las que se registró uno o dos individuos, por ejemplo, en el borde *Rinorea hummeli* y en interior *Vatairea lundellii*.

El conjunto de especies reclutadas en bordes e interiores fue similar en cuanto a las especies dominantes (*Brosimum alicastrum*, *Castilla elastica*, *A. hottlei*) sin embargo, en interiores hubo mayor cantidad de especies raras (Fig. 4b). Se observó poca variación en la abundancia de las especies con mayor número de individuos durante el año de muestreo (Fig.4b).

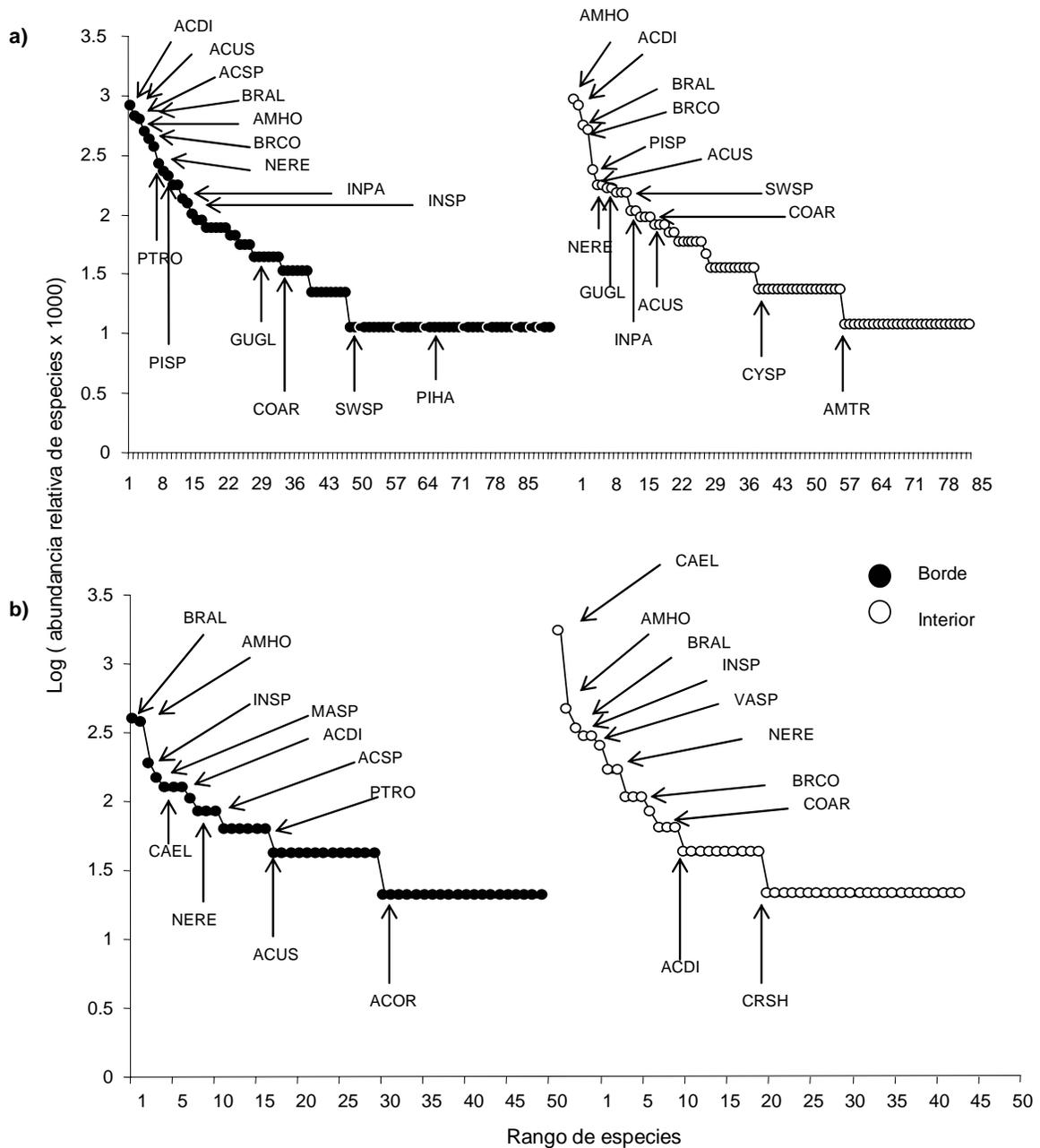


Figura 4. Curvas rango/abundancia, se presenta la abundancia relativa de especies a escala logarítmica, de la más a la menos abundante, en borde e interiores (160 m<sup>2</sup>) de la selva en Chajul Chiapas, México. **a)** Las curvas para la comunidad de plántulas registradas en pie (Feb. 2003) y **b)** para las especies reclutadas (Feb. 2003 - Feb. 2004). Donde: **ACDI**, *Acalypha diversifolia* **ACOR**, *Acacia cornigera* **ACUS**, *Acacia usumacintensis* **ACSP**, *Acacia* sp **AMHO**, *Ampelocera hottlei* **AMTR**, *Ampea trilobata* **BRAL**, *Brosimum alicastrum* **BRCO**, *Brosimum costaricanum* **COAR**, *Cojoba arborea*, **CRSH** *Croton schiedeanus* **CYSP**, *Cymbopetalum* sp **NERE**, *Nectandra reticulata* **GUGL**, *Guarea glabra* **INPA**, *Inga pavoniana* **INSP**, *Inga* sp **MASP**, *Malmea* sp **PTRO**, *Pterocarpus rorhii* **PISP**, *Piper* sp **VASP**, *Vatairea* sp.

## 5.1.2 Dinámica de la comunidad de plántulas

### 5.1.2.1 Densidad

En febrero de 2003, se registraron 1172 plántulas en 160 m<sup>2</sup>. La densidad de plántulas fue significativamente diferente entre sitios ( $\chi^2 = 48$ , g.l. = 3,  $P = 0.000001$ ) y hábitat dentro de sitio ( $\chi^2 = 57$  g.l. = 4,  $P = 0.000001$ ). En el sitio 1 la densidad de plántulas fue igual en borde e interior. En los sitios 2 y 3 hubo mayor número de plántulas en el interior. En el sitio 4 el borde presentó la mayor densidad de plántulas (Cuadro 2).

Cuadro 2. Dinámica de plántulas presentes en bordes e interior de la selva de Chajul Chiapas, México. Se presenta la densidad inicial de plántulas, el número de plántulas reclutas y el número de plántulas que murieron en el transcurso del año de muestreo Febrero 2003- Febrero 2004. Letras diferentes indican diferencias significativas entre hábitat.  $P < 0.05$ .

Sitio	Densidad inicial de plántulas (20m <sup>2</sup> )		Plántulas reclutas (20 m <sup>2</sup> )		Plántulas muertas (20 m <sup>2</sup> )	
	Borde	Interior	Borde	Interior	Borde	Interior
1	128 <sup>a</sup>	113 <sup>a</sup>	36 <sup>a</sup>	106 <sup>b</sup>	35 <sup>a</sup>	28 <sup>a</sup>
2	129 <sup>a</sup>	161 <sup>b</sup>	36 <sup>a</sup>	51 <sup>b</sup>	26 <sup>b</sup>	44 <sup>a</sup>
3	101 <sup>a</sup>	162 <sup>b</sup>	34 <sup>a</sup>	46 <sup>b</sup>	45 <sup>a</sup>	39 <sup>a</sup>
4	255 <sup>b</sup>	123 <sup>a</sup>	44 <sup>b</sup>	46 <sup>b</sup>	80 <sup>b</sup>	34 <sup>a</sup>
<b>Total</b>	613	558	150	249	186	145

### 5.1.2.2 Reclutamiento

Durante el año de muestreo se reclutaron 399 plántulas, 150 en bordes y 249 en interiores. Se reclutaron 48 especies en bordes y 49 en interiores. El reclutamiento de plántulas fue significativamente distinto entre sitios ( $\chi^2 = 22.6$ , g.l. = 3  $P = 0.00004$ ) y entre hábitat dentro de sitio ( $\chi^2 = 40$ , gl = 4  $P = 0.00000$ ). En los sitios 1, 2 y 3 se reclutaron más plántulas en el interior, mientras que en el sitio 4 no hubo diferencias (Cuadro 2). En bordes las especies con mayor número de individuos fueron *Brosimum alicastrum* (19 plántulas), *Ampelocera hottlei* (19) y *Guarea glabra* (7); mientras que en interiores, se reclutaron en orden de abundancia, *Castilla elastica* (81), *Ampelocera hottlei* (22), *Brosimum alicastrum* (16), *Inga* sp (15), *Vatairea* sp (14), *Nectandra reticulata* (12), *Guarea glabra* y *B. costaricanum* (8) (Fig. 4b, Cuadro 1).

### 5.1.2.3 Sobrevivencia

El porcentaje total de sobrevivientes en un año fue de 72 % (febrero 2003-febrero 2004). La sobrevivencia fue significativamente distinta para hábitat dentro de sitio ( $\chi^2 = 13.5$ , g.l. = 4,  $P = 0.008$ ). El análisis por sitio indicó que el porcentaje de plántulas sobrevivientes en el sitio 1 fue mayor en interior. En el sitio 2 sobreviven más plántulas en el borde, mientras que en los sitios 3 y 4 sobrevivieron más plantas al interior. En general en interiores sobrevivió un 74 % y en bordes 69 % de las plántulas (Fig. 5).

El análisis de riesgos proporcionales indicó que el tiempo de vida media de una plántula en un borde es menor (267 días) al tiempo medio de vida de una plántula en interiores (507 días) (Tarone-Ware  $\chi^2 = 9.4$ , gl = 1,  $P = 0.002$ ). En cuanto a la dinámica poblacional la sobrevivencia de las especies estudiadas fue alta (rango 67-93 %) y no se observaron diferencias significativas en el porcentaje de sobrevivientes entre borde e interiores de selva para ninguna especie. La sobrevivencia por especie (relación borde-interior) fue para *Acacia usumacintensis* de 77:93 %, *Ampelocera hottlei* 76:77 %, *Brosimum alicastrum* 66:72 %, *B. costaricanum* 76:67 %, *Piper* sp, 90:75 %.

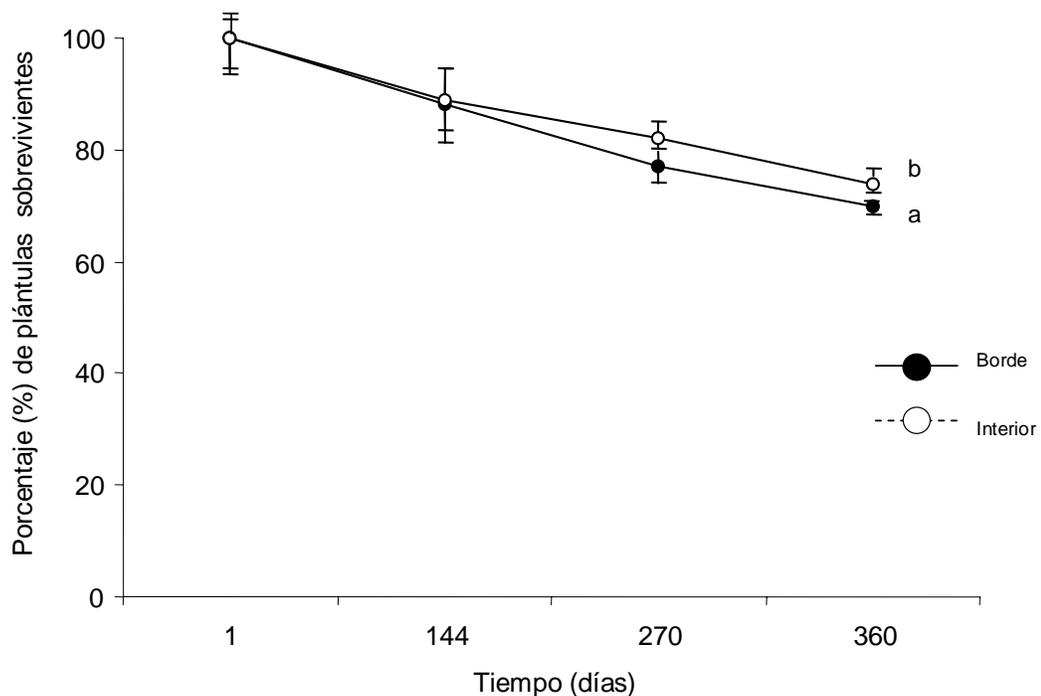


Figura.5 Porcentaje de plántulas sobrevivientes en borde e interior de la selva en Chajul Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas.  $P < 0.05$

## 5.2 Efecto de borde sobre los niveles de daño biótico

### 5.2.1 Patrones de daño foliar

En la comunidad de plántulas, 92 % de las especies presentó daño por herbívoros y/o síntomas de infección por patógenos. De las especies registradas en bordes 96 % presentó daño por herbívoros y 92 % daño por patógenos. El 93 % de las especies en interiores presentó daño por herbívoros y 90 % daño por patógenos. Los principales síntomas registrados fueron puntos y manchas necróticas (muerte de tejidos), rara vez manchas cloróticas (pérdida de tejido verde), y “blight” o “amaderamiento” (para mayor detalle en la descripción de los síntomas véase García-Gúzman & Dirzo 2001).

Las cantidad total de hojas registradas en la comunidad inicial en pie (Febrero 2003) fue significativamente diferente entre sitios ( $\chi^2 = 25.8$  g.l.= 3,  $P = 0.00001$ ) y hábitat dentro de sitio ( $\chi^2 = 180$  g.l.= 4,  $P = 0.00001$ ). La cantidad de hojas en cada tipo de daño fue significativamente distinta ( $\chi^2 = 2094$ , g.l.= 3,  $P = 0.001$ ). El mayor porcentaje de hojas presentó daño por herbívoros (47 %), seguido de las hojas intactas (20 %), con daño solo por patógenos (18 %) y finalmente las que presentaron ambos tipos de daño (13 %) (Cuadro 3).

Cuadro 3. Número total de hojas en cuatro tipos de daño en plántulas leñosas presentes en bordes e interiores de la selva en Chajul Chiapas, México. Hojas registradas al inicio del estudio (Febrero de 2003) en cada tipo de daño. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tipos de daño.  $P < 0.05$

Sitio	Herbivoría		Patógenos		No presentan síntomas de daño		Herbivoría y patógenos en la misma hoja	
	Borde	Interior	Borde	Interior	Borde	Interior	Borde	Interior
1	527	328	119	92	184	91	94	87
2	362	378	195	102	274	95	99	114
3	203	448	129	125	118	176	60	102
4	432	411	130	158	179	111	126	67
<b>Total</b>	1524c	1565c	573b	477b	755b	473a	379a	370a
<b>Porcentajes</b>	47 %	54 %	18 %	17 %	23 %	16 %	12 %	13 %

### 5.2.2 Daño biótico en la comunidad de plántulas

El daño por herbívoros afectó en promedio un  $10.5 \pm 5$  % (rango 0.19 – 35 %) del área foliar en la comunidad de plántulas en pie. Este daño fue mayor

que el ocasionado por patógenos con un  $5.4 \pm 4 \%$  (0.15-24 %) del área foliar. Para las plántulas reclutas la herbivoría afectó en promedio un  $8 \pm 12 \%$  (rango 0 - 75 %) y el daño por patógenos  $4 \pm 10 \%$  (rango 0 - 75 %) de área foliar. Para la comunidad de plántulas en pie no se encontraron diferencias significativas en los niveles de daño por herbívoros entre sitios y hábitat dentro de sitio (Cuadro 4, Fig. 6a). Hubo diferencia significativa en los niveles de daño por patógenos entre sitios ( $F_{3, 148} = 2.7, P = 0.04$ ) pero no la hubo entre hábitat dentro de sitios (Cuadro 4, Fig.7a). Para la comunidad de plántulas reclutas el nivel de daño por herbívoros no mostró diferencias significativas entre sitios y hábitat dentro de sitios (Cuadro 4, Fig. 7a). En cambio, el daño por patógenos mostró diferencias entre sitios ( $F_{3, 116} = 2.7, P = 0.04$ ) y hábitat dentro de sitio ( $F_{4, 116} = 3.7, P = 0.007$ ) (Cuadro 4, Fig. 7b). El daño por patógenos fue mayor en el sitio 1 que en los demás sitios. Para los sitios 1 y 4 el daño por patógenos fue mayor en el interior.

Cuadro 4. Resultados del ANOVA anidado para el efecto de sitio y hábitat dentro de sitio sobre los niveles de daño por herbívoros y patógeno, donde: a) la comunidad de plántulas en pie; y b) las plántulas reclutadas durante un año en bordes e interiores de selva en Chajul Chiapas, México. \* $P < 0.05$ ; \*\* $P < 0.001$

Variables	g.l.	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F
<b>Daño por herbívoros</b>				
<b>a) Comunidad inicial en pie</b>				
Sitio	3	0.03	0.01	1.1
Hábitat (Sitio)	4	0.04	0.01	1.2
Error	148	1.3	0.008	
<b>b) Comunidad de reclutas</b>				
Sitio	3	0.02	0.01	0.2
Hábitat (Sitio)	4	0.13	0.03	0.9
Error	116	4.5	0.04	
<b>Daño por patógenos</b>				
<b>a) Comunidad inicial en pie</b>				
Sitio	3	0.07	0.02	2.7*
Hábitat (Sitio)	4	0.01	0.00	1.5
Error	148	0.9	0.006	
<b>b) Comunidad de reclutas</b>				
Sitio	3	0.19	0.06	2.7*
Hábitat (Sitio)	4	0.35	0.09	3.7**
Error	116	2.7	0.02	

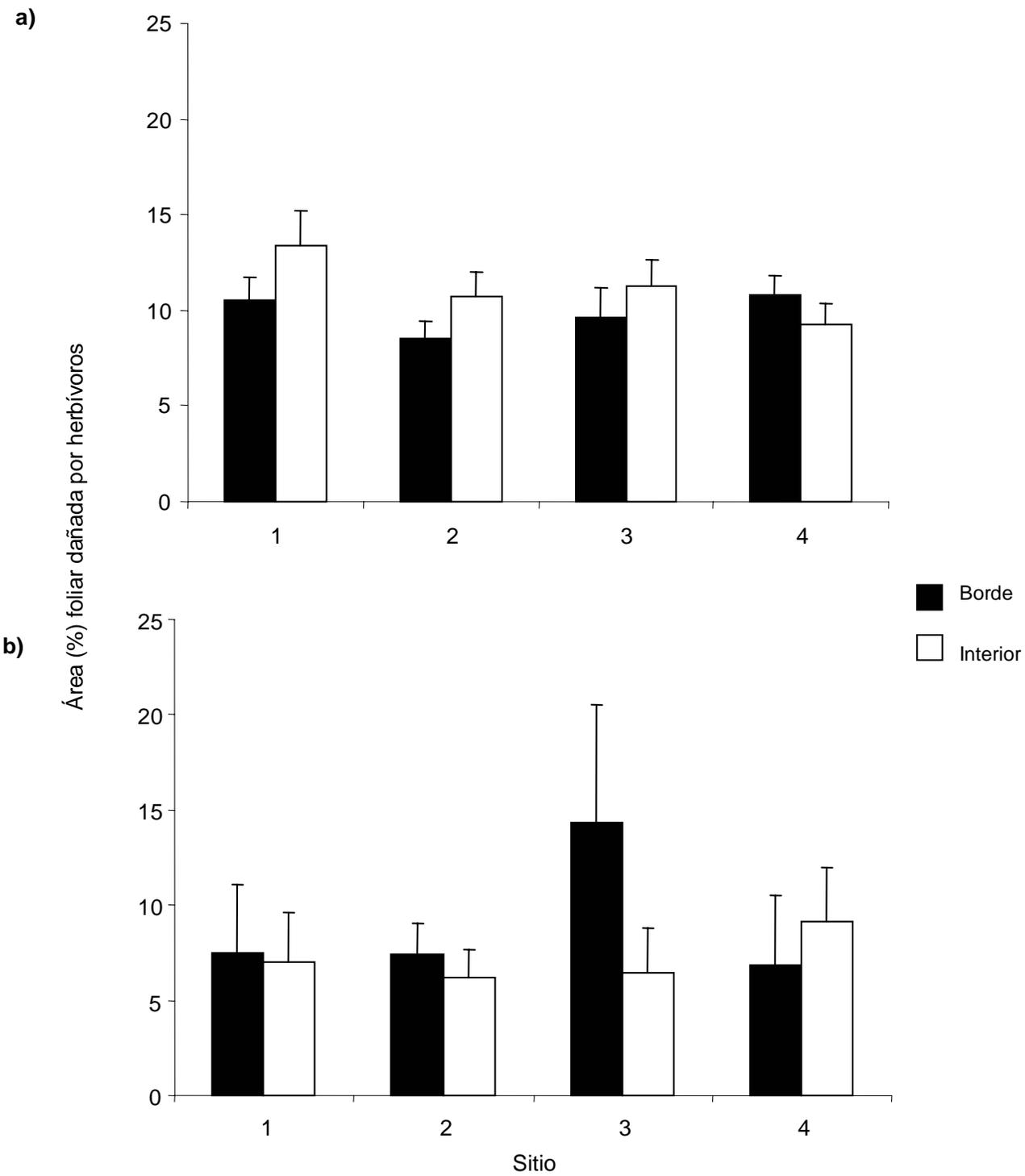


Figura 6. Niveles de daño (Media  $\pm$  ES) por herbívoros en plántulas presentes en borde e interior de la selva en Chajul Chiapas, México. Donde **a)** la comunidad de plántulas y **b)** la comunidad de plántulas reclutas.

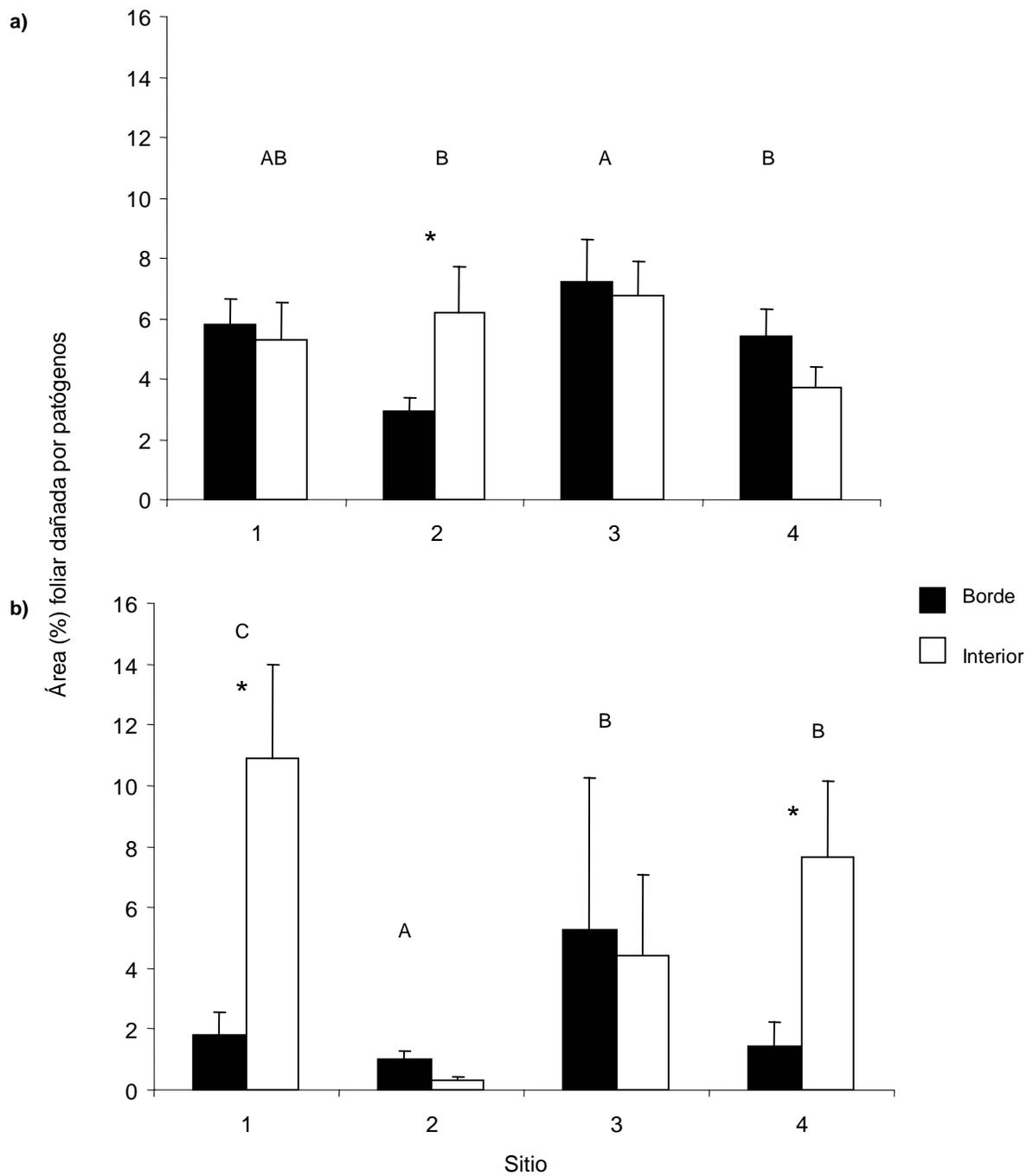


Figura 7. Niveles de daño (Media  $\pm$  ES) por patógenos en plántulas presentes en borde e interior de la selva en Chajul Chiapas, México. Donde **a)** la comunidad de plántulas y **b)** comunidad de plántulas reclutas. Letras mayúsculas indican diferencias significativas entre sitios y \* entre hábitat.  $P < 0.05$

### 5.2.3 Daño biótico en especies seleccionadas

El nivel de daño por herbívoros difirió significativamente entre especies ( $F_{5, 413} = 39.6$ ,  $P = 0.0000001$ ), hábitat ( $F_{1, 413} = 12.8$ ,  $P = 0.0003$ ) y la interacción especie\*hábitat ( $F_{5, 413} = 2.3$ ,  $P = 0.04$ ). La herbivoría fue mayor en interiores de selva para *A. diversifolia*, *B. alicastrum* y *Piper sp.* (Fig. 8a Cuadro 5). El daño por patógenos no mostró diferencias entre hábitat pero fue significativamente distinto entre especies ( $F_{5, 413} = 5.1$ ,  $P = 0.0001$ ) *B. alicastrum* presentó la mayor incidencia de este tipo de daño, las especies con menor proporción de daño fueron *A. usumacintensis* y *A. diversifolia* (Fig. 8b Cuadro 5).

Cuadro 5. Resultados del ANOVA de dos vías para el efecto de especie, hábitat y su interacción sobre los niveles de daño por herbívoros y patógenos para seis especies leñosas de plántulas ubicadas en borde e interior de la selva en Chajul Chiapas, México. \* $P < 0.05$ ; \*\*\* $P < 0.0001$ ; \*\*\*\* $P < 0.000001$

Variables	gl	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F
<b>a) Daño por herbívoros</b>				
Especie	5	3.046	0.609	39.7****
Hábitat	1	0.197	0.197	12.8***
Especie*Hábitat	5	0.180	0.036	2.4*
Error	413	6.344	0.015	
<b>b) Daño por patógenos</b>				
Especie	5	0.242	0.048	5.1***
Hábitat	1	0.022	0.022	2.3
Especie*Hábitat	5	0.018	0.004	0.4
Error	413	3.912	0.009	

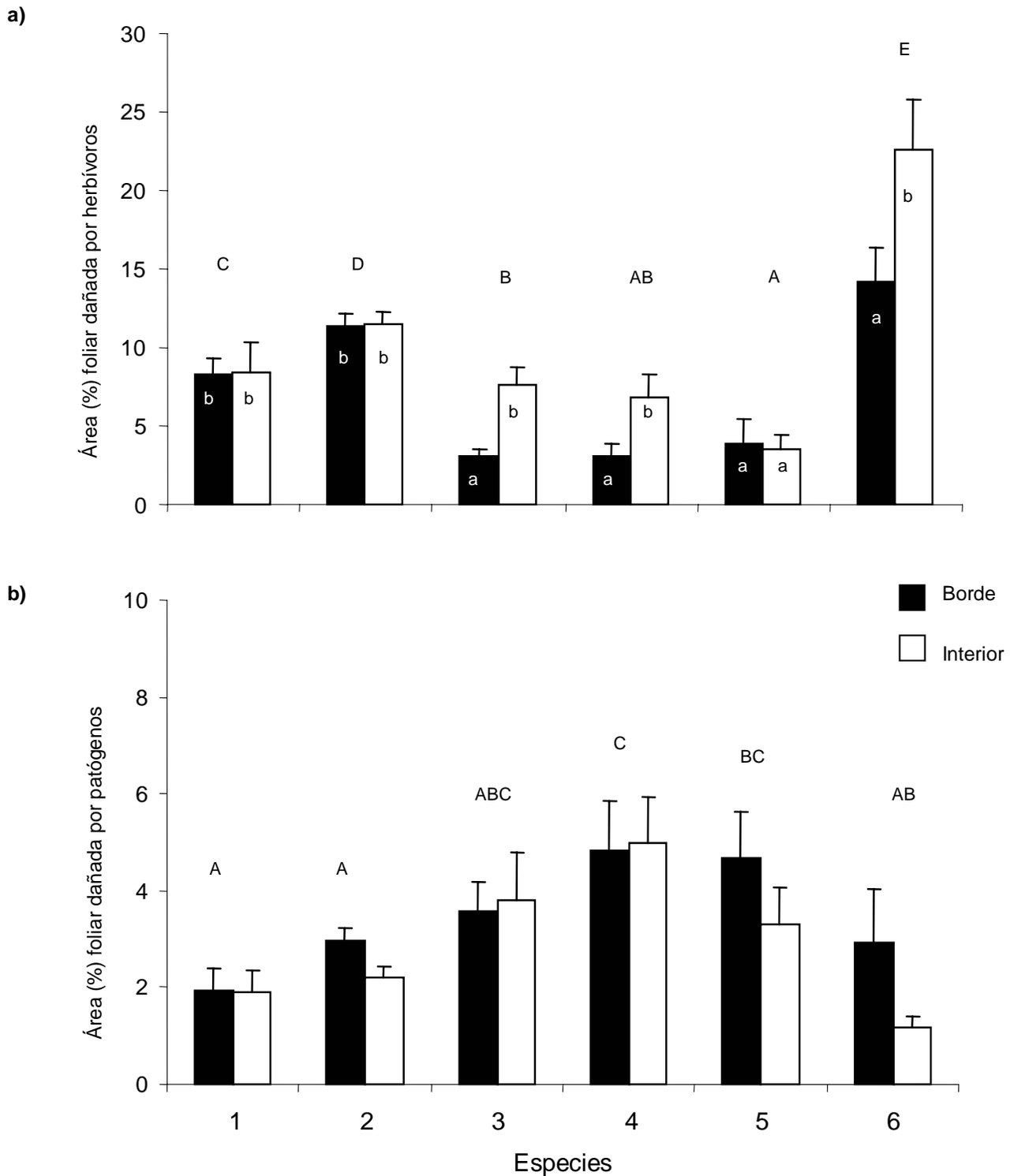


Figura 8. Niveles de daño (Media  $\pm$  ES) biótico de seis especies de plántulas leñosas presentes en borde e interior de la selva en Chajul Chiapas, México. Donde **a)** Área foliar dañada por herbívoros y **b)** Área foliar dañada por patógenos. Donde: **1** = *Acacia usumacintensis*, **2** = *Acalypha diversifolia*, **3** = *Ampelocera hottlei*, **4** = *Brosimum alicastrum*, **5** = *B. costaricanum*, **6** = *Piper* sp. La figura muestra datos sin transformar. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre especies y minúsculas entre hábitat.  $P < 0.05$

### 5.3 Daño biótico y desempeño de las plántulas en bordes de selva

En esta sección se analizó si el daño por patógenos y herbívoros afecta el desempeño de las plántulas en cuanto a su producción de hojas, crecimiento en altura y sobrevivencia. Se describen las variables (5.3.1) y se relacionan al daño para la comunidad de plantas (5.3.2) y finalmente para las especies más abundantes (5.3.3).

#### 5.3.1 Desempeño de la comunidad de plántulas

La altura promedio (4 censos) de la comunidad de plántulas fue distinta entre sitios ( $F_{3, 148} = 6.3$ ,  $P = 0.0004$ ) pero no entre hábitat dentro de sitio. En el sitio 1 y 2 las plántulas fueron más altas que en los sitios 3 y 4 (Cuadro 6). El número promedio de hojas fue distinto entre sitios ( $F_{3, 148} = 3.3$ ,  $P = 0.02$ ), y hábitat dentro de sitio ( $F_{3, 148} = 11$ ,  $P = 0.000001$ ). La mayor cantidad de hojas se observó en los sitios 1, 2 y 4. En los sitios 1 y 2 hubo más hojas en bordes, en cambio en el sitio 4 hubo más hojas al interior. La tasa de crecimiento relativo en altura y número de hojas no mostró diferencias significativas entre sitios y hábitat dentro de sitio (Cuadro 6).

Cuadro 6. Comparaciones (media  $\pm$  DE) entre la altura, el número promedio de hojas y la tasa de crecimiento relativo en altura y número de hojas entre sitios y hábitat para la comunidad de plántulas presentes en borde e interior de la selva en Chajul Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas; mayúsculas indican diferencias entre sitios y minúsculas entre hábitat.  $P < 0.05$

Variables	Sitio 1		Sitio 2		Sitio 3		Sitio 4	
	Borde	Interior	Borde	Interior	Borde	Interior	Borde	Interior
<b>Altura</b>	28 ( $\pm 12$ ) B	23 ( $\pm 7$ ) AB	23 ( $\pm 12$ ) B	27 ( $\pm 12$ ) B	17 ( $\pm 5$ ) A	20 ( $\pm 4$ ) A	18 ( $\pm 4$ ) A	21 ( $\pm 7$ ) A
<b>Hojas</b>	8 ( $\pm 5$ ) <sup>c</sup> BC	6 ( $\pm 2$ ) <sup>b</sup> A	8 ( $\pm 3$ ) <sup>c</sup> C	5 ( $\pm 2$ ) <sup>ab</sup> A	5 ( $\pm 2$ ) <sup>ab</sup> B	6 ( $\pm 2$ ) <sup>ab</sup> AB	3 ( $\pm 0.8$ ) <sup>a</sup> A	7 ( $\pm 2$ ) <sup>bc</sup> B
<b>TCR<sub>altura</sub></b>	0.06 ( $\pm 0.07$ )	0.09 ( $\pm 0.07$ )	0.09 ( $\pm 0.07$ )	0.05 ( $\pm 0.07$ )	0.06 ( $\pm 0.3$ )	0.05 ( $\pm 0.5$ )	0.04 ( $\pm 0.05$ )	0.03 ( $\pm 0.08$ )
<b>TCR<sub>hojas</sub></b>	0.12 ( $\pm 0.5$ )	0.33 ( $\pm 0.6$ )	0.17 ( $\pm 0.2$ )	0.17 ( $\pm 0.3$ )	0.16 ( $\pm 0.3$ )	0.4 ( $\pm 0.4$ )	0.19 ( $\pm 0.41$ )	0.41 ( $\pm 0.41$ )

### 5.3.1.1 Niveles de daño y desempeño

Las regresiones múltiples por pasos del efecto de hábitat y daño por patógenos y herbívoros difirieron para las variables de desempeño. Para la TCR en altura no se encontró un efecto significativo; para la TCR hojas hubo un efecto ( $R^2 = 0.04$ ) de hábitat con una mayor TCR en número de hojas en interiores (Cuadro 7). Hubo un efecto negativo del daño por patógenos en la sobrevivencia ( $R^2 = 0.14$ ) (Cuadro 7, Fig. 9) y número de hojas en las plántulas ( $R^2 = 0.09$ ), para los dos hábitat (Fig. 10). En cambio, las plántulas mas altas presentaron mayor daño por herbívoros y las de menor tamaño más daño por patógenos ( $R^2 = 0.08$ ) (Cuadro 7, Fig.11).

Cuadro 7. Resultados de la regresión múltiple por pasos para el efecto de daño por herbívoros (IH) y patógenos (IP) sobre el desempeño de la comunidad de plántulas (Número de hojas y altura, TCRaltura, TCR hojas, sobrevivencia), para todos los casos los factores no significativos fueron removidos del modelo total.  $P < 0.05$ , ns valores no significativos

	gl	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
a) No. de hojas					
IP				16.9	0.00006
Error	1,154	5.7	0.003		
b) Altura					
IH				13.6	0.0003
IH * IP				8.8	0.003
Error	1,153	3.4	0.002		
c) TCRaltura					
Error	1,147	0.78	0.004	ns	ns
d) TCRhojas					
Hábitat				5.8	0.01
Error	1,147	26	0.182		
e) Sobrevivencia					
Hábitat				5.2	0.02
IP				19.6	0.00001
Error	1,153	18.3	0.12		

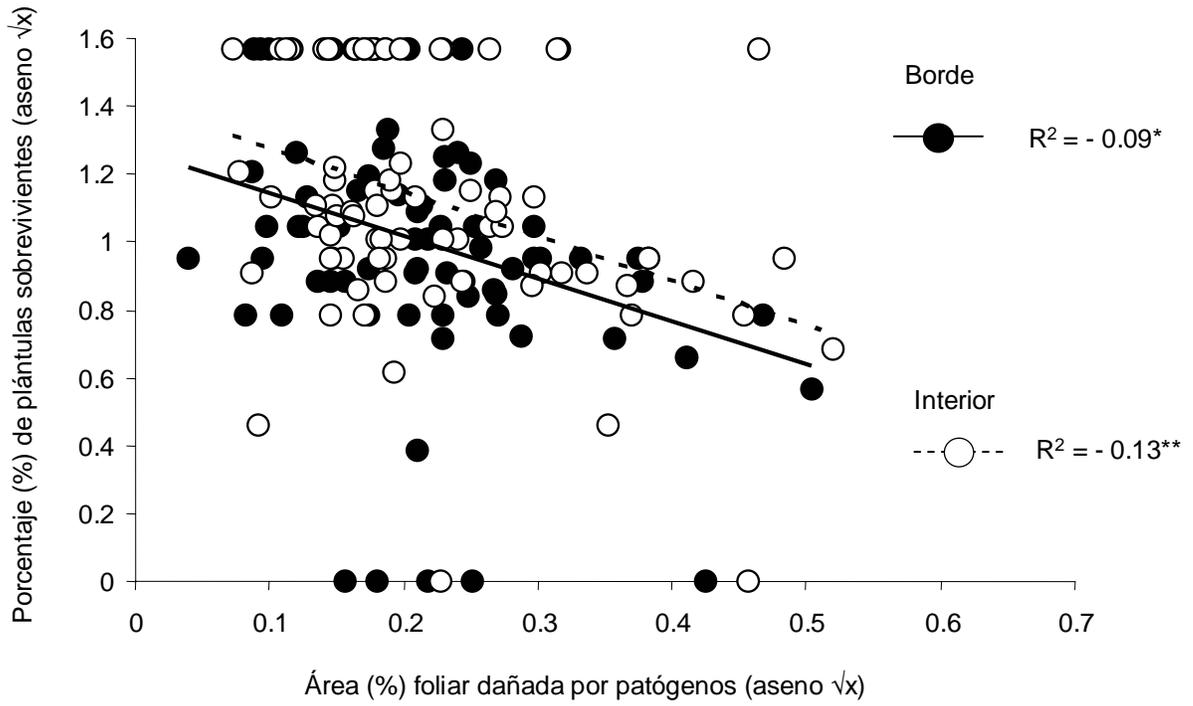


Figura 9. Regresión lineal para el efecto del daño por patógenos sobre el porcentaje de plántulas sobrevivientes en borde e interior de la selva en Chajul Chiapas, México. La figura muestra datos transformados.  
 $*P < 0.01$ ,  $**P < 0.001$ .

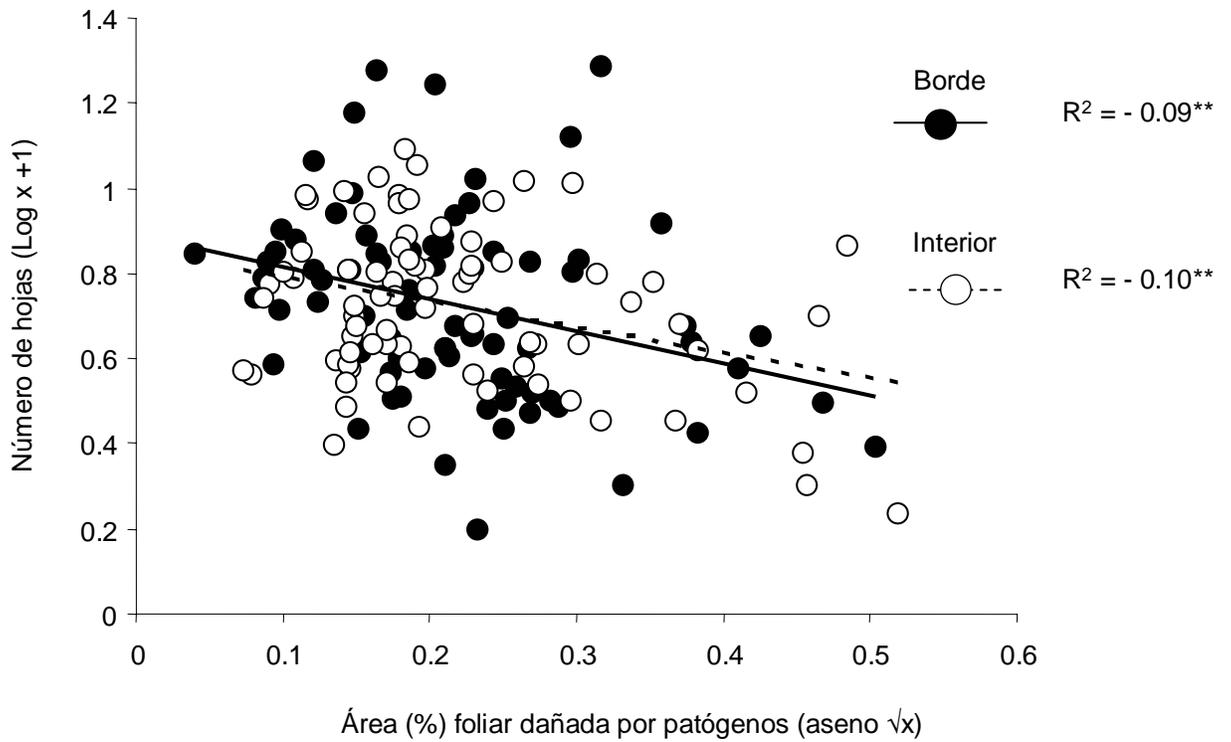


Figura 10. Regresión lineal para el efecto del daño por patógenos sobre el número de hojas en la comunidad de plántulas en borde e interior de la selva en Chajul Chiapas, México. La figura muestra datos transformados.  
 $**P < 0.001$

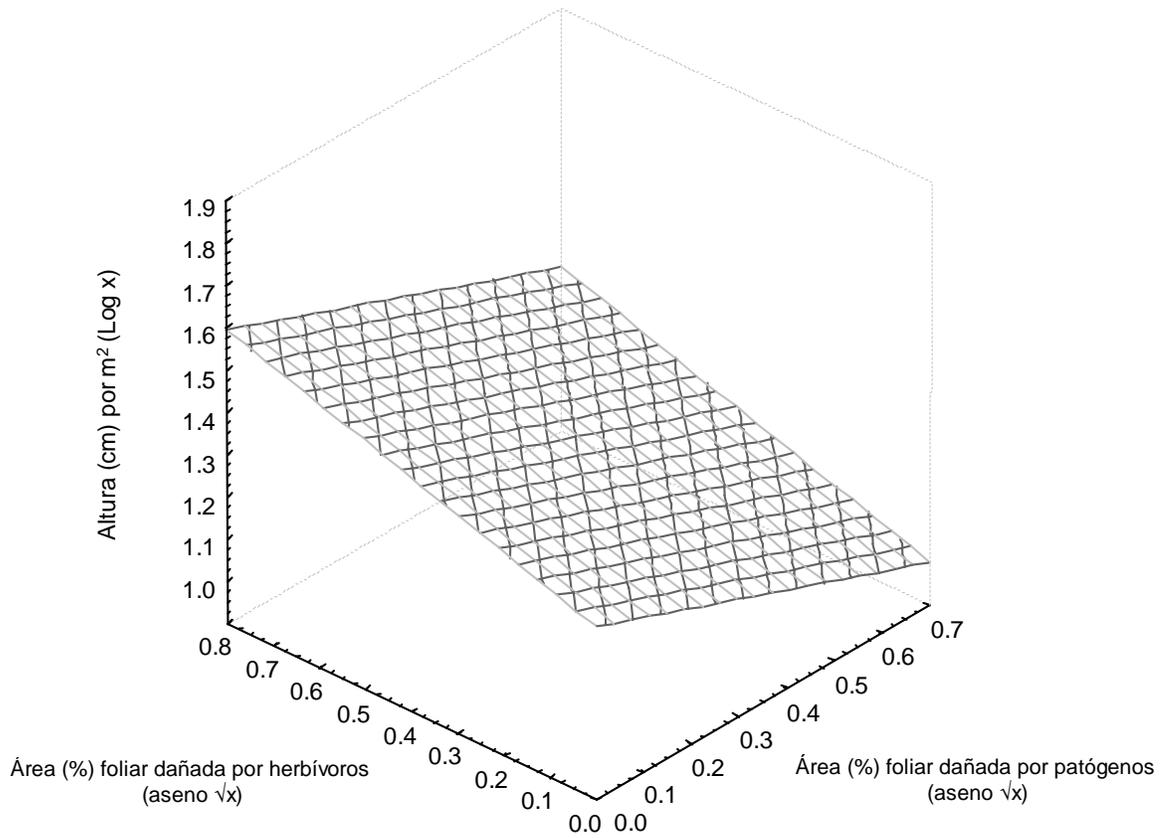


Figura 11. Regresión múltiple para el efecto del daño por herbívoros y patógenos sobre la altura (cm) en la comunidad de plántulas en interiores de la selva en Chajul Chiapas, México. La figura muestra datos transformados.  $P < 0.05$

### 5.3.1.2 Densidad y riqueza de especies de plántulas

Hubo un efecto de la densidad de plántulas y de la interacción hábitat \* densidad \* riqueza de especies sobre los niveles de herbivoría ( $R^2 = 0.09$ ). Para interiores de selva los cuadrantes con mayor densidad de plántulas presentaron mayor daño por herbívoros (Cuadro 8, Fig. 12). Las plántulas con mayor nivel de daño por herbívoros presentaron significativamente mayor daño por patógenos en bordes e interiores ( $R^2 = 0.15$ ) (Cuadro 8, Fig. 13).

Cuadro 8. Resultados de la regresión múltiple por pasos para el efecto de la densidad riqueza de especies sobre el daño por herbívoros (IH) y patógenos (IP), para todos los casos los factores no significativos fueron removidos del modelo total.  $P < 0.05$

	gl	Suma de Cuadrados	Cuadrado medio	F	P
IH					
Densidad				12.6	0.0005
Hábitat * Riqueza * Densidad				7.5	0.006
Error	1,154	1.2	0.008		
IP					
IH				27.9	0.000001
Error	1,154	1.2	0.007		

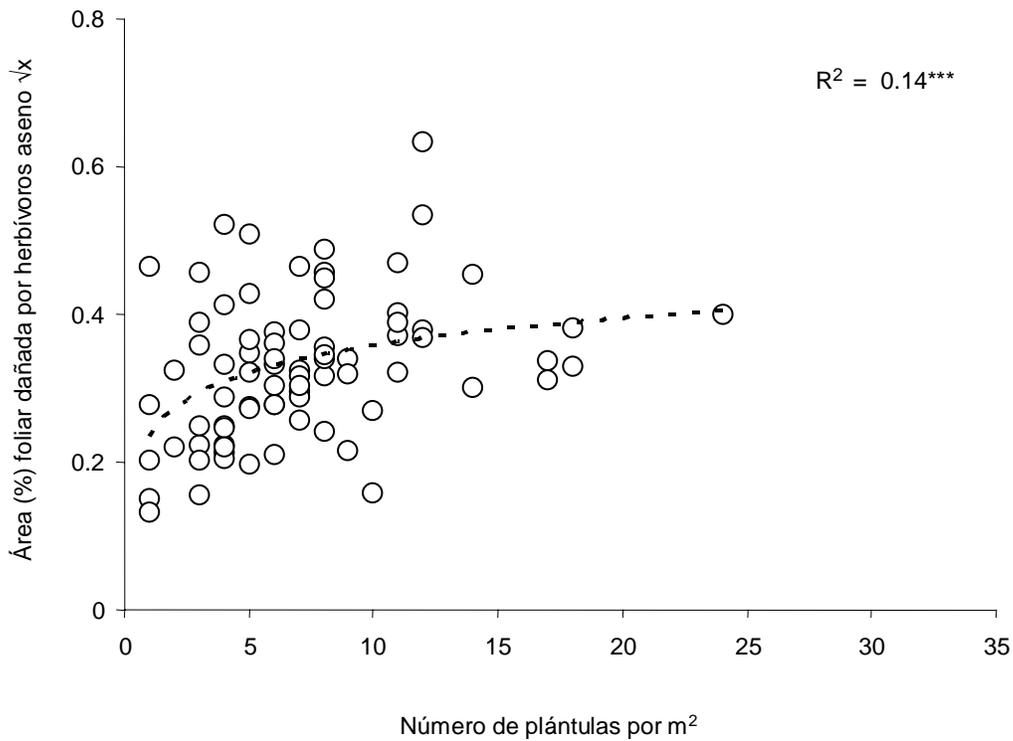


Figura 12. Regresión para el efecto del número de plántulas por m<sup>2</sup> sobre el nivel de daño por herbívoros en la comunidad de plántulas en el interior de la selva en Chajul Chiapas, México. La figura muestra datos transformados. \*\*\*  $P < 0.0001$

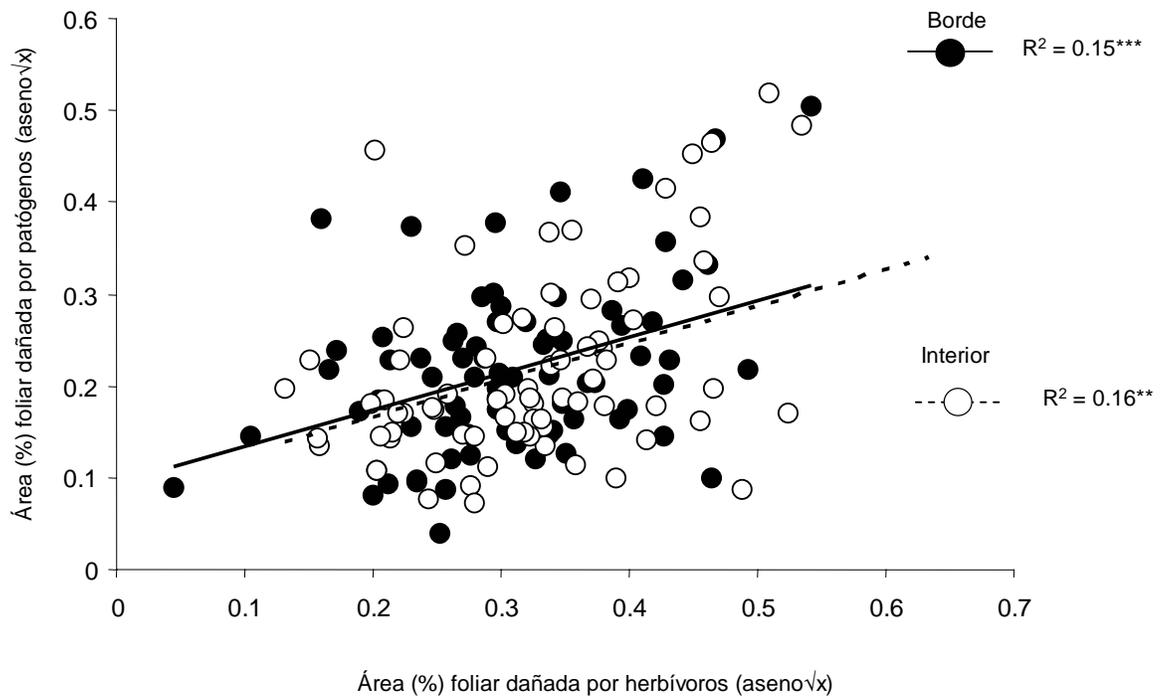


Figura 13. Regresión lineal para el efecto del daño por herbívoros sobre el nivel de daño por patógenos en la comunidad de plántulas en borde e interior de la selva en Chajul Chiapas, México. La figura muestra datos transformados. \*\* $P < 0.001$ , \*\*\* $P < 0.0001$

### 5.3.2 Daño biótico y desempeño a nivel de especie

Se encontraron diferencias significativas entre especies para el número de hojas ( $F_{1,413}=12.3$   $P=0.000001$ ) y altura ( $F_{1,413}=29.7$ ,  $P=0.000001$ ) y en ambos casos para la interacción especie\* hábitat (hojas:  $F_{1,413}=4.8$ ,  $P=0.002$ ; altura:  $F_{1,413}=2.6$ ,  $P=0.02$ ). Las plántulas de *Piper sp* fueron las más altas y con mayor cantidad de hojas en interior, las plántulas de *A. diversifolia* fueron más altas en borde. *A. usumacintensis*, *A. hottlei* y *B. costaricanum* fueron las especies de menor tamaño. *A. hottlei* presentó más hojas en interior (Fig. 14).

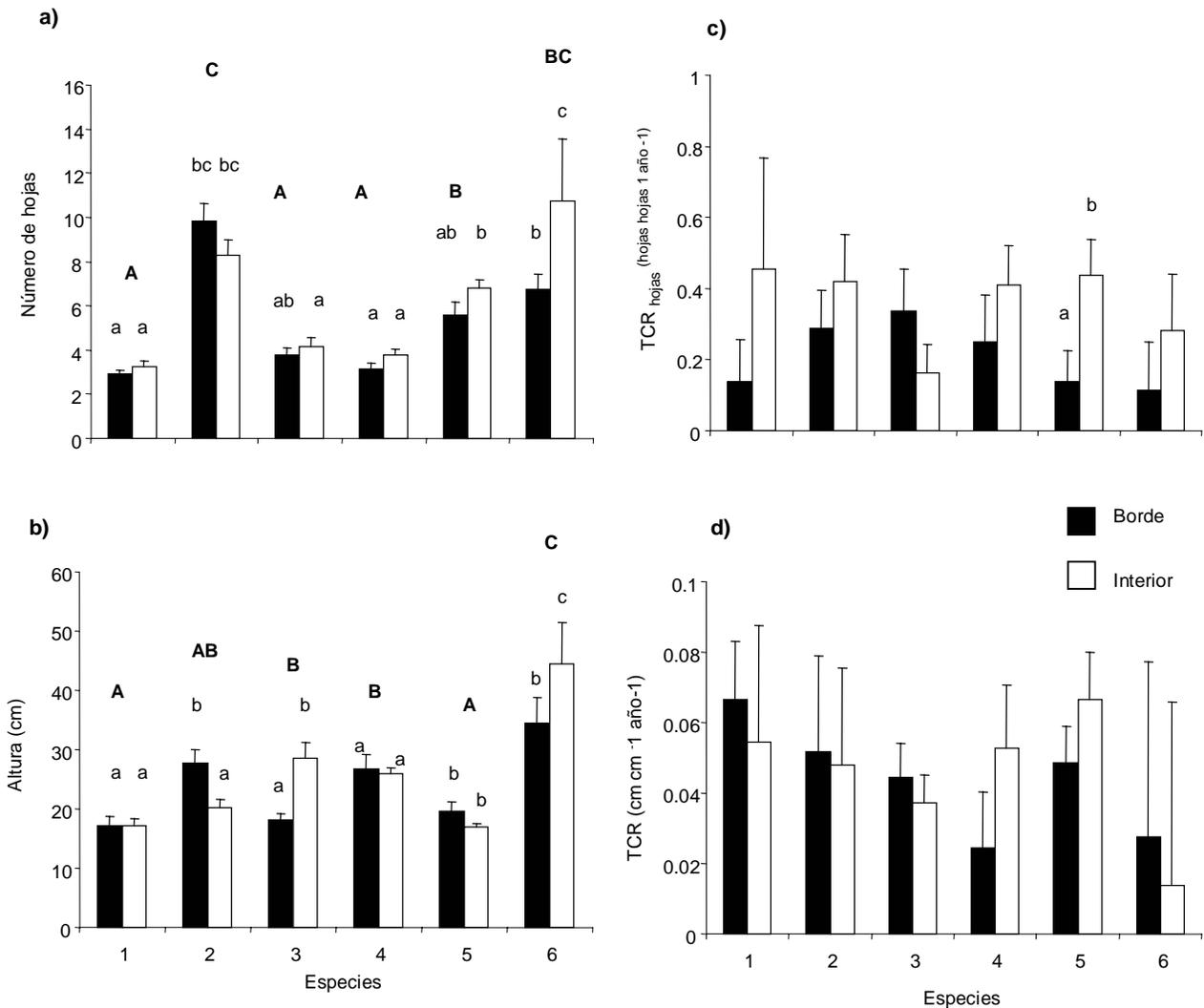


Figura 14. Desempeño (Media  $\pm$  ES) de seis especies de plántulas leñosas en borde e interior de la selva de Chajul Chiapas, México. Donde: **a)** número promedio de hojas, **b)** altura promedio, **c)** tasa de crecimiento relativo en altura y **d)** tasa de crecimiento relativo en número de hojas. Donde: **1** = *Acacia usumacintensis*, **2** = *Acalypha diversifolia*, **3** = *Ampeocera hottlei*, **4** = *Brosimum alicastrum*, **5** = *B. costaricanum*, **6** = *Piper sp.* \*Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre especie y minúsculas entre hábitat.  $P < 0.05$

Las regresiones múltiples por pasos del efecto de hábitat y daño por patógenos y herbívoros difirieron para las variables de desempeño y para cada especie. La altura se relacionó de manera significativa a la herbivoría en *A. diversifolia*; al daño por patógenos en *A. usumacintensis* y a ambos tipos de daño para *A. hottlei*, *B. alicastrum* y *B. costaricanum* (Cuadro 9). El número de hojas estuvo significativamente relacionado a la herbivoría para *B. costaricanum* y a ambos tipos de daño para *A. hottlei*. La tasa de crecimiento relativo en altura se relacionó significativamente a la herbivoría y al daño por patógenos en *B. costaricanum* en cambio; la TCR en número de hojas fue afectada por ambos tipos de daño para; *A. diversifolia*, *A. usumacintensis* y *B. costaricanum* y al daño por patógenos para *A. hottlei* y *B. alicastrum* (Cuadro 9). El daño por patógenos se relacionó significativamente a la herbivoría en *A. diversifolia*, *A. hottlei*, *B. alicastrum* y *B. costaricanum*. Para el caso de *Piper sp* no hubo ninguna relación significativa entre las variables (Cuadro 9).

Cuadro 9. Resultados de la regresión múltiple por pasos para el efecto de daño por herbívoros (IH) y patógenos (IP) sobre el desempeño de seis especies plántulas (Número de hojas y altura, TCRaltura, TCR hojas), para todos los casos los factores no significativos fueron removidos del modelo total.  $P < 0.05$

	g.l.	R <sup>2</sup>	SC	CM	F	P
<b><i>Acalypha diversifolia</i></b>						
a) Altura		0.06	0.37	0.37	8.4	0.004
Hábitat * IH					8.4 (+)	0.004
Error	1,119		5.3	0.04		
b) TCRhojas		0.05	0.45	0.45	6.3	0.01
IH * IP					6.3 (-)	0.01
Error	1,119		8.4	0.07		
IP		0.04	0.02	0.04	5.9	0.01
Hábitat*IH					5.9 (+)	0.01
Error	1,119		0.44	0.09		
<b><i>Ampelocera hottlei</i></b>						
a) Altura		0.17			9	0.0002
Hábitat*IH					17.4 (-)	0.00006
Hábitat*IH*IP					5.5 (+)	0.02
Error	1,88		3.1	0.003		
b) No. de hojas		0.17	1.0	0.002	9.2	0.0002
IH					10.7 (+)	0.001
IH*IP					18 (-)	0.00005
Error	1,88		4.9	0.057		
c) TCRhojas		0.10	0.37	0.37	10.2	0.001

IP					10.2 (-)	0.001
Error	1,89		3.2	0.03		
IP		0.11	0.16	0.16	11.8	0.0009
IH					11.8 (+)	0.0009
Error	1,89		1.2	0.01		
<b>Acacia</b>						
<b>usumacintensis</b>						
a) Altura		0.08	0.13	0.13	5.5	0.02
IP					5.5 (+)	0.02
Error	1,59		1.4	0.02		
b) TCRhojas		0.09	0.03	0.03	5.5	0.02
Hábitat*IH*IP					5.5 (-)	0.02
Error	1,59		3.1	0.05		
<b>Brosimum</b>						
<b>alicastrum</b>						
a) Altura		0.21	0.25	0.08	5.3	0.002
IH					15.4 (+)	0.0002
Hábitat*IH					4.6 (-)	0.03
IH*IP					7.6 (-)	0.007
Error	1,62		0.94	0.01		
b) TCRhojas		0.08	0.36	0.36	5.6	0.02
IP					5.6 (-)	0.02
Error	1,62		3.9	0.06		
IP		0.10	0.07	0.07	6.5	0.01
IH					6.5 (+)	0.01
Error	1,62		0.72	0.01		
<b>Brosimum</b>						
<b>costaricanum</b>						
a) Altura		0.09	0.72	0.72	5.3	0.02
Hábitat*IH*IP					5.3 (+)	0.02
Error	1,52		0.71	0.02		
b) No. hojas		0.23	0.54	0.27	7.8	0.001
IH					6.6 (-)	0.01
Hábitat*IH					7.8 (-)	0.007
Error	1,52		1.7	0.03		
c) TCRaltura		0.14	0.03	0.03	8.7	0.004
IH*IP					8.7 (-)	0.004
Error	1,52		0.18	0.03		
d) TCRhojas		0.35	0.80	0.26	9.3	0.00005
Hábitat					14 (-)	0.0004
IH*IP					11.8 (-)	0.001
Hábitat*IH*IP					17.5 (+)	0.0001
Error	1,152		1.4	0.02		
IP		0.11	0.06	0.06	6.6	0.01
IH					6.6 (+)	0.01
Error	1,152		0.52	0.009		

## 6. DISCUSIÓN

En general, no hubo un patrón consistente respecto al efecto de borde sobre los parámetros analizados, existiendo grandes contrastes entre sitios, hábitat (borde e interior) y especies. Para la comunidad de plántulas en pie, los resultados sugieren que no hubo un efecto de borde sobre la abundancia de grupos funcionales, donde dominaron las especies sucesionales tardías tanto en borde como interiores. Sin embargo, se observó una variación entre bordes e interiores en la diversidad y riqueza de especies de plántulas reclutadas. Se observó que la densidad de plántulas así como la dinámica (sobrevivencia, reclutamiento) de las mismas son favorecidas al interior de la selva.

La herbivoría y el daño por patógenos fueron comunes en las plántulas y estuvieron positivamente relacionados en los dos tipos de hábitat. Los niveles de daño fueron muy variables entre los sitios, hábitat y entre especies. Sin embargo, se observó mayor daño por patógenos en las plántulas reclutadas en interiores de la selva. La herbivoría y el daño por patógenos afectaron diferencialmente el crecimiento en altura, número de hojas, así como la sobrevivencia de las plántulas en borde e interiores tanto a nivel de la comunidad vegetal, como a nivel de las especies más abundantes. Finalmente, la respuesta de las variables de respuesta a la presencia de un borde fueron de tres tipos: negativo, positivo ó neutral.

### 6.1 La comunidad de plántulas en bordes de selva

Uno de los efectos inmediatos tras la formación de un borde es el cambio en los atributos de la comunidad vegetal (Laurance *et al.* 1998a y b, Williams-Linera *et al.* 1998). Sin embargo, son varios los aspectos que pueden influir el impacto de un borde sobre la riqueza y la abundancia de especies. Debido a los cambios drásticos en los factores abióticos (viento, humedad, temperatura) y bióticos (Kapos 1989, Williams-Linera 1990a y b, Laurance 1993, 2001, Williams-Linera 1993, Malcom 1994), los bordes representan un punto de entrada para la invasión de especies exóticas al interior del bosque remanente (Janzen 1983, Brothers & Spingarn 1992, Cadenasso & Pickett 2001) y pueden favorecer a especies pioneras o especies asociadas a la perturbación (*e.g.* lianas, herbáceas) que desplazan a las especies tolerantes a la sombra (Laurance *et al.* 1997, 1998a y b, Gascon *et al.* 2000). Sin embargo,

esto sucede inmediatamente después de la formación de un borde (Chen *et al.* 1992, Williams-Linera 1993, Scariot 1999, Sizer & Tanner 1999). Al transcurrir el tiempo, si el manejo del borde o del hábitat circundante no es intenso, estos cambios en las condiciones abióticas son menos contrastantes, por lo tanto las diferencias entre el borde y el interior en cuanto a grupos funcionales, riqueza y abundancia de especies disminuye (Kapos 1983, Williams-Linera 1990a y b, Laurance 1993, 2001, Williams-Linera 1993, Malcom 1994, Harper *et al.* 2005).

Los resultados obtenidos indican que las diferencias en los atributos de la comunidad de plántulas en pie no difieren entre borde e interiores, probablemente por la influencia de factores tales como: el contacto con vegetación bien desarrollada, la edad de los bordes y la historia de uso de los sitios (no intervenidos  $\pm 12$  años), tres características que de acuerdo con Murcia (1995) regulan el efecto de borde sobre la vegetación original. Algunos estudios han analizado la importancia que tiene la matriz de vegetación con la que hacen contacto los bordes, ya que el tipo de manejo a que este sujeta incidirá en la frecuencia de disturbios como la tala y la incidencia de fuego, eventos que repercuten directamente sobre el componente regenerativo (*e.g.*, banco de semillas, plántulas, organismos dispersores) inhibiendo la capacidad de regeneración, principalmente en sistemas donde interviene el hombre (*e.g.* pastizal-borde-bosque) (Benítez-Malvido 1998). En cambio, el sistema estudiado consiste de vegetación secundaria (acahual)- borde- bosque primario lo que no provoca un contraste drástico entre hábitat, ya que la estructura de la vegetación secundaria es similar al hábitat original, lo que favorece la conectividad y el flujo de propágulos de especies nativas de plantas y sus dispersores (Janzen 1983, Klein 1989, Gascon *et al.* 1999, Quesada *et al.* 2003).

Estudios realizados a este respecto han encontrado varios tipos de resultados en cuanto a la riqueza de especies entre fragmentos y selva continua (Scariot 1999, Sizer & Tanner 1999). En Manaus, Brasil, se encontró mayor riqueza de especies al interior de fragmentos que en los bordes (Benítez-Malvido & Martínez-Ramos 2003b). Sin embargo, el efecto de borde sobre la composición y abundancia de especies variará según la capacidad de adaptación de las especies exóticas o nativas a nuevas condiciones ambientales (Janzen 1983, Laurance & Yensen 1991, Brothers & Spingarn

1992, Murcia 1995). Una mayor riqueza y diversidad de especies de las plántulas reclutas en bordes pudo ser resultado de una mayor apertura de claros, eventos que según Connell (1978) inciden en el aumento de la diversidad y riqueza local de especies. Cabe destacar que en los bordes de estos sitios, la apertura de claros por la caída de grandes árboles fue común a lo largo del estudio.

## **6.2 Efecto de borde sobre la dinámica de las plántulas**

Los bordes presentaron más plántulas pero menor sobrevivencia y reclutamiento con respecto al interior. Estas diferencias pueden explicarse por un aumento de los factores que incrementan la mortalidad y que disminuyen el establecimiento de plantas en los bordes: factores de tipo abiótico como el daño mecánico por la caída de objetos del dosel, mayor acumulación de hojarasca, aumento en la frecuencia y apertura de claros y en general condiciones ambientales severas (Lovejoy 1983,1984, Benítez-Malvido & Kossmann-Ferraz 1999); o bien, factores bióticos como un aumento en la depredación, disminución de la lluvia de semillas, pérdida ó disminución de organismos dispersores (Aizen & Feinsinger 1994b, Benítez-Malvido 1998,2001, Kapos *et al.* 1997, Bruna 1999, Webb & Peart 2001, Benítez-Malvido & Martínez-Ramos 2003a y b).

El nivel de perturbación de un bosque afecta positivamente el patrón de regeneración del mismo (Connell 1978, Brokaw 1985, Whitmore 1989). Argumentando lo anterior, en los sitios de estudio se encontraron diferencias entre borde e interior en cuanto a la incidencia de daño mecánico y distribución de la luz. Zermeño (2005) encontró que un 68 % de las plántulas registradas en los bordes presentaron daño mecánico contra un 43 % observado en interiores. Además, el daño mecánico se relacionó negativamente a la densidad de plántulas en los bordes donde explicó un 40 % de la varianza.

Por otra parte se observó que en los mismos sitios de estudio la cantidad total de luz (radiación fotosintéticamente activa) no difirió entre hábitat pero si hubo diferencias en cuanto a su distribución, siendo está menos heterogénea en los bordes con respecto al interior (Méndez-Toribio 2005). En general la sobrevivencia de las plántulas bajo estas condiciones pudo ser afectada negativamente sobre todo para las especies tolerantes a la sombra

presentes en bordes. Se sabe que las variaciones del flujo lumínico pueden ocasionar diferencias en la dinámica de las plántulas entre hábitat contrastantes (Laurance *et al.* 2001). En un borde con baja incidencia de luz se reduce el reclutamiento y crecimiento de las plantas en el sotobosque (Harper *et al.* 2005). Otros estudios en sistemas tropicales han reportado mayor densidad de plántulas en interiores que en bordes de más de cinco años de creación (Benítez-Malvido 1998), así como una relación negativa entre la presencia de un borde y el reclutamiento de plántulas (Laurance *et al.* 1997, Benítez-Malvido 1998, Scariot 1999, Benítez-Malvido & Martínez-Ramos 2003a).

### **6.3 Daño biótico en bordes de selva**

#### **6.3.1 Patrones de daño foliar**

En contraste a lo observado por García-Guzmán & Dirzo (2001) en la selva de Los Tuxtlas, donde el daño por hongos patógenos foliares estuvo asociado a la herida causada por un herbívoro, en el presente estudio se encontró que la herbivoría fue el tipo de daño más común en las hojas y no el daño por la asociación entre herbívoro y patógeno. Resultados similares fueron encontrados en Manaus, Brasil, para tres especies de plántulas de árboles, y en un estudio anterior en la comunidad vegetal de Chajul (Benítez-Malvido *et al.* 1999, Benítez-Malvido & Lemus-Albor 2005). Sin embargo, se observó una relación positiva entre la herbivoría y el daño por patógenos, lo que parece indicar que aunque este tipo de daño no es el más frecuente, la herida ocasionada por el herbívoro puede hacer más susceptible a la planta a la infección (García-Guzmán 1990, García-Guzmán & Dirzo 2001).

Se sabe que varias especies de patógenos endófitos (*e.g.*, hongos foliares) pueden estar presentes en una hoja y no necesariamente enfermarla (Dreyfuss & Petrini 1984, Rodríguez 1994). Sin embargo, bajo condiciones de estrés la planta puede ser más susceptible a su ataque (Sinclair & Cerkauskas 1985). El estrés puede ser ocasionado por factores abióticos como un cambio en la incidencia de luz, humedad (Burdon 1987, Frölich *et al.* 2000) o factores bióticos como la herbivoría (García-Guzmán 1990, García-Guzmán & Dirzo 2001).

#### **6.3.2 Niveles de daño biótico**

En sistemas tropicales la fragmentación del hábitat y la presencia de bordes pueden provocar cambios en las interacciones bióticas (Burkey 1993, Aizen & Feizinger 1994a y b, Didham *et al.* 1996, Benítez-Malvido 2001, Andresen 2003, Quesada *et al.* 2003, Benítez-Malvido & Lemus-Albor 2005). El efecto de borde sobre las interacciones bióticas es considerado un efecto biológico indirecto (Murcia 1995), a diferencia de los cambios a nivel abiótico cuyos efectos disminuyen conforme la vegetación es más densa (Laurance *et al.* 2001, Williams-Linera 1998, Fagan *et al.* 1999, Harper *et al.* 2005). Los cambios a nivel de las interacciones entre organismos pueden verse afectados drásticamente, dado que las modificaciones al hábitat afectan la diversidad de grupos funcionales importantes como los insectos (Didham *et al.* 1996, Didham *et al.* 1998). En consecuencia, pueden afectarse la herbivoría y las interacciones plántula-herbívoro-patógeno (Dirzo & Miranda 1990, Benítez-Malvido 1995, Benítez-Malvido *et al.* 1999, Benítez-Malvido 2001).

Los resultados no demostraron diferencias consistentes en el nivel de daño biótico en la comunidad de plántulas presentes en bordes e interiores. Lo que puede atribuirse a la respuesta individual o específica de las plántulas ante condiciones ambientales adversas, esta respuesta puede ir desde un aumento en los mecanismos químicos de defensa ante herbívoros y patógenos o bien, otras respuestas fisiológicas como una mayor tasa de recambio foliar (Marquis 1984, Coley & Aide 1991, Coley & Barone 1996). Otra posible explicación es que los bordes aquí estudiados pueden considerarse no abruptos y se esperaría que el flujo de organismos entre estos y la vegetación primaria no este siendo fuertemente afectado (Laurance *et al.* 2001, Williams-Linera 1998, Fagan *et al.* 1999, Harper *et al.* 2005).

La presencia de un borde puede afectar la interacción planta-herbívoro causando diversas respuestas, varios estudios han encontrado mayores niveles de daño por herbívoros en bordes (Masumoto *et al.* 2000, Andrén & Angelstam 1998, Cadenasso & Pickett 2001, Bach 2001, Galetti *et al.* 2003, Benítez-Malvido & Lemus-Albor 2005); otros en cambio, reportan menor daño por insectos e invertebrados herbívoros en bordes con respecto al bosque continuo (Burkey 1993); o bien no encontraron diferencias (Benítez-Malvido 2001). No se observó un patrón consistente del daño por patógenos y herbívoros entre sitios y hábitat. Esto puede atribuirse a la susceptibilidad de

los patógenos a los cambios microclimáticos. Los sitios de estudio mostraron diferencias entre sí, en cuanto a la distribución de la luz y la acumulación de hojarasca, en ambos casos estas variables se asociaron positivamente a mayores niveles de daño por patógenos en las plántulas presentes en los bordes (Méndez-Toribio 2005, Zermeño 2005). Para plántulas tropicales se ha reportado que la severidad en los niveles de infección es regulada por condiciones abióticas como el ambiente lumínico (Augspurger 1983, 1984, Augspurger & Kelly, 1984) o por la humedad y temperatura que genera la acumulación de hojarasca (Benítez-Malvido & Kossman-Ferraz 1999, García-Guzmán & Benítez-Malvido 2003).

Por otra parte, las plántulas reclutadas presentaron mayor daño por patógenos en interiores. Las características microclimáticas en el sotobosque de los interiores de la selva pueden variar entre sitios de estudio y entre estratos de vegetación lo que genera condiciones únicas de humedad, ambientes lumínicos y temperatura (Méndez-Toribio 2005, Montgomery 2004) requerimientos indispensables para algunas especies de endófitos foliares (Agrios 1997). Aunado a los factores abióticos las características particulares de las plántulas reclutas como un tamaño menor, la presencia de cotiledones y en general una menor concentración de compuestos secundarios pueden hacerlas más susceptibles a la infección. En general bajo condiciones naturales, las plántulas tropicales de menor tamaño en altura sufren mayores tasas de mortalidad (Turner 1990, Sizer 1992). Además, se sabe que las hojas jóvenes pueden alcanzar tasas porcentuales de daño (patógenos, herbívoros, mamíferos) de 5 a 25 veces más alta que una hoja madura (Coley y Barone 1996).

#### **6.4 Desempeño de plántulas y daño biótico en bordes de selva**

El establecimiento de una plántula dependerá en cierta medida de sus características individuales (número de hojas, tamaño, mecanismos de defensa), de factores bióticos como la presencia de herbívoros y patógenos (Whitmore 1989, Marquis 1984, Burdon *et al.* 1992, Gilbert 2002) y abióticos como la incidencia de luz (Benítez-Malvido & Kossmann-Ferraz 1999, Gray & Spies 1997, Gross 1984, Molofsky & Augspurger 1993, Sarukhán *et al.* 1984). Un borde es distinto del interior en cuanto a las condiciones microclimáticas y la

disponibilidad de recursos (Laurance *et al.* 1998, Sizer & Tanner 1999). Estos cambios pueden tener un efecto diferencial sobre los organismos lo que ocasiona que las interacciones planta-herbívoro-patógeno puedan verse afectadas.

El daño ocasionado por herbívoros y patógenos provoca la pérdida de tejido foliar, para la plántula esto representa una disminución de su capacidad fotosintética (García-Guzmán & Dirzo 2001) que la pone en desventaja ante las plantas menos dañadas o sin daño (Clark & Clark 1984) afectando su probabilidad de sobrevivir (Sarukhán *et al.* 1984). Si al daño foliar se le suma una variable ambiental como el estrés lumínico, la probabilidad de supervivencia puede ser aun menor (Dirzo 1984). La respuesta de las plántulas a los niveles de daño en borde e interiores fue variable, ya que mientras el daño por patógenos afectó negativamente la supervivencia en ambos tipos de hábitat, el daño por herbívoros no tuvo un efecto significativo sobre esta variable. En cuanto al desempeño, es notable la relación negativa del daño por patógenos en el crecimiento en altura y número de hojas en tanto que la herbivoría parece acumularse en las plántulas sin afectar aparentemente su desempeño. La herbivoría puede afectar la adecuación de las plántulas (Domínguez & Dirzo 1994) e incluso una pérdida foliar reducida impacta la supervivencia (Clark & Clark 1985). En un estudio en Los Tuxtlas con plántulas de *Nectandra ambigens* se encontró que el número inicial de hojas determinó en gran medida la supervivencia después de un año (García-Guzmán & Benítez-Malvido 2003). Asimismo, las plántulas de *Astrocaryum mexicanum* con mayor número de hojas sobrevivieron más (Sarukhán *et al.* 1984).

Por otra parte, se sabe que las enfermedades en plantas pueden regular la dinámica de sus hospederos, además de que esta relación posee un fuerte componente ambiental (Agrios 1997, Gilbert 2002). Los hongos foliares pueden ocasionar lesiones limitadas a una porción de una hoja y afectan sin mayor consecuencia el desempeño, pero bajo condiciones ambientales poco idóneas pueden afectar severamente a la planta y por lo tanto su desempeño y habilidad competitiva (Jarosz & Davelos 1995). La inoculación experimental de plántulas de *Tetragastris panamensis* con un ascomiceto patógeno *Botryosphaeria dothidea* triplicó su tasa de mortalidad. Además, este patógeno afectó el crecimiento de plántulas inoculadas con respecto a las plántulas

control (Gilbert & de Steven 1996). El hongo *Phylloporia chrysa*, causó la reducción de hasta un 52% en la tasa de crecimiento de *Erythrochiton gymnanathus* (Gilbert *et al.* 1994b).

Aunque los datos obtenidos nos permiten vislumbrar la importancia de la interacción plántula-patógeno-herbívoro en este sistema, para poder hacer generalizaciones al respecto, es fundamental identificar a nivel de especie a los organismos que intervienen para saber si existen diferencias en la composición y riqueza de especies de patógenos entre hábitat. Esto permitirá conocer con mayor certeza la magnitud del efecto de borde sobre las interacciones y a su vez, definir la importancia de estas relaciones en sistemas tropicales y como son afectadas por la fragmentación del hábitat (Burdon 1993, Gilbert & Hubbell 1996 Murcia1995).

## **7. CONCLUSIONES**

La presencia de bordes en Chajul, Chiapas no ocasionó diferencias en los atributos de la comunidad de plántulas en pie, pero sí afectó la riqueza de las plántulas reclutas. La presencia de bordes tuvo un efecto sobre la dinámica de las plántulas causando un menor reclutamiento, sobrevivencia y densidad de plántulas con respecto a los sitios control. El tipo de daño que predominó fue la herbivoría y no la asociación herbivoría-patógeno como en otros estudios. Sin embargo, la herbivoría parece hacer más susceptibles a las plántulas al daño por patógenos.

El daño por herbívoros y patógenos no fue distinta entre hábitat; cada tipo de daño tuvo un efecto distinto sobre el desempeño de las plántulas, la herbivoría no afectó el desempeño de las plántulas en bordes. En contraste, el daño por patógenos afectó negativamente el crecimiento de las plántulas en bordes y la sobrevivencia de las plántulas en ambos tipos de hábitat.

Son pocos los estudios sobre la regeneración de bosques/selvas en bordes (Harper *et al.* 2005), pero podemos decir que el establecimiento de las plántulas es afectado por la presencia de patógenos. El presente estudio nos ha permitido conocer el efecto de borde sobre la composición de especies, la dinámica de la comunidad de plántulas, así como los efectos de las interacciones bióticas sobre los mecanismos de regeneración en el bosque húmedo tropical de Chajul.

## **8. RECOMENDACIONES**

- 1.- La destrucción del hábitat aún a pequeña escala afecta los mecanismos de regeneración de la selva. Sin embargo, es importante realizar comparaciones entre sitios con diferentes historias de perturbación.
- 2.- Los niveles de daño por herbívoros y patógenos foliares afectaron la sobrevivencia de las plántulas. Es importante complementar este estudio, para esclarecer en lo posible las interacciones planta-herbívoro-patógeno en la selva Lacandona, para ello se hace necesario identificar a los agentes causales de infección que intervienen. Conocerlos a nivel de especie podría definir mejor su historia de vida y requerimientos individuales. Saber, por ejemplo, si existen diferencias en la riqueza y diversidad de patógenos foliares entre distintos tipos de hábitat, con ello, podría conocerse más sobre el papel que tienen estos

organismos sobre la dinámica, establecimiento y por lo tanto la diversidad de especies en los sistemas tropicales.

3.- Estos resultados requieren complementarse con un estudio florístico detallado que incluya otras formas de crecimiento como lianas, palmas ó herbáceas para poder generalizar al respecto de la información obtenida.

## 9. LITERATURA CITADA

- Aizen, M.A. y P. Feisinger 1994a. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75:330-351
- Aizen, M.A. y P. Feisinger 1994b. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine "Chaco Serrano". *Ecological Applications* 4: 378-392
- Agrios N. G. 1997. *Plant Pathology*. Academic Press, New York.
- Anagnostakis, S. 1987. Chestnut blight: the classical problem of an introduced pathogen. *Mycologia* 79: 23-27
- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366
- Andrén, H. y P. Angelstam 1998. Elevated predation rates as an edge effect in habitat islands: Experimental evidence. *Ecology* 69: 544-547
- Andresen, E. 2003. Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. *Ecography* 26: 87-97
- Augspurger, C.K. 1983. Seed dispersal of tropical tree, *Platypodium elegance* and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology* 71: 759-771
- Augspurger, C.K. 1984. Seedling survival among tropical tree species: Interactions of dispersal, distance, light gaps and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712.
- Augspurger C.K. y C. K. Kelly 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies on the effects of distance, seedling density, and light performances. *Oecologia* 61: 211-217
- Bach, C.E. 1984. Plant spatial pattern and herbivore population dynamics: plant factors affecting the movement patterns of a tropical cucurbit specialist (*Acalymma innubum*). *Ecology* 65:175-190
- Benítez-Malvido, J. 1995. The ecology of seedlings in Central Amazonian forest fragments. Ph. D. Dissertation. University of Cambridge, England.
- Benítez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12: 380-389

- Benítez-Malvido, J. e I. Kossmann-Ferraz. 1999. Litter cover variability affects seedling performance and herbivory. *Biotropica* 31: 598-606
- Benítez-Malvido, J., G. García-Guzmán e I.K. Kossmann-Ferraz. 1999. Leaf-fungal incidence and herbivory on tree seedlings in tropical rain forest fragments: an experimental study. *Biological Conservation* 91: 143-150
- Benítez-Malvido, J. 2001. Regeneration in tropical rain forest fragments. *In* R. O. Bierregaard, T. E. Lovejoy, and R. Mesquita (Eds.). *Lessons from Amazonia: the ecology and management of a fragmented forest*, pp. 136-145. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Benítez-Malvido, J., M. Martínez-Ramos, E. Ceccon 2001. Seed Rain vs. Seed Bank, and the Effect of Vegetation Cover on the Recruitment of Tree Seedlings in Tropical Successional Vegetation. *In: Life Forms and Dynamics in Tropical Forests*. Gerhard Gottsberger & Sigrid Liede (Editors): *Diss. Bot.* 346: 185-203
- Benítez-Malvido, J. y M. Martínez-Ramos 2003a Influence of Edge Exposure on Tree Seedling Species Recruitment in Tropical Rain Forest Fragments. *Biotropica*. 35(4): 530-541
- Benítez-Malvido J. y M. Martínez-Ramos 2003b Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17: 389-400.
- Benítez-Malvido, J. y A. Lemus-Albor 2005. The seedling Community of Tropical Rainforest Edges and its Interaction with Herbivores and Pathogens. *Biotropica* 37(2): 301-313
- Bierregaard, R. O., T. Lovejoy, V. Kapos, A. Dos Santos, R. Hutchings. 1992. The biological dynamics of tropical rain forest fragments. *BioScience* 42:859-866
- Brothers, T.S. y A. Spingarn, 1992. Forest fragmentation and alien plant invasion of central Indiana old-growth forests. *Cons. Biol.* 6: 91-100
- Brokaw, N. V. L. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical rain forests. pp. 53-69 en S.T.A. Pickett & P.S. White editors. *The ecology of natural disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, USA
- Bruna, E.M. 1999. Seed germination in rainforest fragments. *Nature* 402:139
- Burdon, J.J. 1987. *Diseases and population biology*. Cambridge University

Press

- Burdon, J.J. 1993. The structure of pathogen populations in natural plant communities. *Annual Review of Phytopathology* 31: 305- 323
- Burdon, J.J., A. M. Jarosz, Kirby G.C. 1989 Pattern and patchiness in plant-pathogen interactions- causes and consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 20:119-136
- Burdon, J.J, A. Wennström, L. Ericson, W.J.Muller, R. Morton 1992 Density-dependent mortality in *Pinus sylvestris* caused by snow blight pathogen *Phacidium infestans*. *Oecologia* 90:74-89
- Burkey, T.V. 1993. Edge effects in seed and egg predation at two neotropical rain forest sites. *Biological Conservation*. 66: 139-143
- Cadenasso, M.L. y T.A. Pickett. 2001 Linking forest edge structure to edge function: mediation of herbivore damage. *J. Ecol.* 88: 31-44
- Clark, D. A. y D.B. Clark, 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *The American Naturalist* 124: 769-788
- Clark, D. A. y D. B. Clark, 1985. Seedling dynamics of a tropical tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124: 769-788
- Coley, P.D. y T. M. Aide 1991. A comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. pp. 25-49 en P. W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes, & W.W. Benson, editors. *Ecology of Plant-Animal Interactions: Tropical and Temperate Perspectives*. John Wiley and Sons, USA
- Coley, P.D. y J.A. Barone 1996. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ann. Rev. Ecology and Systematics* 27; 305-335
- Colwell, R. 1997. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7. University of Connecticut. Available from: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199 (4335): 1302-1310
- Chen, J. J., F. Franklin y T. A. Spies 1992. Vegetation responses to edge environments in old growth Douglas-fir forests. *Ecol. Appl.* 2: 387-396
- Crawley, M. J. 1993. *GLIM for ecologists*. Blackwell Scientific Publications,

Cambridge, England, UK.

- Curran, L., M.I. Caniago, G.D. Paoli, D. Astianti, M. Kusneti, M. Leighton, C.E. Nirarita y H. Haeruman. 1999. Impact of El Niño and logging on canopy tree recruitment in Borneo. *Science* 286: 2184-2188.
- Didham, R.K., J. Ghazoul, N. Store, A.J. Davis. 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution*. 11: 255-260
- Didham, R. K. Hammond, P. M., Lawton, J. H., Eggleton, P., y N. Stork. 1998. Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs*. 68: 295-323
- Didham, R.K. y J. H. Lawton. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica* 31: 17-30
- Dirzo R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. pp. 141-165 en R. Dirzo y J. Sarukhán (eds). *Perspectives on plant population ecology*. Sinauer Associates USA.
- Dirzo R. y C. A. Domínguez. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. En: *Seasonally Dry Tropical Forests*, Bullock, S.H., Medina, E., Mooney, H. A. (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, U.K, pp. 304-325
- Dirzo R. y A. Miranda. 1990. Contemporary Neotropical Defaunation and Forest Structure, Function, and Diversity – A Sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* 4: 444
- Domínguez, C.A. y R. Dirzo, 1994. Effects of defoliation on *Erithroxylum habanense* a tropical proleptic species. *Ecology* No. 7 75:1896-1902
- Dreyfuss, M. M. y O. Petrini. 1984. Further investigations on the occurrence and distribution of endophytic fungi in tropical plants. *Botanica Helvetica* 94:33-40
- Esquivel, R.E. y J. Carranza. 1996. Pathogenicity of *Phylloporia chrysitae* (Aphellophorales: Hymenochaetaceae) on *Erythrochiton gymnataus* (Rutaceae). *Revista de Biología Tropical* 44: 137-145
- Fagan, F. W., R. S. Cantrell y C. Cosner. 1999. How habitat edges change species interactions. *The American Naturalist*. Vol.153: 165-182
- Fröhlich, J., Hyde K.D. y O. Petrini. 2000. Endophytic fungi associated with

- palms. Mycol. Res. 104: 1202-1212
- Galleti, S.P. Alves-Costa y E. Caseta 2003. Effects of forest fragmentation, anthropogenic edges, and fruit colour on the consumption of ornithocoric fruits. Biol. Cons. 111: 269-273.
- Gamboa, A. M. y P. Bayman. 2001. Communities of Endophytic Fungi in Leaves of a Tropical Timber Tree (*Guarea guidonia*: Meliaceae). Biotropica 2: 352-360
- García-Guzmán, M. G. 1990. Estudios sobre ecología de patógenos en el follaje de plantas en la selva de Los Tuxtlas. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- García-Guzmán, G., J. J. Burdon, A. O. Nicholls. 1996. Effects of the systemic flower infecting-smut *Ustilago bullata* on the growth and competitive ability of the grass *Bromus catharticus*. Journal of Ecology. 84: 657-665
- García-Guzmán, G., y R. Dirzo 2001. Patterns of leaf-pathogen infection in the understory of a mexican rain forest: incidence, spatio temporal variation, and mechanisms of infection. American Journal of Botany 88:634-645
- García-Guzmán, G. y J. Benítez-Malvido 2003. Effect of litter on the incidence of leaf-fungal pathogens and herbivory in seedlings of the tropical tree *Nectandra ambigens*. Journal of Tropical Ecology 19: 171-177
- Gascon, C., T. E. Lovejoy, R.O. Bierregaard, J. R. Malcolm, P. C. Stouffer, H. L. Vasconcelos, W.F. Laurance, B. Zimmerman, M. Tocher, y S. Borges 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. Biological Conservation. 91:223-229
- Gascon, C., G. B. Williamson y G. A. B. Da Fonseca 2000. Receding forest edges in the agricultural landscape, a basis for design and management. Landscape and Urban Planning 37: 45-55
- Gilbert, G. S. 1995. Rain forest plant diseases: The canopy-understory connection. Selbyana 16: 75-77
- Gilbert, G.S. 2002. Evolutionary ecology of plant diseases in natural ecosystems. Annual Review of Phytopathology 40: 13-43
- Gilbert, G. S. y S. P. Hubbell. 1996. Plant diseases and the conservation of tropical forests. BioScience 46: 98-106
- Gilbert, G.S., S.P. Hubbell y R.B. Foster. 1994a. Density and distance-to-adult effects of a canker diseases of trees in moist tropical forest.

- Gilbert, G.S., S.P. Hubbell y R.B. Foster. 1994b. Spatial distribution of a canker disease of Lauraceae in a lowland moist tropical forest. *Phytopathology* 84:868
- Gilbert, G.S. y De Steven. 1996. A canker disease of seedlings and saplings of *D. Tetragastris panamensis* (Burseraceae) caused by *Botryosphaeria dothidea* in a lowland tropical forest. *Plant disease* 80: 684-687
- Gray, A. N. y T.A. Spies 1997. Microsite Controls on Tree Seedling Establishment in Conifer Forest Canopy Gaps. *Ecology* 78:2558-2473
- Green, F. B. M., y C., Payne. 1994. GLIM 4: the statistical system for generalized linear interactive modeling. Clarendon Press, Oxford, London.
- Harper, K.A., S.E. Macdonald, P. Burton, J. Chen, K.D. Brososky, S. Saunders, E.S. Euskirchen, D. Roberts, M. Jaiteh & P. A. Esseen. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology*. 19: 768-782.
- Herrera-Macbride. O y Medellín, R. A. 1997. Lacandon rain forest region, México. P. 125-129 in: (Davis, S.D., V. H. Heywood, O. Herrera-Macbride, J. Villa-Lobos y A.C. Hamilton,eds.) *Centres of plant diversity, a guide and strategy for their conservation*. IUCN Publications Unit, Cambridge, U. K.
- Hunt, R. 1990. *Basic growth rate analysis*. Unwin Hyman, London.
- Gross, K. L. 1984. Effect of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *Journal of Ecology* 72:369-387.
- Hurlbert, S.H. 1984. Pseudo-replication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54: 187-211
- Janzen, D. H. 1983. No park is an island: increase interference from outside as park size increases. *Oikos* 41: 402-410
- Jarosz, A. M. y A. L. Davelos. 1995. Effects of disease in wild plant populations and the evolution of pathogen aggressiveness. *Tansley Review* 81: 371-387
- Klein, B. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle

- communities in central Amazonia. *Ecology* 70: 1715-1725
- 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. Wandellin, J.L. Camargo y G. Ganade. 1997. Edge-related change in environment and plant responses due to forest fragmentation in central Amazonia. En: Laurance, W.F. y R.O. Bierregaard Jr. (eds.). *Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. p.c. 33-44 University of Chicago Press. Chicago and London
- Laurance, W.F. 1998. A crisis in the making: responses of Amazonian forests to land use and climate change. *Trends in Ecology and Evolution*. 13: 411-415
- Laurance, W.F., 2000. Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends in Ecology and Evolution* 15: 134-135
- Laurance, W.F.L. y E. Yensen 1991. Predicting impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biol. Cons.* 55: 77-92
- Laurance, W.F., L.V. Ferreira, J.M., Rankin-de Merona, S.G., Laurance, R.W. Hutchings, y T.E. Lovejoy, 1998a. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Cons. Biol.* 12: 460-464
- Laurance, W.F., L.V. Ferreira, J.M., Rankin-de Merona, S.G., Laurance, R.W. 1998b. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79:2032-2040
- Laurance, W.F., S.G. Ferreira, L.V., L.V., Rankin-de Merona, J.M., Gascon, y Lovejoy, T.E. 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science*. 278: 1117-1118
- Laurance, W.F., P. Delamônica, S.G., Laurance, H.L., Vasconcelos y T. E., Lovejoy. 2000. Rainforest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79: 2032-2040
- Laurance, W.F., K. Didham, M.E. Power 2001. *Trends in Ecology and Evolution* 16:7-71
- Lovejoy, T.E., R.O. Bierregaard, J. M, Rankin, H.O.R. Shubart. 1983. Ecological dynamics of tropical forest fragments. In *Tropical rain forest: ecology and management*, eds. S.L. Sutton, T. C. Whitmore, A.C. Chadwick, pp. 377-

384. Special publication no. 2, British Ecological Society. Blackwell Scientific Publications, Oxford, United Kingdom.
- Magurran, A.E., 1988. Ecological diversity and its measurement. Cambridge University Press, Cambridge, U. K.
- Malcolm, J. 1994. Edge effects in central Amazonian forest fragments. *Ecology* 75: 2438-2445
- Malcolm, J, 2001. Extending models of edge effects to diverse landscape configurations, with a test case from the Neotropics. In *Lessons from Amazonia: the ecology and management of a fragmented forest*, eds. R.O. Bierregaard, T.E. Lovejoy, R. Mesquita, pp. 347-357. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- March, I. J. y M. Aranda. 1992. Mamíferos de la Selva Lacandona, Chiapas. pp. 201-220. En (Vazquez- Sanchez, M. A. y M.A. Martinez-Ramos eds.). *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación*. ECOSFERA. Chiapas, México.
- Marquis, R. J. 1984 Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science*, 226: 537-539
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 54: 198-209
- Martínez-Ramos, M., C. H. Ramos y F. Chiang 1994. Lista florística de la Lacandona, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* Boletín 54: 99-177
- Martínez-Ramos, M. y E. Álvarez-Buylla 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56: 121-153
- Masumoto, T., T Sunahara, N. Susuki. 2000. Effects of non host and host plants on insect herbivory covarying with plant size in the cruciferous plant *Turritis glabra*. *Population ecology* 42: 145-152
- Méndez-Toribio, M. 2005. Incidencia de luz y sus efectos sobre la vegetación del sotobosque en bordes de selva. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia Mich. México
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62

- Montgomery, R. A. 2004. Effects of understory foliage on patterns of light attenuation near the forest floor. *Biotropica* 36(1): 33-39
- Molofsky, J. y Augspurger, C. 1993. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology* 73:68-77
- Peters, H. A., 2001. *Clidemia hirta* invasion in an undisturbed tropical forest. *Biotropica* 33:60-68
- Quesada, M., K.E. Stoner, V. Rosas-Guerrero, C. Palacios-Guevara, y J.A. Lobo. 2003. Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the Neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia* 135: 400-406
- Rodrigues, K.F. 1994. The foliar fungal endophytes of the Amazonian palm *Euterpe oleraceae*. *Mycologia* 86: 376-385
- Sarukhán, J., M. Martínez-Ramos y D. Piñero. 1984. The analysis of demographic variability at the individual level and its population consequences. Pp 83:106 in Dirzo, R. y Sarukhán, J. (eds). *Perspectives on plant ecology*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Scariot, A. 1999. Forest fragmentation effects on palm diversity in central Amazonia. *Journal of Ecology* 87: 66-76
- Siebe, C., M. Martínez-Ramos, G. Segura-Warnholtz, J. Rodríguez-Velázquez y S. Sanches-Beltrán. 1995. Soil and vegetation patterns in the tropical rain forest at Chajul Southeast México p. 40-58 en: (Simorangkir, ed.) *Proceeding of International Congress on Soils of Tropical Forest Ecosystems. 3<sup>rd</sup> Conference on Forest Soils (ISSS – AISS – IBG)*. Volumen 8. Mulawarman University Press, Samarinda, Indonesia.
- Sizer, N.C. 1992. The impact of edge formation on regeneration and litterfall in a tropical rain forest fragment in Amazonia. PhD. Thesis, University of Cambridge, England, U.K.
- Sizer N, C., E.V.J. Tanner. 1999. Responses of woody plant seedlings to edge formation in a lowland tropical rainforest, Amazonia. *Biological conservation* 91: 135-142
- Sizer, N, E.V.J. Tanner, e I.D. Kossmann-Ferraz. 2000. Edge effects on litterfall mass and nutrient concentrations in forest fragments in central

- Amazonia. J. Trop. Ecol. 16: 853-863.
- Sinclair, J.B. y R.F. Cerkauskas. 1985. Latent infection vs. endophytic colonization by fungi. Pp. 3-29 en S.C. Redlin y L.M. Carris, editores. Endophytic Fungi in Grasses and Woody Plants. APS Press, USA.
- Sokal R.R. y F.J. Rohlf 1995. Biometry. Watt. Freeman, New York.
- STATISTIC V. 6.1. 1984-2003 StatSoft, Inc.
- Turner, L.B. 1990. The extent and pattern of osmotic adjustment in Johns, G.G. y A. Lazenby. 1973. Defoliation, leaf area index, and white clover (*Trifolium repens* L.) during the development of a water stress. Ann. Bot. (London). 65: 285-290
- Webb, C.O. y D. R. Peart. 2001. High seed dispersal rates in faunally intact tropical rain forest: theoretical and conservation implications. Ecology Letters 4: 491-499
- Williams-Linera, G. 1990a. Origin and early development of forest edge vegetation in Panama. Biotropica 22:235-241
- Williams-Linera, G. 1990b. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. Journal of Ecology 78: 356-573
- Williams-Linera, G. 1993. Vegetación de bordes de un bosque nublado en el Parque Ecológico Clavijero, Xalapa, Veracruz, México. Rev. Biol. Trop. 41: 107-117.
- Williams-Linera, G, 2002. Tree species richness complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. Biodiversity and Conservation 11: 1825-1843
- 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 Vol. 12 (5) : 1091-1102
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. Ecology 70: 536-538.
- Zermeño-Hernández, I. E. 2005. Efecto de borde sobre la acumulación y daño biótico a la vegetación del sotobosque en un bosque tropical. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Mich. México.

## ANEXO I

Cuadro 1. Lista de especies de árboles y arbustos presentes en borde e interior de la selva en Chajul, Chiapas, localizado al sureste de México. La nomenclatura y la determinación del grupo ecológico se efectuaron siguiendo a Martínez-Ramos *et al.* 1994, Benítez-Malvido *et al.* 2001, Benítez-Malvido J. & Lemus-Albor A. 2005 Clave grupo ecológico: TS= tolerante a la sombra, P= pionera, ND= no determinada. Clave hábitat en donde se registró la especie: B= borde, I= interior, B-I= borde-interior. Los niveles en pie de daño por especie como porcentaje de área foliar dañada por herbívoros y patógenos ( $\pm$  DS) y número de plántulas reclutas por especie.

FAMILIAS Y ESPECIES	Gpo ecológico	% Herbivoría		% Patógenos		Densidad Febrero 2003		Reclutas May 03-Feb 04		Hábitat
		clave	Borde	Interior	Borde	Interior	Borde	Interior	Borde	Interior
AMARANTHACEAE										
<i>Iresine arbuscula</i> Uline y Bray	TS	5.5	7	1.8	0.2	1	1	0	0	B-I
ANACARDIACEAE										
árbol 1	ND	-	12.09	-	2.9	8	1	0	0	I
<i>Spondias radlkoferi</i> J.D. Smith	P	4.3	-	0	-	1	0	1	0	B
<i>Spondias sp</i>	P	-	3.5	-	0	0	1	0	0	I
ANNONACEAE										
<i>Annona sp.</i>	TS	5.05 $\pm$ 1	5.2 $\pm$ 6	7.2 $\pm$ 11	3 $\pm$ 3	0	2	1	0	B-I
árbol 1	ND	0	-	0	-	0	0	0	0	B
<i>Cymbopetalum costaricanum</i>	TS	-	2.4	-	1.5	0	1	0	0	I
<i>Cymbopetalum mayarum</i> Lundell	TS	9.2 $\pm$ 6.	3	1.6 $\pm$ 1	1.4	5	1	0	0	B-I
<i>Cymbopetalum penduliflorum</i> (Dunal)	TS	1.6	10.3 $\pm$ 9	0.23	5.3 $\pm$ 9	1	13	0	0	B-I
<i>Cymbopetalum sp</i>	TS	-	3.8 $\pm$ 3	-	2.7 $\pm$ 1	1	3	1	1	I
<i>Malmea depressa</i> (Baillon) R.E. Fries	ND	0	9.4	0	4.7	0	0	0	0	B-I
<i>Malmea sp</i>	ND	0.8	3.8 $\pm$ 7	0	2.3 $\pm$ 0	0	0	6	1	B-I
APOCYNACEA										
<i>Stemmadenia donell-smithii</i> (Rose)	P	3.2 $\pm$ 3. 2	10.2 $\pm$ 1	3.8 $\pm$ 4	0.35 $\pm$ 5	7	2	2	2	B-I
<i>Tabernamontana alba</i> Mill.	P	-	9.6 $\pm$ 9. 8	-	6 $\pm$ 5	0	3	0	0	I

FAMILIAS Y ESPECIES	Gpo. ecológico	% Herbívoría		% Patógenos		Densidad Febrero 2003		Reclutas May 03-Feb 04		Hábitat
ARALIACEAE										
<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne y Planch	TS	-	9	-	0	0	1	0	0	I
BIGNONIACEAE										
<i>Amphitecma</i> sp	TS	3.0	-	4	-	1	0	0	1	B
BOMBACACEAE										
<i>Quararibea funebris</i> (Llave)	TS	12.7	8.9±3.8	3	3.4±3.7	1	3	2	1	B-I
<i>Quararibea guatemalensis</i> (J.D.Smith)	TS	-	7.1±6	-	7.3±4	0	3	0	0	I
<i>Quararibea yunckeri</i> (Standley ssp)	TS	-	5	-	1	0	1	0	0	I
BURSERACEAE*										
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg	TS	0	-	0	-	0	0	2	0	B
<i>Bursera</i> sp	TS	-	0	-	0	0	0	0	1	I
<i>Protium copal</i> (Schlecht y Cham)	TS	-	11±14	-	6.5±9	0	3	0	0	I
<i>Protium schiedeannus</i>	TS	-	2.3	-	0	0	0	0	1	I
<i>Protium schippii</i> Lundell vel aff	TS	6.8	-	3.1	-	1	0	0	0	B
<i>Protium</i> sp	P	-	11.5±1	-	12±14	0	2	0	0	I
CAPPARIDACEAE										
<i>Capparis</i> sp	TS	-	10.7±10	-	7.7±6	0	2	1	1	I
CARICACEAE										
<i>Jacaratia dolichaula</i> (Donn. Sm) Woodson	P	-	0	-	0	0	1	0	0	I
CHRYSOBALANACEAE										
<i>Hirtella americana</i> L.	TS	10.8±1	7.1±7	2.1±2	2.5±2	4	2	0	0	B-I
<i>Hirtella</i> sp L. Lundell	TS	6.1	-	2.3	-	1	0	0	1	B
<i>Licania hipobuia</i>	TS	-	0	-	0	0	0	0	1	I
<i>Licania platypus</i> (Hemsley) Fritsch	TS	9.3±6	37.5	3.1±2.5	0	2	1	0	0	B-I
EUPHORBIACEAE										
<i>Acalypha diversifolia</i> Jacq.	P	11±6.2	12.1±7	2.9±2.6	2.3±2	75	71	6	2	B-I
<i>Croton schiedeannus</i> Schelecht	P	2.6±1	18.3±1	4.7±4.5	2.4±3	3	5	0	1	B-I
FLACOURTACEAE										
FAMILIAS Y ESPECIES	Gpo. ecológico	% Herbívoría		% Patógenos		Densidad Febrero 2003		Reclutas May 03-Feb 04		Hábitat

árbol 1	ND	-	-	-	-	0	1	0	0	I
<i>Caesarea corymbosa</i> H.B.K	TS	3.9	-	1	-	1	0	0	0	B
<i>Casearia</i> sp.	TS	-	7.3	-	1.6	0	1	0	0	I
<i>Pleurathodendron lindenii</i> (Turkz.) Sleumer INDETERMINADA	TS	19.7±9	17.4±1	1.76±2.3	0.91±9	9	5	3	0	B-I
árbol 1	ND	7.2±9	56.2±2	2.5±4	58.083	6	2	1	3	B-I
LAURACEAE										
<i>Albizia leucocalyx</i> Standley	TS	2.3	-	3.77	-	1	0	0	0	B
árbol 1	ND	9.2	-	2.4	-	1	0	0	1	B
<i>Nectandra reticulata</i> (Ruiz y Pavón)	TS	7.2±10	6±9	11.2±11	16±15	16	15	4	12	B-I
<i>Nectandra</i> sp	TS	-	4.5	-	1.8	0	1	0	1	I
LEGUMINOSEAE*										
<i>Acacia cornígera</i> (L.) Willd.	P	7.3	-	0	-	0	0	1	0	B
<i>Acacia mayana</i> Lundell	P	3.4	-	20	-	1	0	0	0	B
<i>Acacia</i> sp	P	16.3±17	10.9±10	4.6±9	0.87±1.3	55	7	4	0	B-I
<i>Acacia usumacintensis</i> Lundell	P	9.8±9	8.4±6	1.5±2	1.8±1.7	61	15	2	0	B-I
árbol 1	ND	3.8	0.93±1	4.6	6.4±7	1	6	1	0	B-I
<i>Cojoba arborea</i> (L.)	TS	20.9±2	12.2±1	0.6±0.7	1±1	3	8	0	5	B-I
<i>Dialium guianense</i> (Aublet)	TS	27.8±9	9.8±11	16.8±21	5.4±10	2	13	1	2	B-I
<i>Dialium</i> sp	TS	9.8±14	2.2±2	0	10.6±3	3	3	0	1	B-I
<i>Erythrina folkersii</i> Krukoff y Moldenke	TS	38.4	-	42	-	1	0	1	0	B
<i>Inga pavoniana</i> Don	TS	9.2±10	13.9±1	8±12	8.9±12	19	7	2	5	B-I
<i>Inga punctata</i> Willd	TS	10.1	-	2.6	-	1	0	0	0	B
<i>Inga</i> sp	TS	8.8±8.	16.7±1	2.7±3	2.9±2	15	8	9	15	B-I
<i>Inga vera</i> Willd	TS	-	0	-	0	0	0	0	1	I
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth	TS	-	46.9	-	37	0	1	0	0	I
<i>Lonchocarpus</i> sp	TS	4.5±3.	18.7±1	5.2±3	20.1±13	2	9	0	0	B-I
<b>FAMILIAS Y ESPECIES</b>	<b>Gpo. ecológico</b>	<b>% Herbívoría</b>		<b>% Patógenos</b>		<b>Densidad Febrero 2003</b>	<b>Reclutas May 03-Feb 04</b>		<b>Hábitat</b>	
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	TS	18.4±2	-	17.6±23	-	23	0	3	0	B
<i>Pterocarpus</i> sp	TS	19.6±18	-	21.8±23	-	5	0	0	0	B

<i>Schizolobium parahybum</i> (Vell). Blake	P	0	0	0	0	0	0	1	2	B-I
<i>Swartzia guatemalensis</i> (J.D. Smith)	TS	12.7	-	0	-	0	0	1	0	B
<i>Swartzia</i> sp. M-18923	TS	11.2	18.1±1	0.19	2±2	1	14	3	3	B-I
<i>Vatairea lundellii</i> (Standely) Killip	TS	-	0	-	0	0	0	0	1	I
<i>Vatairea</i> sp M-16990	TS	-	6 ± 9	-	3 ± 1.5	0	0	0	14	I
MAGNOLIACEAE										
<i>Talauma mexicana</i> (DC.) G. Don	TS	-	2.1 ± 0.5	-	2.1±0.1	0	2	0	2	I
MALPHIGEACEAE										
árbol 1	TS	-	18.6	-	5.5	0	1	0	1	I
<i>Heteropterys</i> (arbusto)	P	-	1.7 ± 8	-	0.5 ± 2	0	0	0	2	I
<i>Malpighia glabra</i> L.	TS	8.5	20.9±1	0.79	3.5±3	1	2	0	0	B-I
<i>Malpighia</i> sp	TS	6.9±7	-	4.5±4	-	3	0	0	0	B
<i>Tetrapterys</i> sp.			18±13		4.7±5		4		1	I
MALVACEAE										
<i>Hampea trilobata</i> Standley	P	13.8	-	1.9	-	1	1	1	0	B
MELASTOMATACEAE										
<i>Miconia</i> sp	ND	-	4	-	2.7	0	1	0	0	I
<i>Mouriri gleasoniana</i> Standley	TS	30.1	-	0.94	-	1	0	0	0	B
<i>Mouriri myrtilloides</i> (Swartz)	TS	-	5.5	-	0	0	1	0	0	I
<i>Mouriri</i> sp	TS	-	13.7	-	0	0	1	0	0	I
MELIACEAE										
<i>Guarea excelsa</i> H.B.K.	TS	9.3±5	10.1±7	2.91±2	5.7±5	8	5	2	0	B-I
<i>Guarea glabra</i> Valh	TS	14.5±1	12.6±7	11.2±11	1.9±1.7	4	14	7	8	B-I
<i>Trichilia</i> sp	TS	9.7±5.	11.8±1	5.1±7	0.86±.5	7	3	0	1	B-I
MONIMIACEAE										
<i>Mollinedia pallida</i> Lundell	TS	9.1	-	2.7	-	1	0	1	1	B
<b>FAMILIAS Y ESPECIES</b>										
		<b>Gpo. ecológico</b>	<b>% Herbívoría</b>	<b>% Patógenos</b>		<b>Densidad Febrero 2003</b>		<b>Reclutas May 03-Feb 04</b>		<b>Hábitat</b>
<i>Mollinedia</i> sp	TS	4.0	-	1	-	1	0	1	0	B
<i>Mollinedia viridiflora</i> Tulasne	TS	4.8±3.	-	1.7±.8	-	2	0	2	0	B
MORACEAE										
<i>Brosimum alicastrum</i> Swartz	TS	4.0±11	15±20	8.1±12	13.7±20	45	47	19	16	B-I

<i>Brosimum costaricanum</i> Liebmann	TS	4.3±9	4.4±6	6.4±9	5.3±0	33	43	5	8	B-I
<i>Brosimum</i> sp. Gómez-Pompa	TS	0.8±1	-	3±4	-	0	0	2	0	B
<i>Castilla elastica</i> Cervantes	P	13.6±1	43.8±3	10.3±13	9.9±21	12	13	6	81	B-I
<i>Pseudolmedia oxiphyllaria</i> J.D. Smith	P	19.8	-	21.9	-	1	0	0	0	B
<i>Pseudolmedia</i> sp	P	4.5±5	9.7±7	1.8±1	2.9±1.6	4	2	0	0	B-I
<i>Trophis racemosa</i> (Liebmann)	TS	6.1±9	6.6±6	10.2±6	4.6±6	4	9	2	3	B-I
<i>Trophis</i> sp	TS	2.7±1.7	0	1.9±0.17	4.3	2	1	2	0	B-I
MYRISTICACEAE										
<i>Virola guatemalensis</i> (Hrmls.) Warb	TS	-	75	-	75	0	1	0	0	I
<i>Virola koschnyi</i> Warb	TS	7.4±9	7.9±7	6.9±10	3.3±3	3	7	4	5	B-I
<i>Virola</i> sp	TS	25.0	10.9±1	25	8.9±13	1	3	0	1	B-I
<i>Parathesis lenticelata</i>	TS	13.7±1	13.2±1	0.53±0.4	0.41±0.	3	2	0	0	B-I
<i>Parathesis membranaceae</i> Lundell	TS	23.6	-	2	-	1	0	0	0	B
<i>Parathesis</i> sp	TS	26±7	20.9±1	0.71±1	0.17±.2	2	2	0	0	B-I
MYRTACEAE										
<i>Eugenia</i> sp M-25898	TS	-	7.57	-	0.5	0	1	0	0	I
OCHNACEAE										
<i>Ouratea costaenifolia</i>	TS	6.2	-	0.63	-	1	0	0	0	B
<i>Ouratea lucens</i> (H.B.K.)	TS	9.1±7.	22.4±1	1.9±3.4	0.86±.6	7	6	4	1	B-I
PIPERACEAE										
<i>Piper aequale</i> Vahl	TS	5.9	23.8±1	0.125	2.5±1.9	1	2	0	0	B-I
<i>Piper amalago</i> L.	TS	9.2±.2	-	1.2±1	-	2	0	0	0	B
<i>Piper hispidum</i> Swartz	TS	13.5±1	-	2.2±0.6	-	2	0	0	1	B
<i>Piper</i> sp	P	15±9	22.2±1	2.6±4	1.5±2	21	20	0	4	B-I
<b>FAMILIAS Y ESPECIES</b>	<b>Gpo. ecológico</b>	<b>% Herbívoría</b>		<b>% Patógenos</b>		<b>Densidad Febrero 2003</b>		<b>Reclutas May 03-Feb 04</b>		<b>Hábitat</b>
RUBIACEAE										
<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich.	TS	5.4±7	9.3±3	5.5±3	2.2±1	7	8	1	0	B-I
<i>Faramea</i> sp	TS	3.1	-	0.58	-	0	0	1	0	B
<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) R y S	TS	12±11	7.38	3.5±3	1	5	1	0	0	B-I
<i>Psychotria brachiata</i> (Swartz)	TS	-	-	-	-	0	0	1	0	I
<i>Psychotria chiapensis</i> (Standely)	TS	4.3±4	10.8±6	3.7±4	2.8±0.6	6	3	2	0	B-I

<i>Psychotria facluscens</i>	TS	1.8	-	1.89	-	1	0	0	0	B
<i>Psychotria limonensis</i> Krause	TS	-	22.8±1	-	0.91±.6	1	2	0	0	I
<i>Psychotria papantlensis</i> (Oerst) Hemsl	TS	5.9±4	16.4±1	3±2.2	3.3±2.8	2	2	0	0	B-I
<i>Psychotria</i> sp. M-7164 Shapiro 406	TS	12.2±1	9.8±4	10.4±18	3.4±3.7	4	5	0	0	B-I
<i>Randia armata</i> (Swartz)	P	22 ±15	21	7.5±12	4	3	1	0	0	B-I
<i>Randia</i> sp	TS	27.7	26.1±1	1.9	2.4±2.1	1	3	0	2	B-I
SAPINDACEAE										
<i>Cupania beliciensis</i> Standley	TS	-	19.8±4	-	4.2±3	0	5	4	2	I
<i>Cupania</i> sp	TS	5.4	-	1.9	-	1	0	0	0	B
<i>Sapindus saponaria</i> L.	TS	-	2	-	4.7	0	1	0	0	I
SAPOTACEAE										
<i>Pouteria durlandii</i> (Standley)	TS	4.2±3.7	6.1±8	2.8±1.9	6.7±7	3	5	0	4	B-I
<i>Pouteria</i> sp. M-25603-A	TS	16.3±5	10.3±1	2.6±1	2.2±0.0	6	2	0	0	B-I
<i>Sapotaceae</i> sp	TS	1.3	-	2.3	-	1	0	0	0	B
SOLANACEAE										
<i>Cestrum glanduliferum</i> Francey	P	9.6	-	1	-	1	0	0	0	B
<i>Solanum</i> sp	P	11.9	-	0.12	-	1	0	0	0	B
STERCULACEAE										
<i>Theobroma cacao</i> L. ssp <i>cacao</i> lacandonense Cuatr.	ND	-	0	-	0	0	0	0	1	I
<i>Theobroma bicolor</i> H.B.K.	TS	3.4	-	1	-	1	0	0	0	B
TILIACEAE										
<i>Heliocarpus</i> sp	P	19.5	-	19.7	-	1	0	0	0	B
<b>FAMILIAS Y ESPECIES</b>	<b>Gpo. ecológico</b>	<b>% Herbívoría</b>		<b>% Patógenos</b>		<b>Densidad Febrero 2003</b>		<b>Reclutas May 03-Feb 04</b>		<b>Hábitat</b>
ULMACEAE										
<i>Ampelocera hottlei</i> Standley	TS	4.2±5	8.6±12	4.5±5	5.1±11	38	78	19	22	B-I
<i>Ampelocera</i> sp	TS	0	-	2.18	-	1	1	0	0	B
URTICACEAE										
<i>Pilea microphylla</i> (L.) Liebmann	TS	2.6	-	4	-	1	0	0	0	B
<i>Pilea</i> sp.	TS	-	0	-	0	0	0	0	1	I
<i>Urera caracasana</i> (Jacq.)	P	6.3	-	1.3	-	1	0	0	0	B
VIOLACEAE										

árbol 1	ND	-	7.2±2	-	3.6±1.7	0	2	0	0	I
<i>Orthion</i> sp	TS	-	7.4±6	-	10±7	0	2	0	0	I
<i>Rinorea guatemalensis</i> (S. Watson)	TS	22.3	-	4.6	-	1	0	0	0	B
<i>Rinorea hummelii</i> Sprague	TS	0	-	0	-	0	0	3	0	B
<i>Rinorea</i> sp	TS	38.4	-	39.7	-	1	0	1	0	B
VOCHYSIACEAE										
<i>Vochysia guatemalensis</i> J.D. Smith	TS	7.5±10	2.25	2±1.8	5.1	11	1	2	0	B-I
<i>Vochysia</i> sp	TS	1.4	8.1±1	0	0.44±.6	1	2	0	1	B-I