



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

INFLUENCIA DE LA EXPOSICIÓN AL BORDE SOBRE LA ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN DE LA SELVA MEDIANA EN LA ISLA COZUMEL

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

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

P R E S E N T A

Biól. Ana Laura Barillas Gómez

DIRECTORA DE TESIS: DRA. JULIETA BENÍTEZ-MALVIDO

MORELIA, MICHOACÁN

MAYO, 2007



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.

Este trabajo se llevó a cabo gracias al apoyo de la beca de maestría otorgado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (189247 CONACyT). También se recibió apoyo económico del CONACyT con el proyecto “Efectos ecológicos de la introducción de la boa (*Boa constrictor*) sobre la biota de Cozumel” (CONACYT 33635-v), del Fondo Sectorial de Investigación Ambiental SEMARNAT-CONACyT y con el proyecto “Ecología y manejo para la conservación de una biota endémica insular críticamente amenazada” (SEMARNAT-2002-c01-0571) y del Durrell Wildlife Conservation Trust. Estos últimos tres proyectos estuvieron bajo la dirección del Dr. Alfredo Cuarón.

Agradezco la participación en el desarrollo de esta tesis de todos los miembros del comité tutorial, integrado por:

Dra. Julieta Benítez-Malvido

Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo

Dr. Diego R. Pérez-Salicrup

DEDICATORIAS

A mi mamá por recordarme lo afortunada que he sido en la vida, porque tengo a una mujer excelente a mi lado y enseñarme que con amor y perseverancia se puede lograr lo que se desee y lo más importante es estar vivos. ¡¡¡ Gracias mamita por seguir aquí!!!

A mi papá simplemente por enseñarme a vivir y saber sondear las tempestades de la vida con la cabeza en alto y una sonrisa en la cara. ¡¡¡ Te adoro y te admiro papito!!!

A Karen, sencillamente porque te quiero.

A Raúl, el angelito de mi vida, mi primo, mi hermano y mi confidente.

A “La Jugada”, a mi tía Laura, mi tío Micky y mi tía Carmelita por impulsarme siempre a dar lo mejor de mí, por ser patrocinadores morales y financieros de mis proyectos y por ser la familia más unida y luchona de este planeta ¡¡¡ Son mi motorcito y alegría en la vida!!!

A mi abuelita Lupita y Chelita simplemente por ser los pilares de nuestra familia.
¡¡¡ Las quiero muchísimo!!!

A mis amigos (Ale, Ana Cecilia, David, Elisa, Gabee, Gabita, Thor, Pavka, Ivu, Joel, Jebús, Kathia, Katy, Oscar, Rafa, Kathia, Katy, Tito y Thor) porque tengo la fortuna de tenerlos, de abrazarlos y de seguir compartiendo con ustedes todas las aventuras y desventuras de la vida. ¡¡¡ Los adoro!!!

“Cuando la vida te de mil razones para llorar, demuéstrale que tienes mil y una razones para sonreír”

AGRADECIMIENTOS

Gracias Julieta por darme la oportunidad de entrar al mundo de la fragmentación y los bosques tropicales, por permitirme desarrollar este proyecto y por dejarme aprender de ti.

Gracias Alfredo Cuarón por dejarme trabajar en la Isla, pero sobretodo por tus grandes charlas llenas de conocimiento y experiencia.

Gracias Jorge Meave, Diego Pérez-Salicrup, Ellen Andresen y Guadalupe Williams- Linera por las correcciones de este documento y el tiempo que le dedicaron.

Gracias a todos los que se metieron a la selva a medir árboles y llenarse de piquetes de mosco (Chris, Pavka, Ivu, Gabee, Moy, Ise y Joel). Gracias Chris por ayudarme a localizar mis sitios y enseñarme el misterioso mundo de la selva cozumeleña. Gracias Pavka por aprender juntos a identificar plantas y compartir muchos aspectos de esta tesis. Y muy especialmente a mis fieles ayudantes de campo y de vida, Ivu y Gabee, gracias por siempre estar presente en mis tesis y en todo lo que hago.

Gracias a todos los que hemos compartido aventuras cozumeleñas (Chris, Chechi, Chucho, Rodri, Thor, Pavka, Rafa, Gabee, Ivu y Elisa) porque gracias a ustedes esta tesis fue muy divertida. Gracias Lazy Lizard por ser el medio de transporte más simpático.

Gracias Elisa y Gabita por toda su asesoría académica, por sus comentarios y contribuciones a esta tesis.

Gracias a mis amigos del CIEco (Moy, Ise, Toñi, Pablo, Auro, Adrianita, y Cris) por compartir los traumas generados en la maestría y por hacer mi estancia más divertida durante estos años.

Gracias Jose por impulsarme en muchos de mis proyectos pero sobre todo por tu amistad y confianza.

CONTENIDO

Resumen.....	i
Abstract.....	ii
1. Introducción.....	1
2. Métodos.....	4
2.1 Área de estudio.....	4
2.2 Diseño experimental.....	8
2.2.1 Comunidad de árboles (≥ 1 cm DAP).....	8
2.2.2 Efecto de borde sobre los árboles muertos	8
2.3 Análisis estadístico.....	11
3. Resultados.....	14
3.1 Efecto de borde sobre la comunidad de árboles.....	14
3.2 Efecto de borde sobre las especies leñosas más comunes.....	17
3.2.1 <i>Manilkara zapota</i>	17
3.2.2 <i>Nectandra salicifolia</i>	19
3.2.3 <i>Coccoloba diversifolia</i>	21
3.2.4 <i>Metopium brownei</i>	23
3.2.5 <i>Calliandra belizensis</i>	25
3.3 Efecto de borde sobre los árboles policaulescentes.....	28
3.4 Efecto de borde sobre los árboles muertos.....	30
4. Discusión.....	32
4.1 Efecto de borde sobre la comunidad de árboles.....	33
4.2 Efecto de borde sobre las especies leñosas más comunes.....	34
4.3 Efecto de borde sobre los árboles policaulescentes.....	37
4.4 Efecto de borde sobre los árboles muertos.....	39
5. Conclusiones.....	40
6. Literatura citada.....	42

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Principales tipos de vegetación y otros usos de suelo de la Isla Cozumel.....	6
Figura 2. Fotografía aérea de la parte central de la Isla Cozumel.....	8
Figura 3. Diseño de muestreo.....	10
Figura 4. Especies leñosas más comunes de los sitios estudiados de la selva mediana subcaducifolia de la Isla Cozumel.....	13
Figura 5. Densidad de la comunidad de árboles por categorías de distancia al borde y de tamaño de acuerdo con el diámetro a la altura del pecho (DAP).....	15 y 16
Figura 6. Densidad de <i>Manilkara zapota</i> por categorías de distancia al borde y de tamaño de acuerdo con el diámetro a la altura del pecho (DAP).....	18
Figura 7. Área basal y densidad total de <i>Manilkara zapota</i>	19
Figura 8. Densidad de <i>Nectandra salicifolia</i> por categorías de distancia al borde y de tamaño de acuerdo con el diámetro a la altura del pecho (DAP).....	20
Figura 9. Área basal y densidad total de <i>Nectandra salicifolia</i>	21
Figura 10. Densidad de <i>Coccoloba diversifolia</i> por categorías de distancia al borde y de tamaño de acuerdo con el diámetro a la altura del pecho (DAP).....	22
Figura 11. Área basal y densidad total de <i>Coccoloba diversifolia</i>	23
Figura 12. Densidad de <i>Metopium brownei</i> por categorías de distancia al borde y de tamaño de acuerdo con el diámetro a la altura del pecho (DAP).....	24
Figura 13. Área basal y densidad total de <i>Metopium brownei</i>	25
Figura 14. Densidad de <i>Calliandra belizensis</i> por categorías de distancia al borde y de tamaño de acuerdo con el diámetro a la altura del pecho (DAP).....	27
Figura 15. Área basal y densidad total de <i>Calliandra belizensis</i>	28
Figura 16. Densidad de árboles con distinto número de tallos.....	29
Figura 17. Densidad de árboles muertos a diferentes distancias del borde.....	31
Figura 18. Proporción de árboles vivos y muertos.....	32

RESUMEN

La pérdida de hábitat y la fragmentación son las principales amenazas para la biodiversidad en todos los ecosistemas terrestres. Una de las consecuencias de la fragmentación es la creación de bordes en los que la vegetación original remanente queda expuesta a un ambiente hostil. Entre las actividades humanas que producen un efecto de borde se encuentran la apertura de caminos y carreteras que pueden tener un efecto negativo sobre la estructura de la vegetación. El objetivo de este estudio fue determinar si el impacto de la apertura de caminos sobre la estructura de la vegetación de la selva mediana subcaducifolia en la Isla Cozumel depende de la exposición al número de bordes y de la distancia del borde hacia el interior del bosque remanente. Los caminos están dispuestos en forma de “esqueleto de pescado”, de tal manera que la vegetación queda expuesta a uno (borde lineal) o a dos bordes (esquina). Dentro de este sistema, se eligieron seis sitios de 30 ha (500 × 600 m); se registró el número de árboles (≥ 1 cm DAP), la densidad de árboles policaulescentes y muertos (árboles caídos y muertos en pie) en tres distintas categorías de distancia (0-10, 25-50 y 100-250 m) desde un borde lineal y uno de esquina. La magnitud del efecto de borde sobre la comunidad de árboles varió de acuerdo con el tamaño diamétrico de los individuos. La densidad disminuyó conforme aumentó la categoría de tamaño y aumentó en cada una de las categorías conforme aumentó la distancia al borde. Se seleccionaron las cinco especies leñosas más abundantes (*Nectandra salicifolia*, *Calliandra belizensis*, *Manilkara zapota*, *Coccoloba diversifolia* y *Metopium brownei*) para analizar la exposición al tipo de borde y la distancia al borde sobre la densidad de éstas. La incidencia (presencia/ausencia) y densidad de las especies estuvo afectada por la exposición al tipo de borde de acuerdo con el tamaño de los individuos y la especie. Las especies características de bosque primario (*N. salicifolia* y *M. zapota*) mostraron una baja regeneración cerca de los bordes, mientras que las especies características de hábitat alterados (*C. belizensis*, *C. diversifolia* y *M. brownei*) fueron comunes cerca de los bordes, especialmente en las esquinas. Para *C. belizensis* el área basal aumentó significativamente en los bordes lo cual coincide con la teoría de que el área basal de las especies sucesionales aumenta en sitios perturbados. Los árboles con un solo tallo respondieron significativamente al efecto de la distancia y del tipo de borde; aumentaron conforme aumentó la distancia al borde. La densidad de los árboles muertos en pie y caídos no siguió el patrón esperado, pero en ambos casos se observó un aumento a los 25 m. Estos resultados sugieren que la creación de caminos puede cambiar la composición y la estructura de la vegetación de la selva mediana en la Isla Cozumel.

ABSTRACT

Habitat loss and fragmentation are the most important threats for the maintenance of biodiversity in all terrestrial ecosystems. One of the consequences of fragmentation is the creation of “forest edges” where the original vegetation is exposed to a hostile environment. Road creation is an important human activity that originates edge effects and it could have negative effects on the forest structure. The objective of his study was to determine if the road creation impact on the vegetation structure of the tropical subdeciduous forest at Cozumel Island depends of the exposition to different number of edges and of the distance to the edge. The roads are arranged in a grid similar to a fish bone, so the vegetation is exposed to one (linear edge) or two edges (corner edge). We selected six sites of 30 ha (500 × 600 m); we registered the number of stems (≥ 1 cm DBH), the density of the policaulescent trees and of the dead trees (died standing trees and fallen trees) at three distance categories (0-10, 25-50, 50-100 m) from linear and angular forest edges. The magnitude of the edge effect on the tree community varied according to the diameter size of the individuals. Tree density diminished when diameter size increased, and it increased in each size category with the distance to the edge. Thereafter, we selected the five most abundant woody species and registered their density at each distance category (*Nectandra salicifolia*, *Calliandra belizensis*, *Manilkara zapota*, *Coccoloba diversifolia* and *Metopium brownei*). In general individuals within small size categories were more abundant close to the forest edges; whereas individuals in large size categories were more abundant towards forest interiors, being these differences greater in sites exposed to two edges. The incidence (presence/absence) and abundance of the most abundant species was affected by edge exposure according to size class and species. Species characteristic of primary forests (*N. salicifolia* and *M. zapota*) showed low or not regeneration close to forest edges, whereas those characteristic of disturbed habitats (*C. belizensis*, *C. diversifolia*, and *M. brownei*) were common close to forest edges especially at forest corners. The basal area of *C. belizensis* increased significantly at the edges in accordance with the theory of the successional species which basal area increased in disturbed areas. The trees with a single stem responded significantly to the distance and edge effect, they increased according with the distance to the edge. The density of died standing and fallen trees didn't follow the expected pattern, but in both cases we observed an increase at 25 m. These results suggest that the creation of roads could change the vegetation composition and structure of the tropical subdeciduous forest at Cozumel Island.

1. INTRODUCCIÓN

La pérdida de hábitat y la fragmentación de los bosques son las principales amenazas para el mantenimiento de la biodiversidad en todos los ecosistemas terrestres (Bierregaard *et al.* 2001). Una de las consecuencias de la fragmentación por actividades humanas es la creación de bordes, en los que la vegetación original remanente queda expuesta a un ambiente hostil (Andrén 1994, Fahrig 1997, Yanher 1998). Estas actividades incluyen, entre otras, la urbanización, la agricultura, la ganadería, la explotación forestal intensiva y la apertura de caminos (Riswan y Hartanti 1995, Siegenthaler *et al.* 2000, Harper *et al.* 2005).

El área de influencia y el efecto de los caminos no se limitan únicamente a la superficie ocupada por el camino, sino que se extienden hacia un área mucho más grande, ya que los caminos dividen el hábitat, alteran la estructura de la vegetación, causan la fragmentación del paisaje (Seiler y Eriksson 1995, Forman y Alexander 1998, Laurance 2006) y pueden tener un efecto negativo sobre la biodiversidad (Goosem y Turton 2000, Forman *et al.* 2003).

La creación de caminos hace susceptible al hábitat remanente al “efecto de borde”. El efecto de borde se puede definir como la interacción entre dos ecosistemas adyacentes separados por una transición abrupta (*sensu* Murcia 1995). Los bordes son el área más alterada de un hábitat remanente, y los efectos de borde pueden propagarse cientos de metros hacia el interior del hábitat remanente (Curran *et al.* 1999, Laurance 2000, Peters 2001). Los efectos de borde pueden ser abióticos y bióticos. Los factores abióticos involucran modificaciones en el microambiente de los bordes (Kapos 1989, Camargo y Kapos 1995), tales como la incidencia de luz, humedad del suelo y aire, temperatura, viento y fuegos (Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003a). El establecimiento y la composición de especies de plantas pueden verse afectados por estos cambios físicos. Entre los efectos bióticos de la creación de bordes están los cambios en la composición y estructura de la vegetación (Janzen 1983, Laurance *et al.* 1997, Malcolm 1994,

2001, Williams-Linera *et al.* 1998, Scariot 1999, Lovejoy *et al.* 2001) y comunidades animales asociadas (Forman y Alexander 1998, Trombulak y Frisell 2000), la disminución en la abundancia de plántulas de árboles y palmeras, el bajo desempeño de las plántulas (Benítez-Malvido 1998, 2001), modificaciones en la densidad del follaje (Malcolm 1994) y un drástico aumento en la mortalidad de los árboles de mayor porte (Lewis 1998, Laurance *et al.* 2000). También existen los efectos biológicos indirectos que incluyen cambios en interacciones entre especies, como los cambios en los niveles de herbivoría (Dirzo y Miranda 1991, Benítez-Malvido 1998, 2001, Benítez-Malvido y Lemus-Albor 2005), la depredación y dispersión de semillas (Klein 1989, Burkey 1993, Andresen 2003) y la interacción planta-polinizador (Aizen y Feinsinger 1994a y b). La magnitud del efecto de borde depende del tamaño, la forma y la orientación del fragmento o vegetación remanente, así como de la matriz que los rodea (Andrén 1994, Murcia 1995, Mesquita *et al.* 1999, Fahrig 2003).

La estructura y la composición de la vegetación están entre los componentes más importantes del bosque, ya que la vegetación es el hábitat de muchos animales y mantiene muchos procesos ecológicos; y sus respuestas a la influencia del borde se pueden manifestar en el incremento de la diversidad y la abundancia de árboles juveniles, hierbas y arbustos, y cambios en la composición de especies (Harper *et al.* 2005). Por ejemplo, la densidad de árboles policaulescentes (tallos múltiples) es mayor en sitios expuestos a fenómenos naturales (huracanes) y actividades humanas (Dunphy *et al.* 2000, Van Bloem *et al.* 2005, Van Bloem *et al.* 2007). La reproducción vegetativa (desarrollo de muchos tallos) compensa la falta de regeneración de plántulas en sitios perturbados (Johnston y Lacey 1983). La mortalidad de árboles afecta la estructura demográfica y física de los bosques tropicales (Lovejoy *et al.* 2001). Además, los cambios en la estructura de la vegetación alteran la abundancia y comportamiento de

los depredadores nativos y exóticos cerca de los bordes (Adams y Geis 1983, Arnold y Weeldenburg 1990, May y Norton 1996).

En muchos casos se ha visto que los efectos de borde pueden ser aditivos, siendo más drásticos en las esquinas y en fragmentos pequeños (Malcolm 1994, 2001). Estudios realizados en Manaus, Brasil, dentro del Proyecto Dinámica Biológica de Fragmentos Forestales (PDBFF), muestran que cuanto mayor es el número de bordes, menor es el número de especies de plántulas reclutadas además, es más denso el follaje (Malcolm 1994), son más marcados los cambios microambientales (Kapos 1989) y hay mayor mortalidad de árboles (Laurance 1997, 2001; Lewis 1998). Sin embargo, existe la necesidad de ampliar la información en cuanto a la estructura y la composición de la vegetación y la abundancia de especies exóticas,

La gran mayoría de los estudios del efecto de la creación de bordes sobre diferentes componentes de la biota, incluyendo a la vegetación, se han llevado a cabo en el continente, siendo la información sobre los efectos de la creación de bordes en la biota de sistemas insulares sumamente limitada. Además, los pocos estudios sobre el efecto de la exposición a diferente número de bordes se han realizado en la selva amazónica y no se sabe si este efecto varía de acuerdo con el tipo de vegetación, sobre todo en sistemas donde existen barreras geográficas que limitan el flujo de propágulos, como podría ser una isla.

El estudio de sistemas insulares es de gran importancia por su contribución a la diversidad biológica global. Debido a su aislamiento geográfico, presentan altos grados de endemismos de flora y fauna (Martínez-Morales 1996, Cuarón *et al.* 2004, Walter 2004) y resultan más vulnerables ya que las especies isleñas son altamente susceptibles a la extinción debido a dicho aislamiento y al reducido tamaño de sus poblaciones (MacPhee y Fleming 1999, Forman y Alexander 1998, Heilman *et al.* 2002). La Alianza para la Cero Extinción (AZE por sus siglas en inglés) reconoce a Cozumel como sitio prioritario para la conservación de especies amenazadas

que encuentran en ella su refugio (AZE 2005). La cubierta vegetal de las islas de la Península de Yucatán es de gran importancia, ya que sirve de estación para el anidamiento de diferentes aves marinas y terrestres que emigran hacia Centro y Sudamérica (Flores 1992).

El presente estudio se llevó a cabo en la Isla Cozumel, dentro del proyecto “Ecología y Manejo para la Conservación de una Biota Endémica Insular Críticamente Amenazada”. En Cozumel se han abierto caminos en la parte central de la isla para uso de la Comisión de Agua Potable y Alcantarillado (CAPA). El objetivo de este estudio fue determinar si el impacto de la apertura de caminos sobre la estructura de la vegetación de la selva mediana subcaducifolia en la Isla Cozumel depende de la exposición al número de bordes y de la distancia desde el borde hacia el interior del bosque. En este estudio, las variables de respuesta ante la influencia a la exposición al borde son la estructura de la vegetación (densidad, tamaño diamétrico y área basal) y la densidad de árboles policaulescentes y árboles muertos.

2. MÉTODOS

2.1 Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Isla Cozumel, Quintana Roo, México. La isla es un bloque de piedra caliza coralina de 486 km², localizado a 17.5 km al noreste de la costa de la Península de Yucatán, en el Mar Caribe (20° 16' a 20° 26' N y 86° 44' a 87° 02' W) (Martínez-Morales 1996). La temperatura media anual es de 25.5°C y la precipitación total anual promedio es de 1,505 mm (INEGI 1994). El clima es cálido húmedo moderado, el periodo más cálido va de mayo a septiembre, mientras que la llegada de vientos fríos provenientes del norte ocasiona que el período más frío sea de diciembre a febrero. La distancia anual de lluvias es irregular; durante los meses más cálidos llegan vientos que ocasionan lluvias provenientes del Mar Caribe y el Océano Atlántico; julio y agosto son los meses con mayor precipitación debido a la formación de tormentas tropicales y huracanes. De noviembre a enero hay un período de lluvias de menor intensidad que llegan con los vientos del norte (Martínez-Morales 1996). Los huracanes constituyen uno de los disturbios naturales más importantes que afectan la estructura y la composición de la vegetación en la región del Caribe (Brokaw y Walker 1991, Patiño-Conde 2007). La incidencia de huracanes en la isla es de uno cada 10 años; en los últimos años Cozumel ha sido golpeada por varios huracanes de gran intensidad (Gilberto en 1988, Roxanne en 1995, Emily y Wilma en 2005) (SMN 2005). Estos provocan graves destrozos e inundaciones en la isla, causando alteraciones en el ecosistema (Sánchez e Islebe 1999) y afectando las poblaciones de la fauna local (Perdomo-Velázquez 2006).

La Isla Cozumel representa el 1% del área total del estado de Quintana Roo y su flora representa aproximadamente 40% de la reportada para todo el estado (Tellez-Valdés y Cabrera-Cano 1987). Los principales tipos de vegetación son selva mediana subcaducifolia, selva baja subcaducifolia, manglares, pantanos y vegetación costera (Martínez-Morales 1996; Figura 1).

Casi el 90% de la isla está cubierta por vegetación natural (Romero-Nájera 2004). La vegetación secundaria se presenta en áreas con perturbación natural (causada por huracanes) y zonas influenciadas por la actividad humana, como tierras agrícolas o ganaderas abandonadas (Tellez-Valdés y Cabrera-Cano 1987).

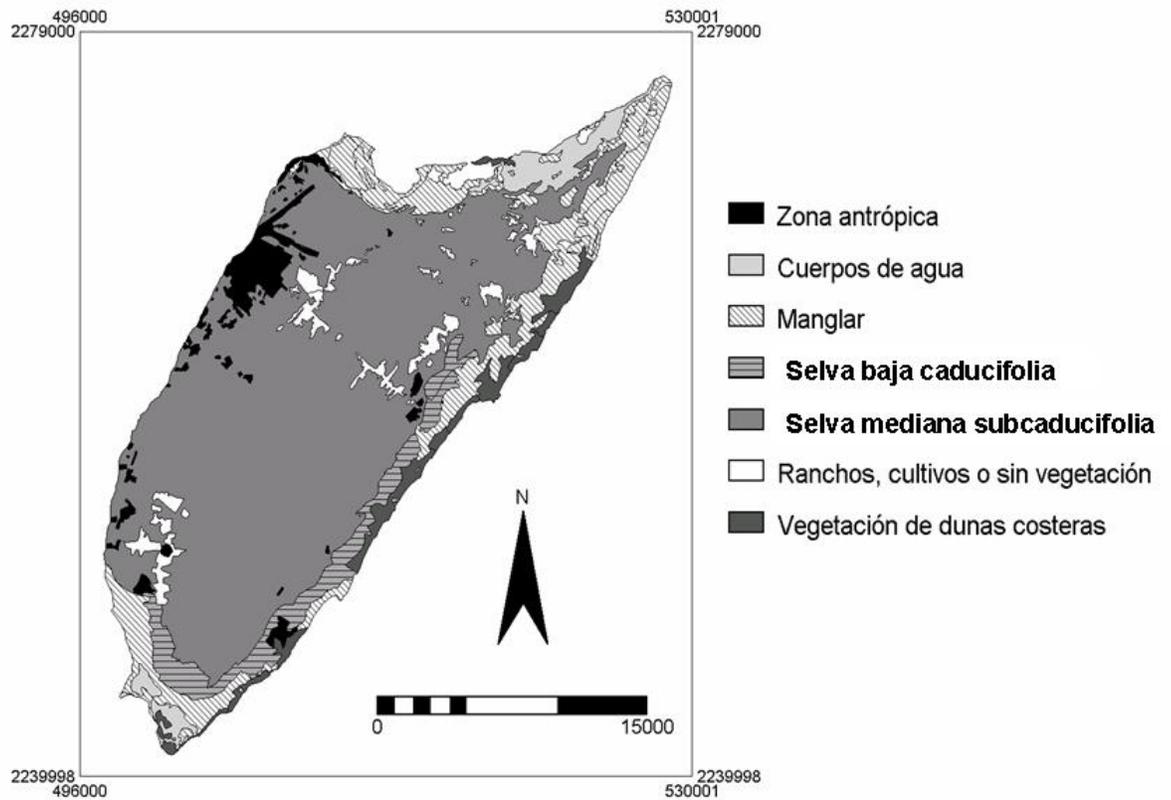


Figura 1. Principales tipos de vegetación y otros usos de suelo de la Isla Cozumel (Coordenadas UTM, Datum NAD27) (Romero-Nájera 2004).

El área de estudio está localizada en la zona de selva mediana subcaducifolia, la cual ocupa un área de 310.51 km², equivalente a 65% del total de la superficie de la isla Cozumel (Romero-Nájera 2004). Este tipo de vegetación se constituye por varios estratos arbóreos entre 8-

25 m de altura, un estrato arbustivo, gran cantidad de trepadoras y epifitas y un sotobosque herbáceo reducido. Alrededor del 75% de las especies arbóreas son caducifolias. Los suelos sobre los que se desarrolla esta vegetación son calizos con roca aflorante, relativamente poca materia orgánica y sequedad edáfica (Cabrera *et al.* 1983). Algunas de las especies dominantes son *Gliricidia sepium* (cocoite), *Eugenia* sp., *Lonchocarpus xuul*, *Neea* sp., *Coccoloba diversifolia*, *Diospyros salicifolia* (silil), *Psidium* sp., *Manilkara zapota* (sak-yá, zapote de monte, chicozapote o chicle), *Bursera simaruba* (chakaa), *Calliandra belizensis* (barbas de viejo), *Metopium brownei* (chechem), *Vitex gaumeri* (ya'axnik), *Lysiloma latisiliqua* (tzalam) y *Mastichodendron foetidissimum* (caracolillo) (Tellez-Valdés y Cabrera-Cano 1987, Martínez-Morales 1996, Patiño-Conde 2007, Barillas-Gómez datos no publicados). La comunidad de lianas es un componente vegetal importante en la isla. Las lianas son abundantes, aunque contribuyen con poca biomasa al total de la vegetación, probablemente debido a que sus tallos tienen diámetros pequeños (0.5 - 2 cm) a causa de los disturbios constantes como los huracanes (Patiño-Conde 2007).

El turismo es la principal actividad económica de Cozumel y ha causado un gran aumento en su población (Martínez-Morales 1996). La población actual de Cozumel es de 73,193 habitantes (Gobierno del Estado de Quintana Roo 2006). El desarrollo urbano fomenta la construcción de caminos y carreteras para el transporte. Cozumel cuenta con una carretera transversal pavimentada de aproximadamente 65 km y una red de más de 200 km de caminos. En la parte central de la isla se han abierto caminos para la instalación de pozos de agua por parte de la Comisión de Agua Potable y Alcantarillado (CAPA). El ancho aproximado de estos caminos es de 3 m y una longitud de 8 km, éstos tienen su inicio en la carretera transversal y están atravesados por caminos secundarios (1 km de longitud) cada 500 m (Figura 2). De tal manera que dichos caminos están dispuestos en forma de “esqueleto de pescado” y la vegetación queda expuesta a uno (borde lineal) o dos bordes (esquina) (Figura 3a).

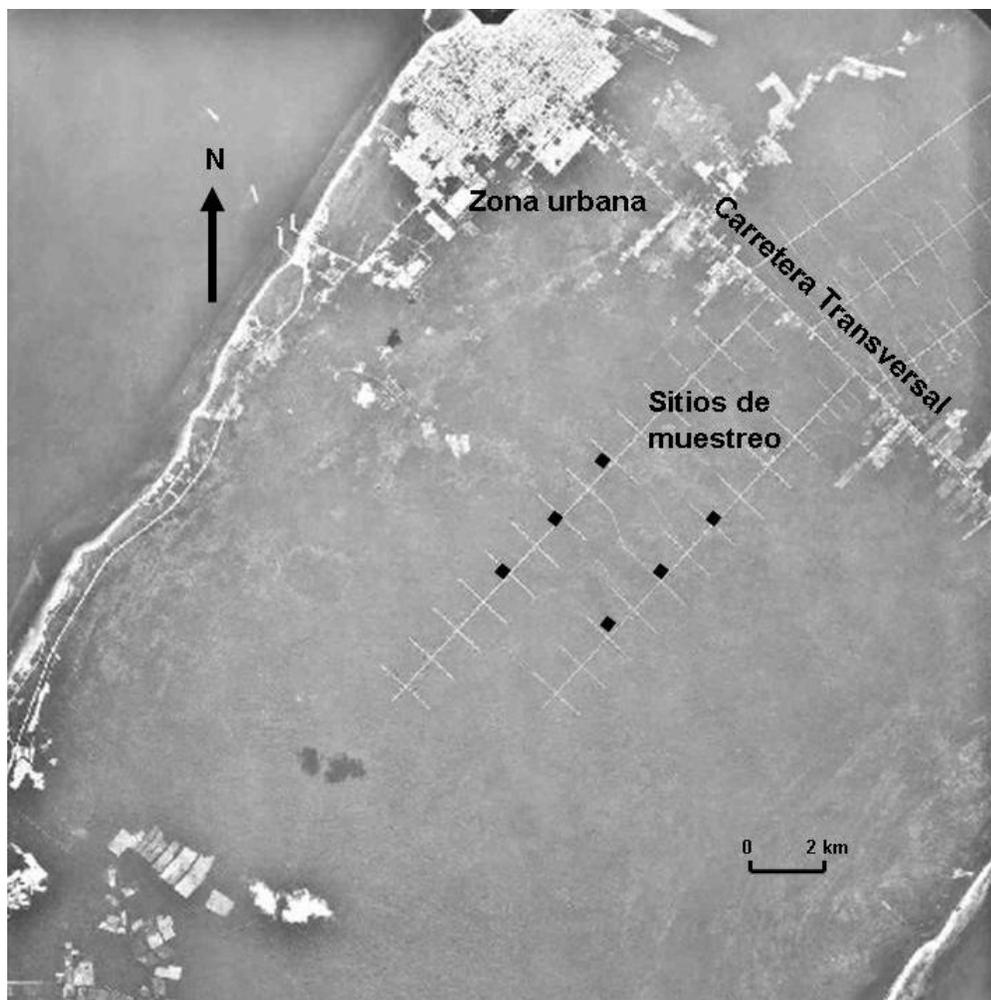


Figura 2. Fotografía aérea de la parte central de la Isla Cozumel (Fortes-Corona 2004).

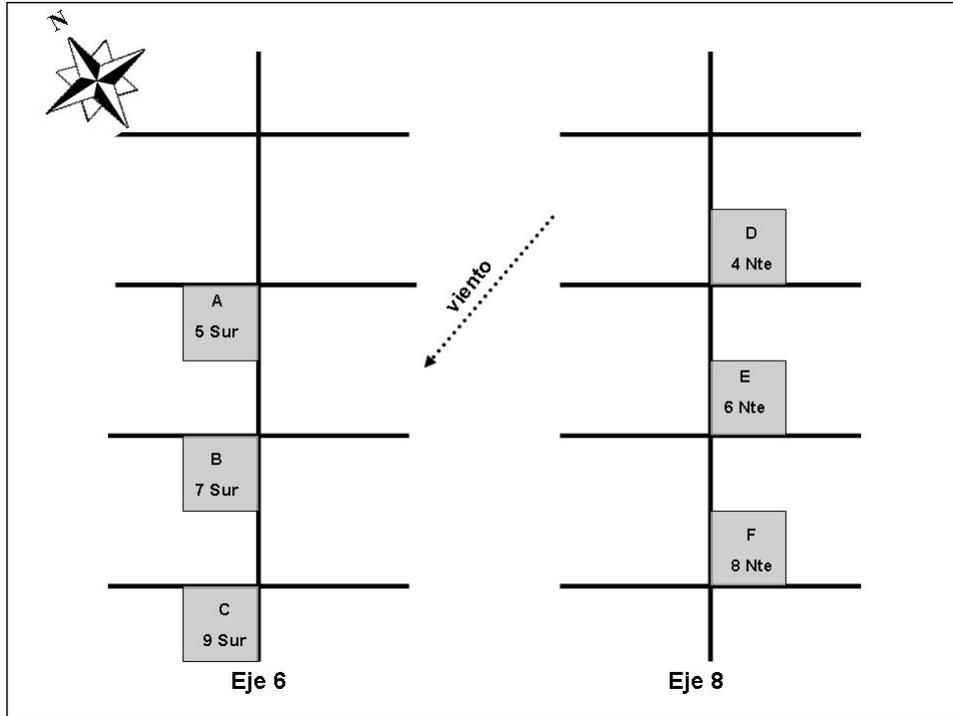
2.2 Diseño experimental

2.2.1 Comunidad de árboles (≥ 1 cm DAP)

Dentro del sistema reticular de caminos se eligieron seis sitios (A, B, C, D, E y F) de 30 ha cada uno (500×600 m); tres sitios en dirección noreste (A, B y C) y tres en dirección suroeste (D, E y F). En cada uno de esos sitios se establecieron dos transectos de 250 m hacia el interior del bosque (centro). Un transecto se colocó con exposición a un solo borde (lineal) y el otro se colocó diagonalmente con exposición a dos bordes (esquina). En cada transecto se colocaron parcelas de 25 m^2 (5×5 m) a distancias perpendiculares de 0, 10, 25, 50, 100 y 250 m de ambos

bordes (Figura 3b), por lo cual, los transectos se cruzan a los 250 m. Debido a lo anterior y a que los muestreos realizados a 250 m son considerados como controles, ya que se supone representan un área relativamente libre de efecto de borde (Sizer y Tanner 1999), a esta distancia se colocó únicamente una parcela por sitio. Se hicieron tres categorías de distancia: de 0-10 m, 25-50 m, y de 100-250 m del borde; por lo cual la densidad se reporta en 50 m^2 . Las distancias se agruparon en categorías porque las variables respondieron de forma similar para cada par de distancias.

a)



b)

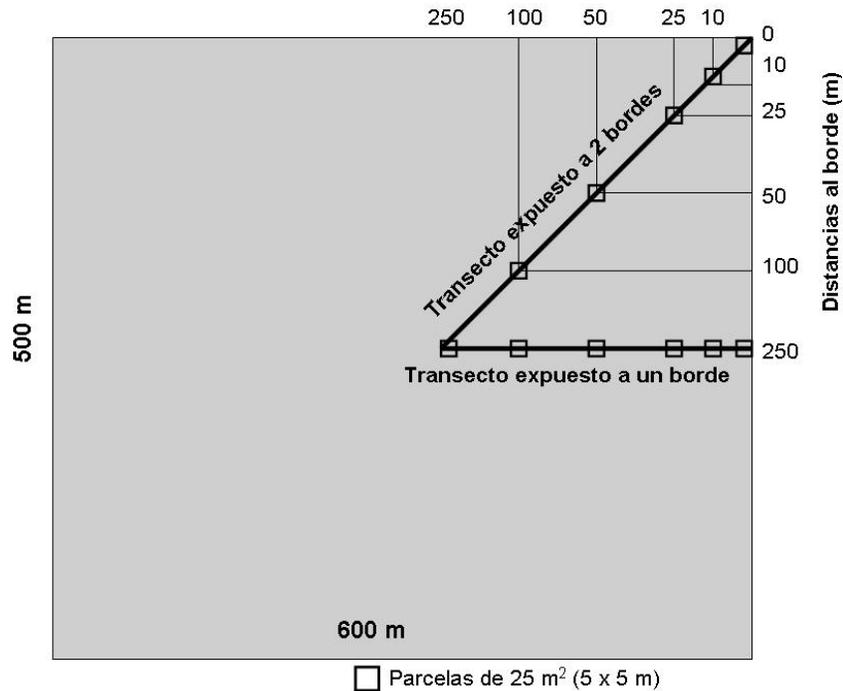


Figura 3. Diseño de muestreo dentro de seis sitios, donde: a) Sitios con dirección noreste (A, B y C) y sitios con dirección suroeste (D, E y F) y b) En cada uno de ellos se establecieron dos transectos de 250 m hacia el interior del bosque. Un transecto está expuesto a un solo borde (lineal) y el otro está expuesto a dos bordes (esquina). El muestreo consiste en parcelas de 25 m² en cada distancia; en tres categorías: 0-10 m, 25-50 m, y 100-250 m del borde.

Dentro de cada parcela se marcaron e identificaron hasta nivel de especie o morfoespecie todos los árboles, considerando únicamente a los individuos con diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 1 cm, ya que este tamaño es el más común de este tipo de vegetación (Segura *et al.* 2003). Se registraron el DAP y la altura de cada individuo. Se agruparon los datos en categorías de tamaño, de acuerdo con el DAP, de todos los individuos registrados: $\geq 1-3$, $> 3-5$, $> 5-10$, y > 10 cm. De todas las especies registradas se eligieron las cinco especies más abundantes en las parcelas de muestreo para observar el efecto de borde sobre la estructura de especies particulares. También se registró la densidad de árboles policaulescentes, considerando a un árbol policaulescente como un individuo que tiene más de un tallo y se comparó con la densidad de los árboles con un solo tallo.

2.2.2 Efecto de borde sobre los árboles muertos

A las mismas categorías de distancia (0-10, 25-50, 100-250 m) de todos los transectos y dentro de cada una de las parcelas se registró el número de árboles muertos, considerando los árboles caídos y los árboles muertos en pie. Un individuo se registró como árbol caído cuando su raíz o más de 50% de su volumen estaban dentro de la parcela establecida. Además, se analizó la proporción de árboles vivos (> 10 cm DAP). Se utilizó esta categoría de tamaño porque esta categoría daba mayor certeza de clasificar a los individuos como vivos o muertos. El conteo total de los árboles muertos se llevó a cabo antes de la llegada del huracán Emily (julio 2005).

2.3 Análisis Estadístico

Los datos fueron analizados a través de modelos lineales generalizados para análisis anidados utilizando el paquete estadístico GLIM (Crawley 1993). Debido a que los datos son conteos, se

utilizó el error Poisson y la devianza se aproximó a una distribución de χ^2 (Crawley, 1993). Las diferencias en densidad para toda la comunidad de árboles fueron analizadas por categoría de tamaño diamétrico ($\geq 1-3$, $> 3-5$, $> 5-10$, y > 10 cm) con dos factores: exposición al borde (un borde y dos bordes) y distancia dentro de borde (0-10, 25-50 y 100-250 m). Se hizo lo mismo con la densidad de las cinco especies más comunes encontradas en los sitios de estudio (*Nectandra salicifolia*, *Calliandra belizensis*, *Manilkara zapota*, *Coccoloba diversifolia* y *Metopium brownei*) (Figura 4). Para las especies más comunes se obtuvo el área basal ($AB = \pi * r^2$) a partir del diámetro a la altura del pecho (DAP). Estos datos también se analizaron utilizando modelos lineales generalizados para análisis anidados con dos factores (exposición al borde y distancia dentro de borde); se utilizó el error normal porque se trata de variables continuas y por tanto la devianza corresponde a una distribución F (Crawley, 1993).

Se analizaron la densidad de los árboles policaulescentes y con un solo tallo, la de los árboles muertos (en pie y caídos) utilizando los mismos factores (exposición al borde y distancia dentro de borde) que para la densidad de la comunidad de árboles. Además se analizó la proporción de árboles vivos (> 10 cm DAP) y muertos (en pie y caídos); utilizando el error binomial y se aproximó a una distribución χ^2 (Crawley, 1993). En todos los casos, cuando alguno de los factores no fue estadísticamente significativo se eliminó del modelo total.



Manilkara zapota (chicozapote)



Nectandra salicifolia (aguacatillo)



Metopium brownei (chechem)



Coccoloba diversifolia (bob)



Calliandra belizensis (barbas de viejo)

Figura 4. Especies leñosas más comunes en los sitios estudiados de la selva mediana subcaducifolia de la Isla Cozumel. *Manilkara zapota* y *Nectandra salicifolia* son características de bosque primario. *Metopium brownei*, *Coccoloba divesifolia* y *Calliandra belizensis* son características de sitios perturbados.

3. RESULTADOS

3.1 Efecto de borde sobre la comunidad de árboles

En total se registraron 2021 individuos de árboles en 1650 m². La densidad de la comunidad de árboles, en relación a las categorías de tamaño, disminuyó conforme aumentó el diámetro de los individuos. Se registraron 1244 individuos con DAP \geq 1-3 cm, seguido de 379 individuos con DAP > 3-5 cm, 271 individuos con DAP > 5-10 cm, y finalmente 127 individuos con DAP > 10 cm.

El análisis anidado mostró un efecto significativo de la exposición al *borde* ($\chi^2 = 14.03$, gl = 1, $P < 0.001$) y de la *distancia dentro de borde* ($\chi^2 = 9.82$, gl = 4, $P < 0.05$) para la densidad de los individuos \geq 1-3 cm DAP, presentándose un mayor número de individuos en el borde lineal (Figura 5a). Para la categoría de DAP >3-5 cm no hubo efectos significativos de la exposición al *borde* y de la *distancia dentro de borde*, aunque se puede apreciar una mayor densidad hacia el interior de la selva (100-250 m del borde) (Figura 5b). Se encontró un efecto significativo de la *distancia dentro de borde* ($\chi^2 = 20.89$, gl = 5, $P < 0.001$) en la categoría de DAP > 5-10 cm, con un aumento en la densidad de individuos a partir de 25 m del borde (Figura 5c). Para los individuos de mayor tamaño (DAP > 10 cm), hubo un efecto de *distancia dentro de borde* sobre la densidad ($\chi^2 = 27.70$, gl = 5, $P < 0.001$), siendo ésta mucho menor cerca del borde (Figura 5d).

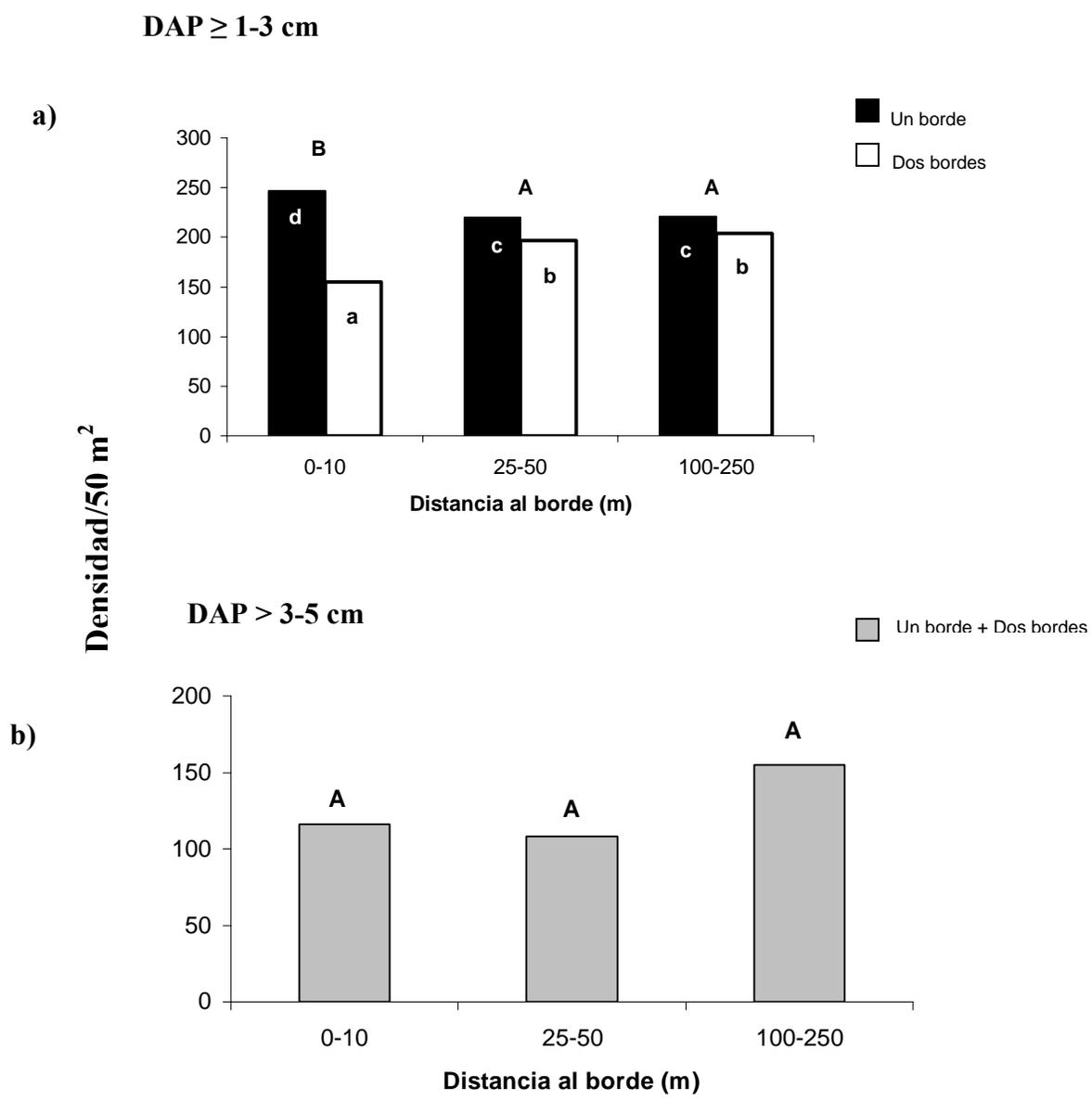


Figura 5. Densidad de la comunidad de árboles por categorías de distancia al borde y de tamaño de acuerdo con el diámetro a la altura del pecho (DAP). Las letras indican diferencias significativas; mayúsculas para el factor anidado distancia y minúsculas para el factor borde.

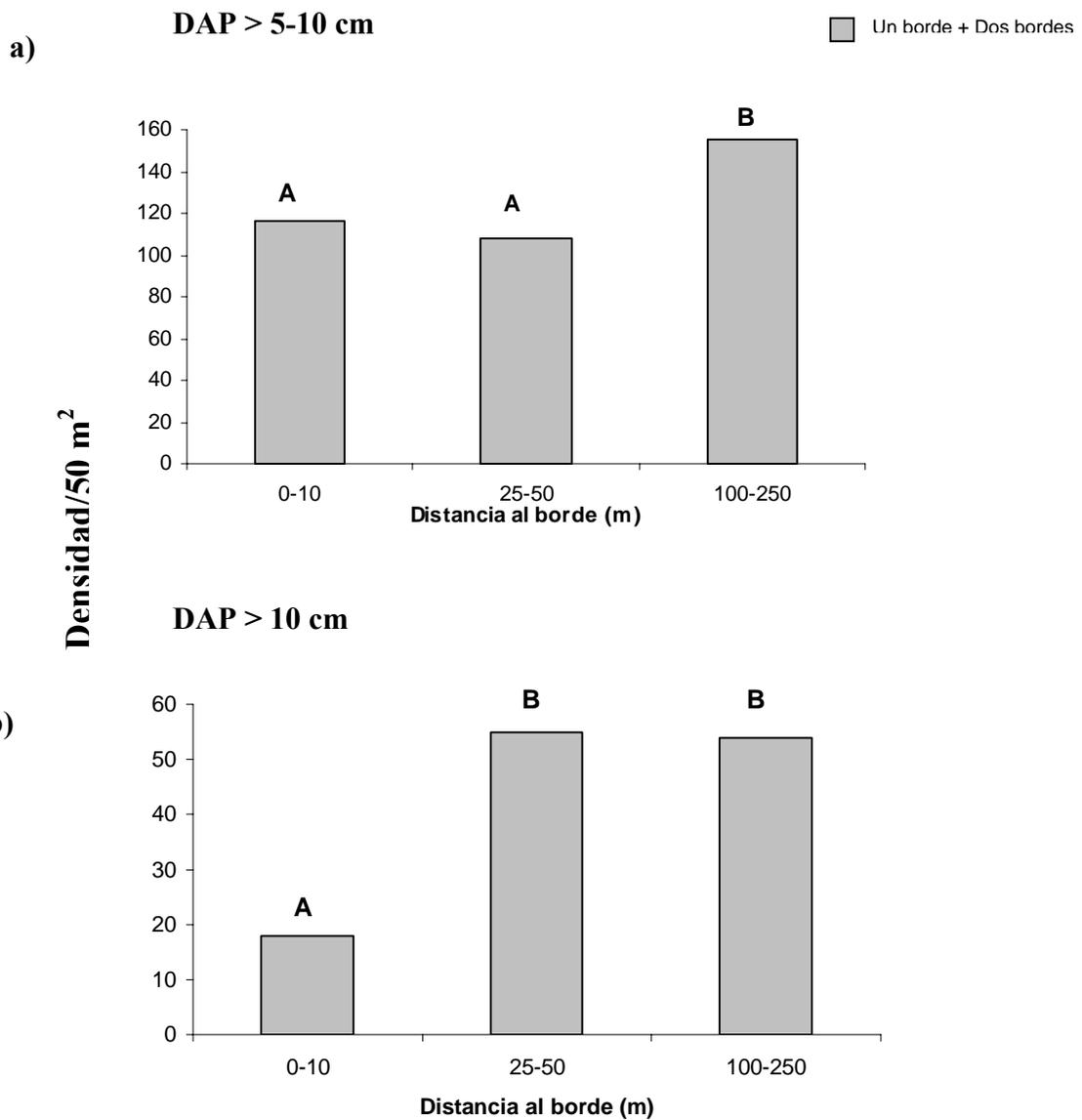


Figura 5. (Continúa) Densidad de la comunidad de árboles por categorías de distancia al borde y de tamaño de acuerdo con el diámetro a la altura del pecho (DAP). Las letras diferentes indican diferencias significativas; mayúsculas para el factor anidado distancia y minúsculas para el factor borde.

3.2 Efecto de borde sobre las especies leñosas más comunes

3.2.1 *Manilkara zapota*

La densidad total de *M. zapota* fue de 86 individuos en 1650 m². El análisis anidado mostró un efecto significativo de la *distancia dentro de borde* ($\chi^2 = 26.28$, gl = 5, $P < 0.001$; $\chi^2 = 16.11$, gl = 5, $P < 0.01$, respectivamente) para las categorías de diámetro menor ($\geq 1-3$ y $> 3-5$ cm). Entre 0-10 m de distancia hubo muy pocos individuos $\geq 1-3$ cm y ninguno $> 3-5$ cm; entre 25-50 m hubo un pico en la densidad, disminuyendo hacia una distancia de 100-250 m (Figura 6a y 6b). Para los individuos $> 5-10$ cm no hubo efectos significativos para ninguno de los dos factores. Los individuos > 10 cm tuvieron un efecto significativo de la exposición al *borde* ($\chi^2 = 6.2$, gl = 1, $P < 0.05$), habiendo individuos únicamente en el borde lineal (Figura 6c).

Hubo un efecto significativo de la exposición al *borde* ($F_{1,30} = 3.88$, $P < 0.025$) sobre el área basal de *Manilkara zapota*. Para las dos primeras categorías (0-10 y 25-50 m), el área basal fue mayor en los sitios con exposición a un solo borde. El análisis anidado mostró un efecto significativo de la *distancia dentro de borde* ($\chi^2 = 31.47$, gl = 5, $P < 0.001$) sobre la densidad. Hubo mayor número de individuos en la distancia de 25- 50 m del borde que en las otras distancias a lo largo de los transectos (Figura 7).

Manilkara zapota

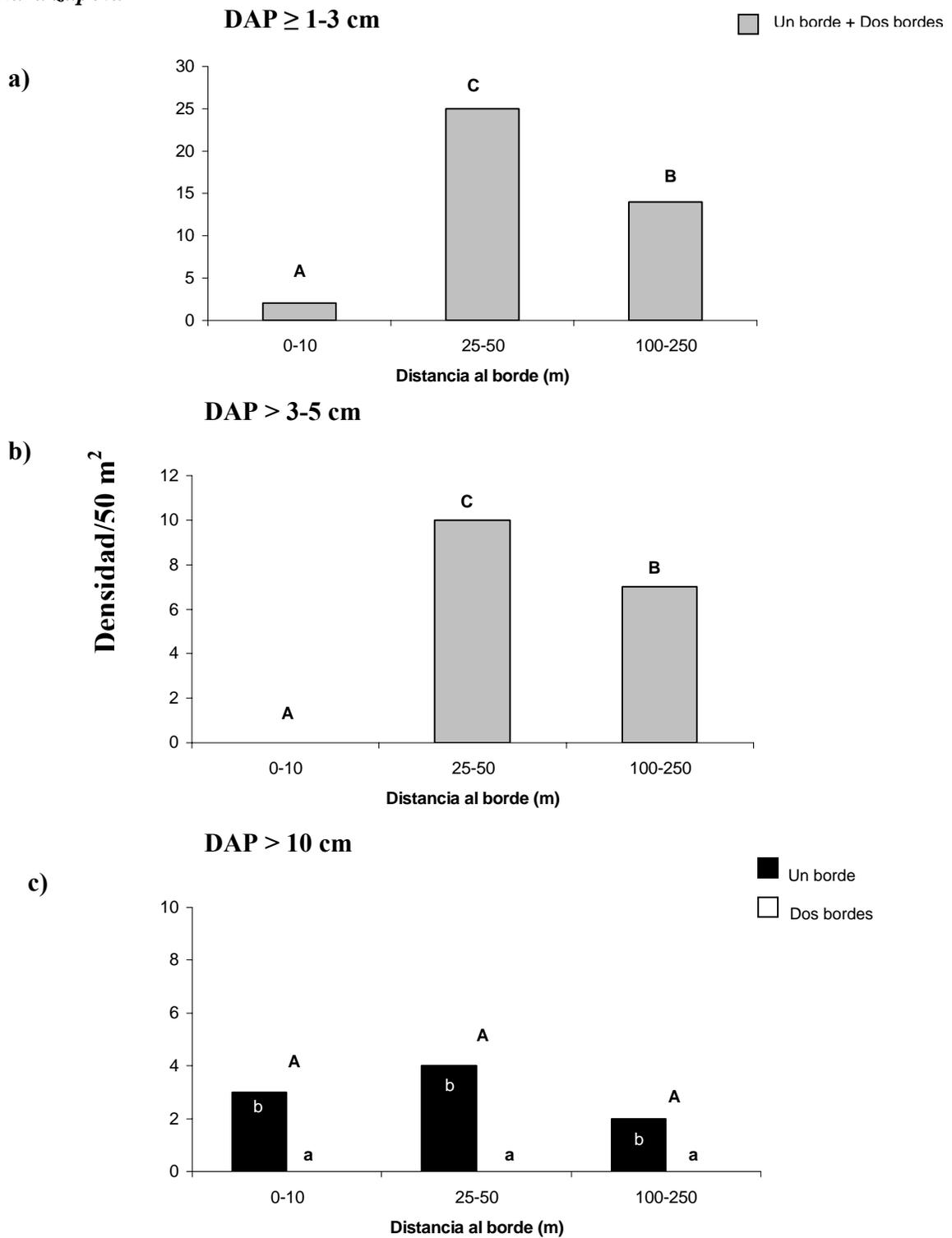


Figura 6. Densidad de *Manilkara zapota* por categorías de distancia al borde y de tamaño de acuerdo con el diámetro a la altura del pecho (DAP). Las letras diferentes indican diferencias significativas; mayúsculas para el factor anidado distancia y minúsculas para el factor borde.

Manilkara zapota

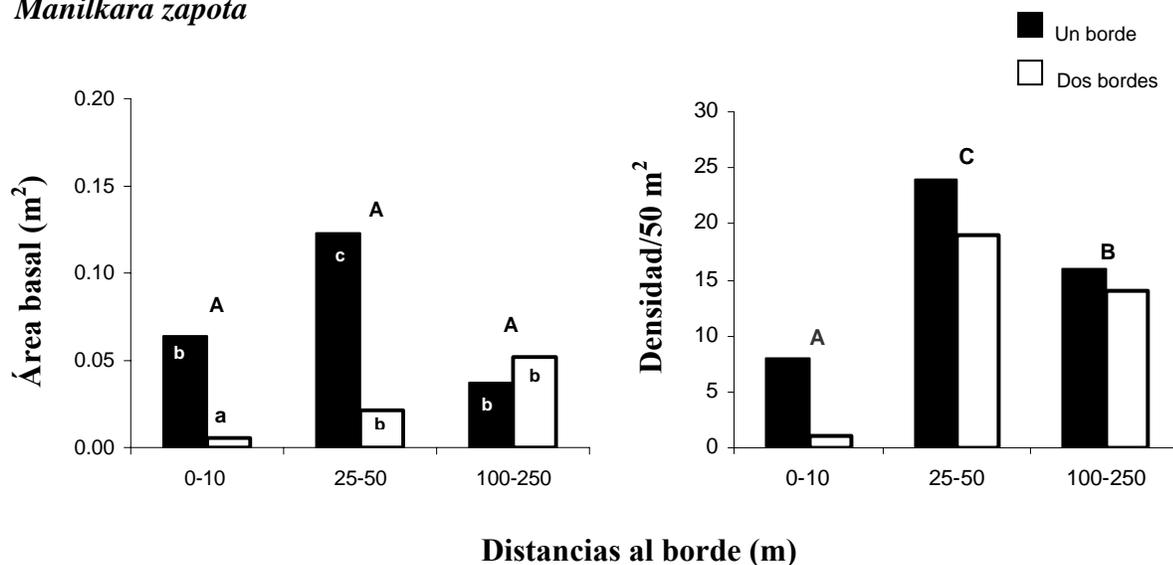


Figura 7. Área basal y densidad total de *Manilkara zapota*. Las letras diferentes indican diferencias significativas; mayúsculas para el factor anidado distancia y minúsculas para el factor borde.

3.2.2 *Nectandra salicifolia*

Esta especie fue la más abundante, con una densidad total de 380 individuos en 1650 m². El análisis anidado no mostró efecto significativo de la exposición al borde para las categorías de tamaño menores, $\geq 1-3$ y $> 3-5$ cm, pero sí de la *distancia dentro de borde* ($\chi^2 = 80.17$, gl = 5, $P < 0.001$; $\chi^2 = 33.15$, gl = 5, $P < 0.001$, respectivamente) siendo el número de individuos menor en los primeros 10 m (Figura 8a y 8b). Para los individuos $> 5-10$ cm no hubo ningún efecto.

Para esta especie no se observaron efectos significativos ni para la exposición al borde ni para la distancia dentro de borde sobre el área basal; aunque se observa una tendencia del área basal a aumentar conforme aumenta la distancia al borde. La *distancia dentro de borde* sí resultó significativa ($\chi^2 = 108.83$, gl = 5, $P < 0.001$) sobre la densidad total de *Nectandra salicifolia*; el número total de individuos fue significativamente menor entre 0 y 10 m del borde y aumentó en la categoría de distancia de 25-50 m (Figura 9).

Nectandra salicifolia

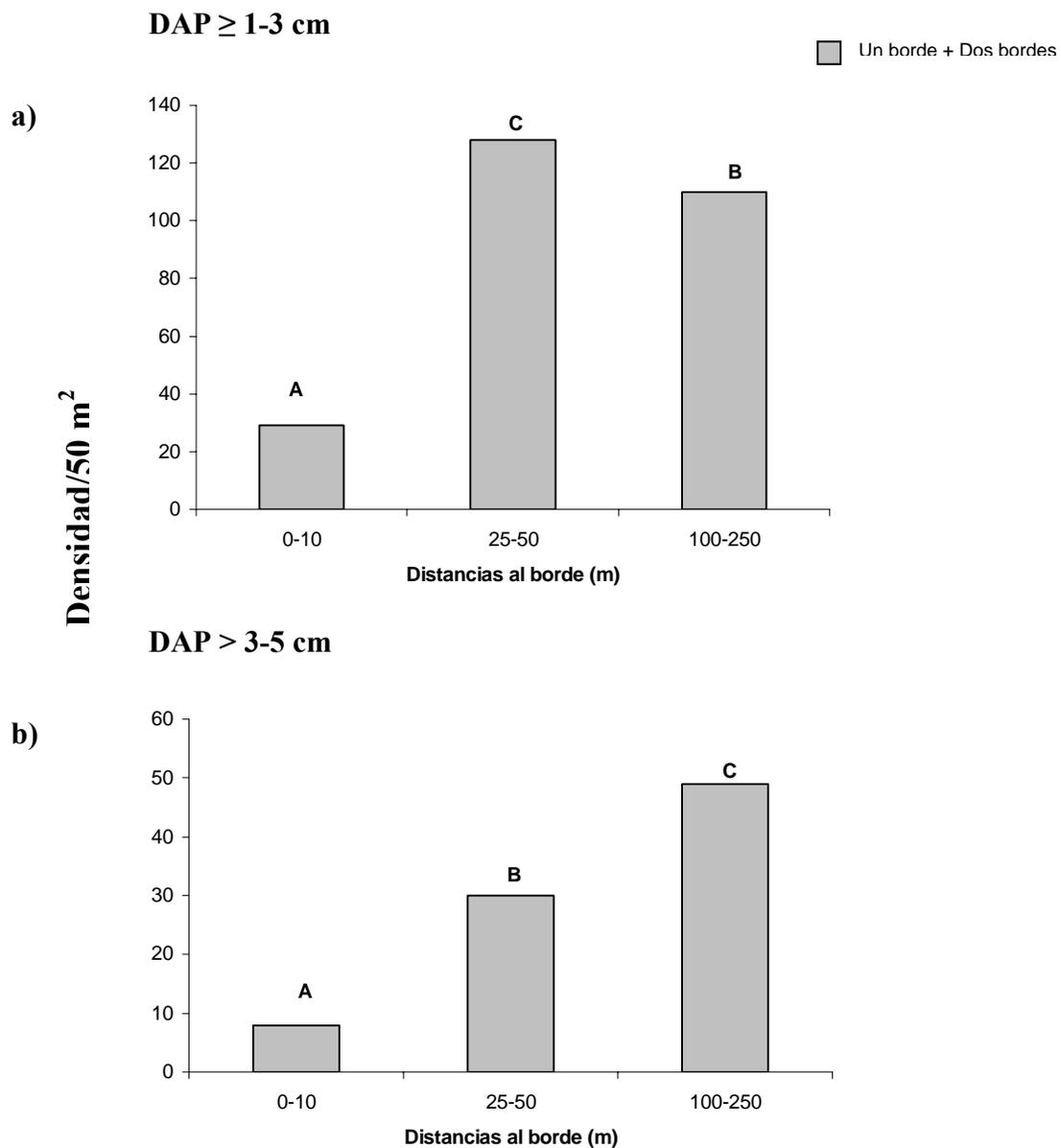


Figura 8. Densidad de *Nectandra salicifolia* por categorías de distancia al borde y de tamaño de acuerdo con el diámetro a la altura del pecho (DAP). Las letras diferentes indican diferencias significativas; mayúsculas para el factor anidado distancia.

Nectandra salicifolia

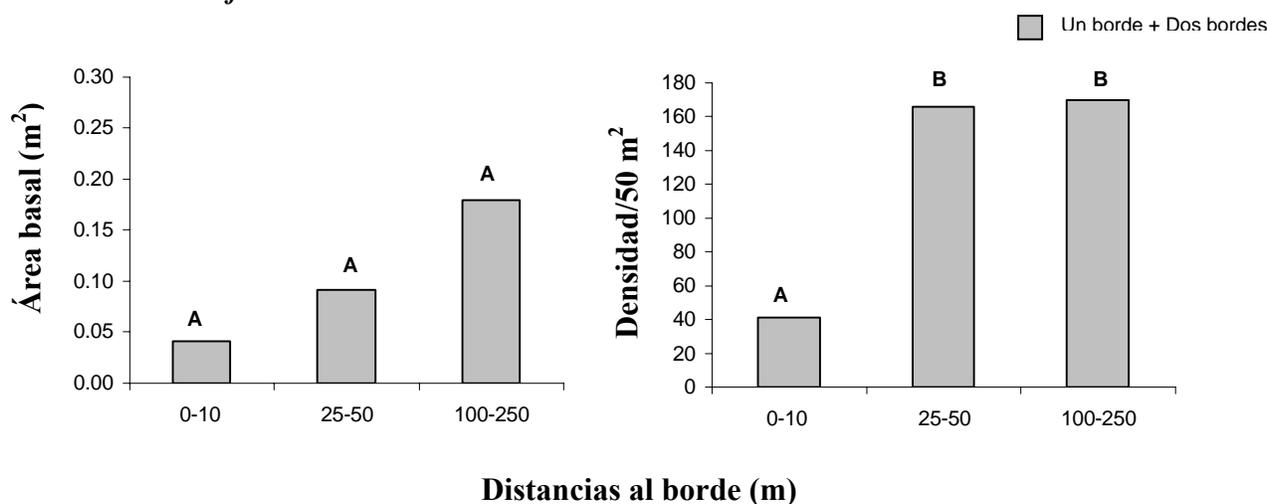


Figura 9. Área basal y densidad total de *Nectandra salicifolia*. Las letras diferentes indican diferencias significativas; mayúsculas para el factor anidado distancia y minúsculas para el factor borde.

3.2.3 *Coccoloba diversifolia*

La densidad total de *C. diversifolia* fue muy baja, con sólo 33 individuos en 1650 m².

El análisis anidado no mostró efectos significativos ni para la exposición al borde ni para la distancia dentro de borde sobre la densidad de ninguna de las tres categorías de tamaño. Sin embargo, para todos los tamaños de *Coccoloba* hubo una tendencia de haber mayor número de individuos cerca de los borde (0-10 m), incluso para los individuos >3-5 y > 5-10 cm DAP no se registró ningún individuo a partir de 100 m (Figura 10).

No hubo efectos significativos de la exposición al borde ni de la distancia dentro de borde sobre el área basal de *Coccoloba diversifolia*, pero sí se observa una disposición del área basal a ser mayor hasta 50 m del borde y ser muy baja en el interior (100-250 m) (Figura 11). El análisis anidado mostró un efecto significativo de la *distancia dentro de borde* ($\chi^2 = 16.37$, gl = 5, $P < 0.01$) sobre la densidad total de esta especie. La densidad fue mucho menor en la categoría de distancia 100-250 m desde el borde (Figura 11).

Coccoloba diversifolia

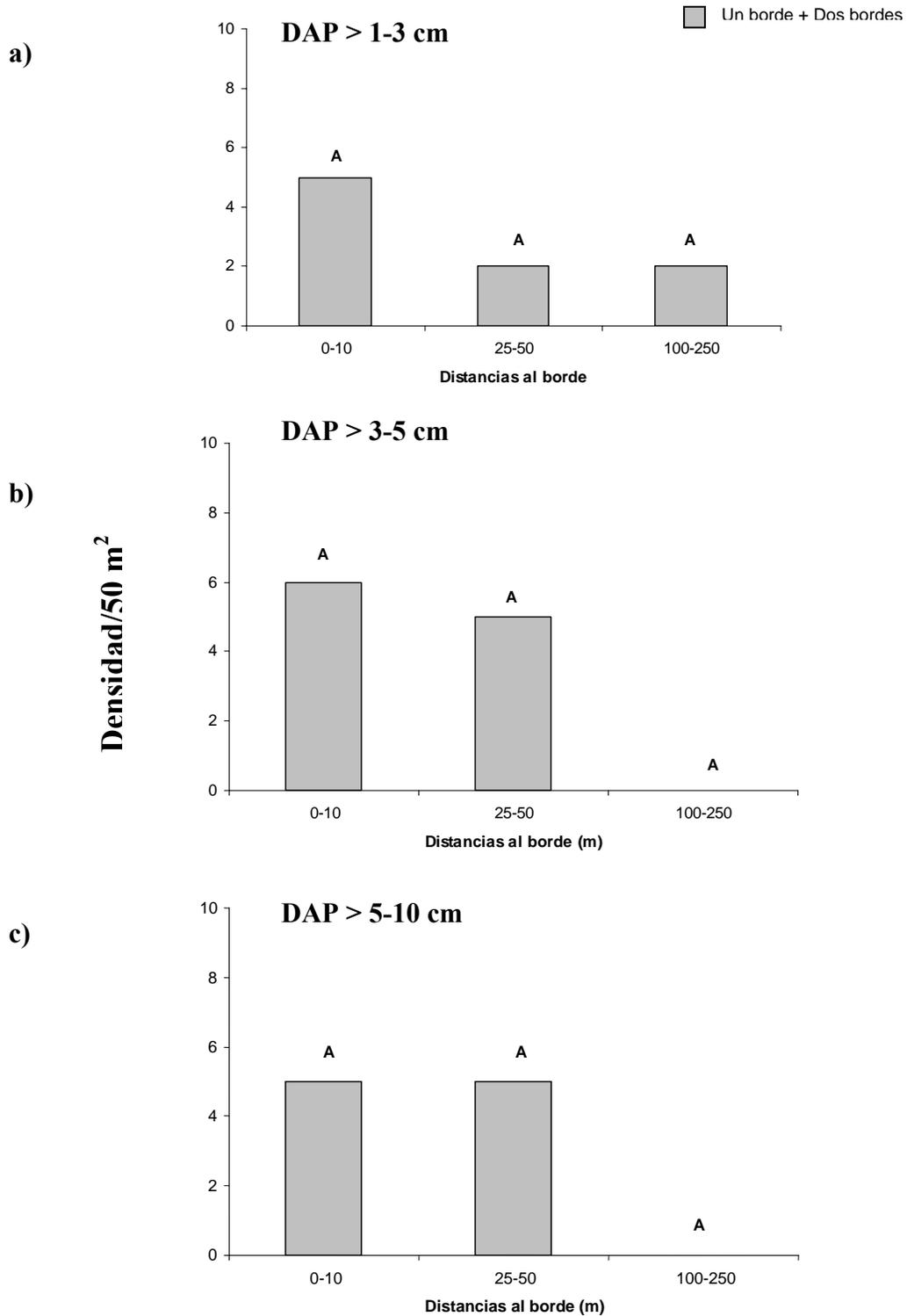


Figura 10. Densidad de *Coccoloba divesifolia* por categorías de distancia al borde y de tamaño de acuerdo con el diámetro a la altura del pecho (DAP). Las letras diferentes indican diferencias significativas; mayúsculas para el factor anidado distancia y minúsculas para el factor borde.

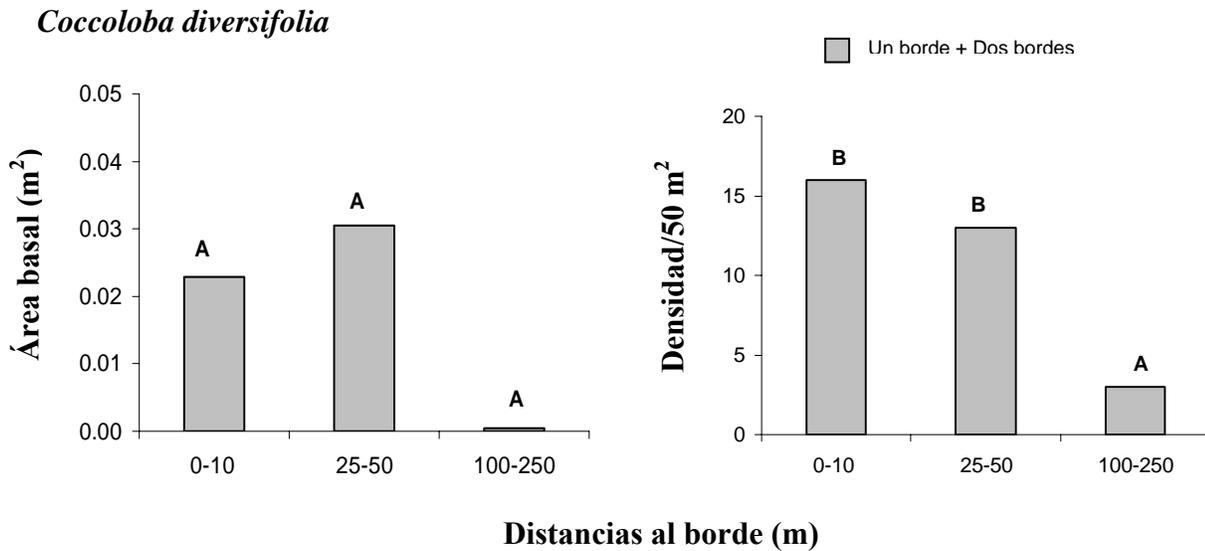


Figura 11. Área basal y densidad total de *Coccoloba diversifolia*. Las letras diferentes indican diferencias significativas; mayúsculas para el factor anidado distancia y minúsculas para el factor borde.

3.2.4 *Metopium brownei*

La densidad total de *M. brownei* fue de 107 individuos en 1650 m². Hubo un efecto significativo de la exposición al *borde* ($\chi^2 = 5.63$, gl = 1, $P < 0.025$) y de la *distancia dentro de borde* ($\chi^2 = 112.4$, gl = 4, $P < 0.001$) sobre la densidad de individuos con DAP $\geq 1-3$ cm. Hubo un mayor número de individuos en el borde (0-10 m) y especialmente en las esquinas. Sin embargo, la abundancia disminuyó drásticamente hacia el interior de la selva (Figura 12a). Hubo un efecto significativo de la *distancia dentro de borde* ($\chi^2 = 28.43$, gl = 5, $P < 0.001$) para la densidad en la categoría de $> 3-5$ cm. En la distancia de 0-10 m se encontró la mayor abundancia, mientras que para las distancias de 25-50 m y de 100-250 m sólo se registraron unos cuantos individuos (Figura 12b). No hubo efectos significativos para las categorías de tamaño mayores ($> 5-10$ cm y > 10 cm).

El análisis anidado no mostró efectos significativos ni de la exposición al borde ni de la distancia dentro de borde sobre el área basal de *Metopium brownei* (Figura 13). La exposición al *borde* y la *distancia dentro de borde* resultaron ser significativos ($\chi^2 = 7.02$, gl = 1, $P < 0.01$; $\chi^2 =$

104.43, $gl = 4$, $P < 0.001$, respectivamente) sobre la densidad total de esta especie. La densidad es mayor en los primeros 10 m y especialmente en los sitios de esquina (Figura 13).

Metopium brownei

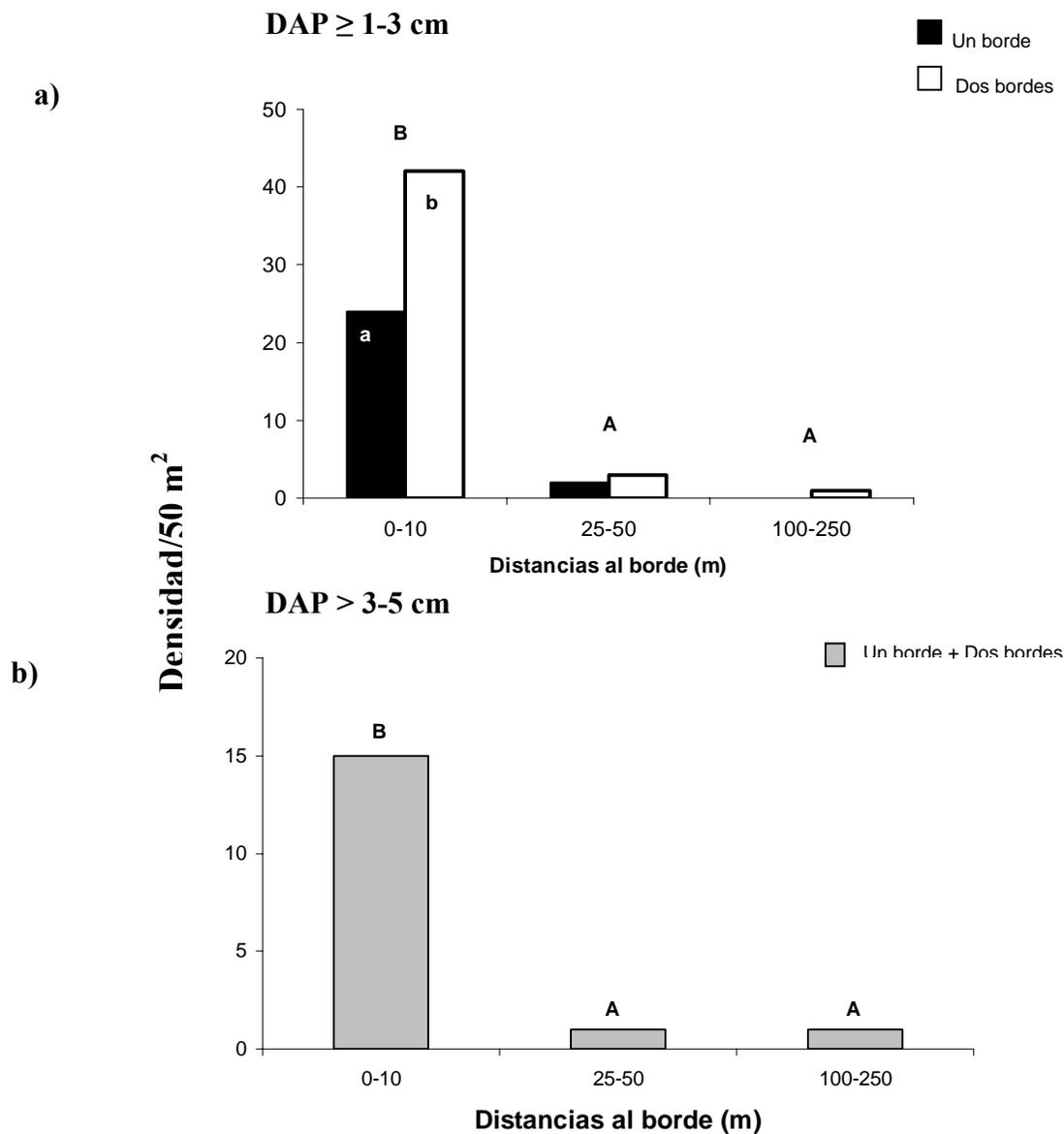


Figura 12. Densidad de *Metopium brownei* por categorías de distancia al borde y de tamaño de acuerdo con el diámetro a la altura del pecho (DAP). Las letras diferentes indican diferencias significativas; mayúsculas para el factor anidado distancia y minúsculas para el factor borde.

Metopium brownei

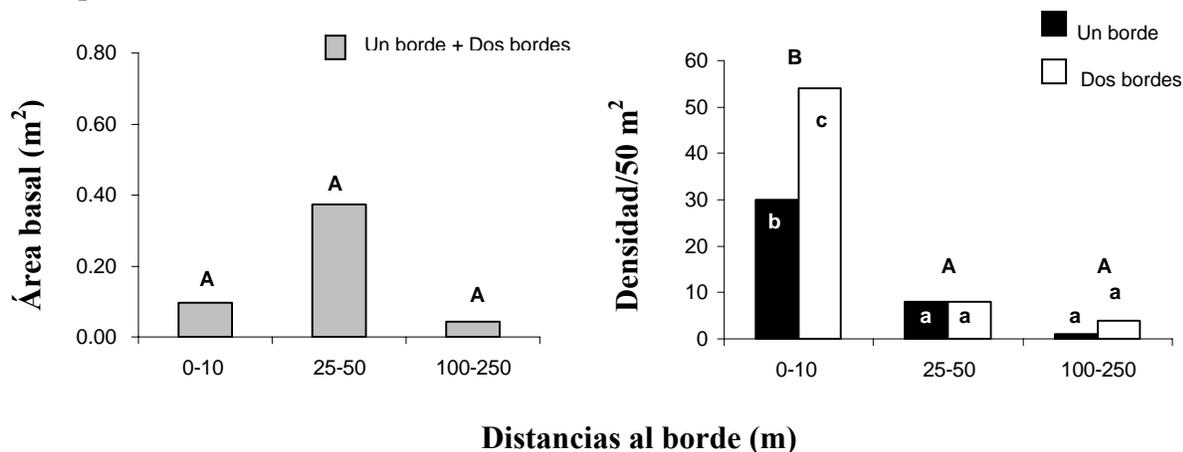


Figura 13. Área basal y densidad total de *Metopium brownei*. Las letras diferentes indican diferencias significativas; mayúsculas para el factor anidado distancia y minúsculas para el factor borde.

3.2.5 *Calliandra belizensis*

La densidad total de *Calliandra belizensis* fue de 120 individuos en 1650 m². La categoría de tamaño $\geq 1-3$ cm presentó efectos significativos de la exposición al *borde* ($\chi^2 = 4.97$, gl = 1, $P < 0.05$) y de la *distancia dentro de borde* ($\chi^2 = 131.2$, gl = 4, $P < 0.001$). Hubo un mayor número de individuos a 0-10 m, especialmente en los sitios expuestos a un borde; para la distancia 25-50 m hubo pocos individuos en los sitios expuestos a dos bordes y ninguno para los expuestos a un borde, mientras que entre 100-250 m no se registró ningún individuo (Figura 14a). Para los individuos con DAP $> 3-5$ cm hubo un efecto significativo de la *distancia dentro de borde* ($\chi^2 = 61.52$, gl = 5, $P < 0.001$), ya que únicamente se registraron individuos hasta 10 m del borde (Figura 14b). Para la categoría de tamaño DAP $> 5-10$ cm hubo efecto significativo de la exposición del *borde* ($\chi^2 = 13.72$, gl = 1, $P < 0.001$) y de la *distancia dentro de borde* ($\chi^2 = 48.99$, gl = 4, $P < 0.001$); entre 0-10 m, las esquinas presentaron mayor número de individuos que los expuestos a un borde, mientras que entre 25-50 m, hubo pocos individuos en las esquinas y ningún individuo a distancias del borde mayores (Figura 14c).

El análisis anidado mostró efectos significativos de la *distancia dentro de borde* ($F_{5,30} = 11.08$, $P < 0.001$) sobre el área basal de *Calliandra belizensis*. El área basal fue mucho mayor en el tramo de 0-10 m desde el borde (Figura 15). También hubo un efecto significativo de la *distancia dentro de borde* ($\chi^2 = 235.9$, $gl = 5$, $P < 0.001$) sobre la densidad total; la mayor parte de los individuos de esta especie se encontraron en los primeros 10 m (Figura 15).

Calliandra belizensis

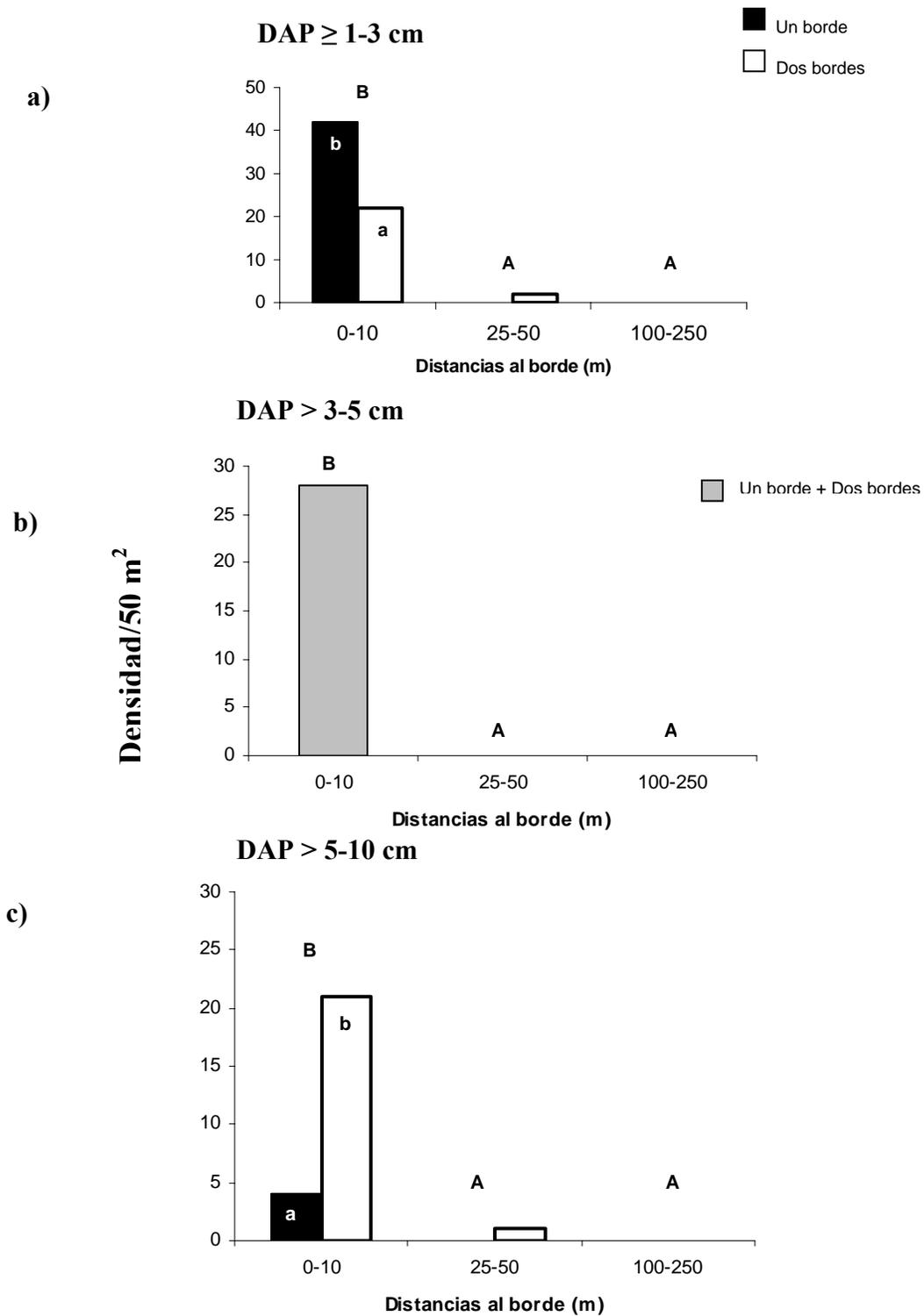


Figura 14. Densidad de *Calliandra belizensis* por categorías de distancia al borde y de tamaño de acuerdo con el diámetro a la altura del pecho (DAP). Las letras diferentes indican diferencias significativas; mayúsculas para el factor anidado distancia y minúsculas para el factor borde.

Calliandra belizensis

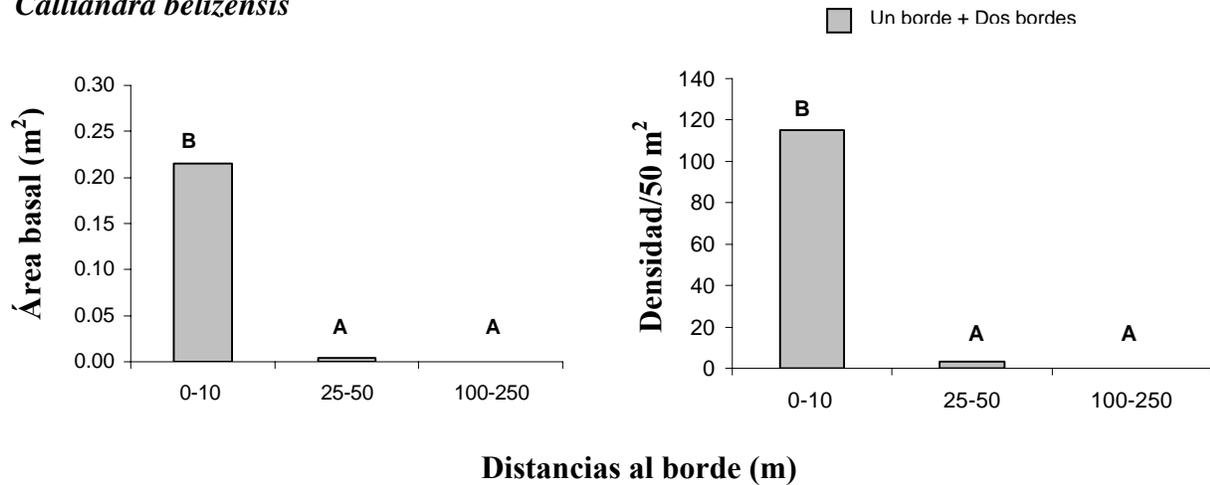


Figura 15. Área basal y densidad total de *Calliandra belizensis*. Las letras diferentes indican diferencias significativas; mayúsculas para el factor anidado distancia y minúsculas para el factor borde.

3.3 Efecto de borde sobre los árboles policaulescentes

La densidad total de árboles policaulescentes fue de 616 individuos en 1650 m². El análisis anidado no mostró efecto significativo ni de la exposición al tipo de borde ni de la distancia dentro de borde. Sin embargo, sí hubo una tendencia de la densidad de árboles policaulescentes a ser mayor en la categoría de distancia de 0-10 m que en las otras dos categorías (Figura 16a). En contraste, el análisis anidado para los árboles con un solo tallo (629 individuos) sí mostró efectos significativos de la exposición al *borde* y de la *distancia dentro de borde* ($\chi^2 = 6.62$, $gl = 1$, $P < 0.01$; $\chi^2 = 38.23$, $gl = 4$, $P < 0.001$, respectivamente). Los árboles con un solo tallo aumentaron conforme aumenta la distancia del borde y son más abundantes en los sitios expuestos a un solo borde en las categorías de distancia de 0-10 y 25-50 m (Figura 16b).

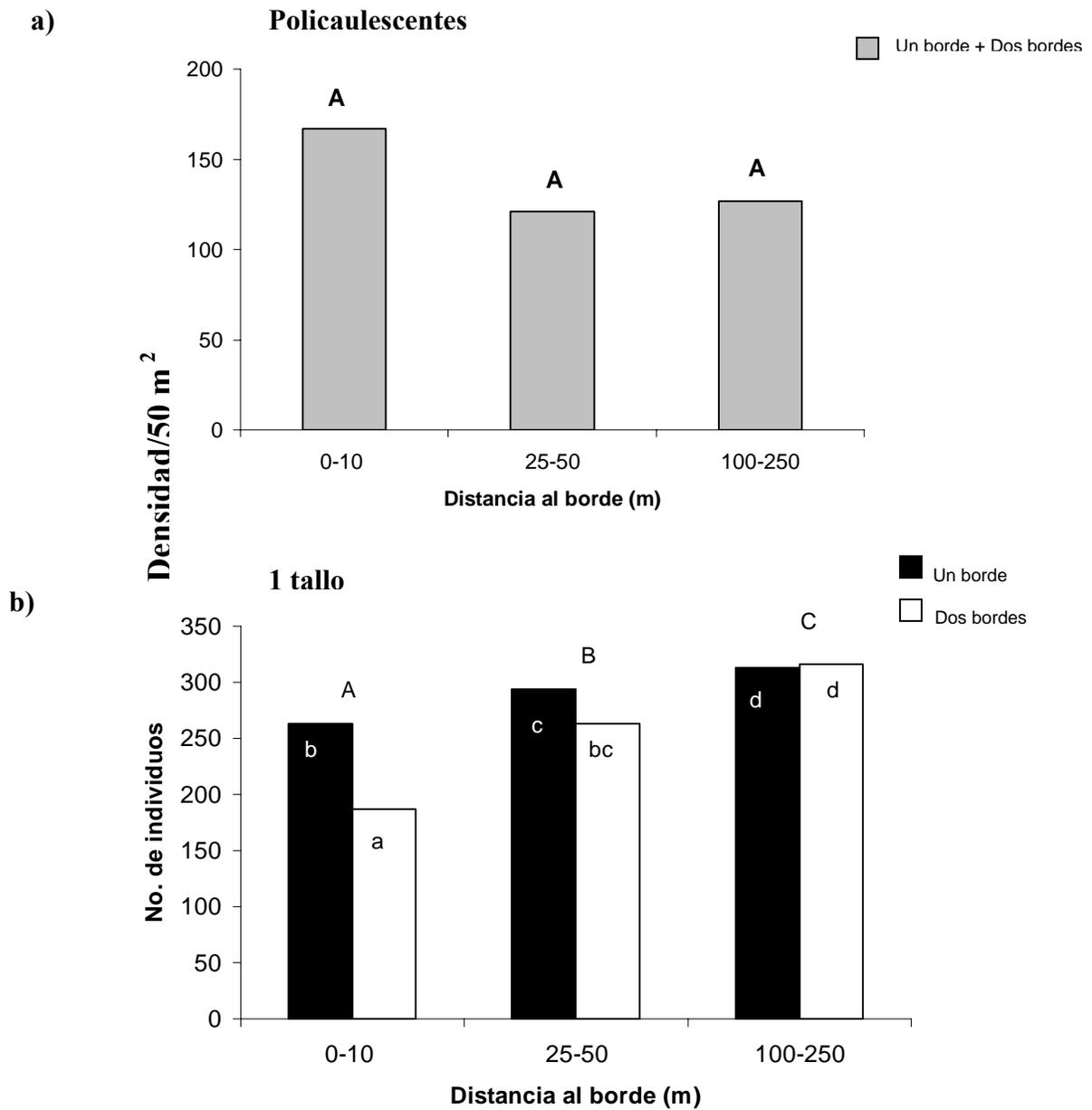


Figura 16. Densidad de árboles con distinto número de tallos: a) policaulescentes; y b) árboles con un solo tallo. Las letras indican diferencias significativas; mayúsculas para el factor anidado distancia y minúsculas para el factor borde.

3.4 Efecto de borde sobre los árboles muertos

La densidad total de árboles muertos en 1650 m² fue de 355 árboles, 53.5% (190 individuos) fueron árboles caídos y 46.5% (165 individuos) fueron árboles muertos en pie. El análisis anidado mostró efecto significativo de la *distancia dentro de borde* ($\chi^2 = 58.8$, gl = 5, $P < 0.001$; $\chi^2 = 21.69$, gl = 5, $P < 0.001$, respectivamente) sobre el número de árboles muertos en pie y caídos. Para ambas categorías de árboles muertos el patrón observado es muy similar, es decir, la densidad fue menor en la categoría de distancia 0-10 m, entre 25 y 50 m hubo un incremento y entre 100 y 250 m el número de árboles muertos fue alto, pero menor que en la categoría de distancia inmediata inferior (Figura 17 a y b).

Las diferencias entre árboles vivos y muertos fueron significativas ($\chi^2 = 224.6$, gl = 1, $P < 0.001$), siendo más abundantes para todas las categorías de distancia los árboles muertos. La proporción entre árboles vivos y muertos fue significativamente diferente ($\chi^2 = 10.46$, gl = 4, $P < 0.05$) en la categoría de distancia (100-250 m), siendo más abundantes los árboles vivos en el interior (Figura 18).

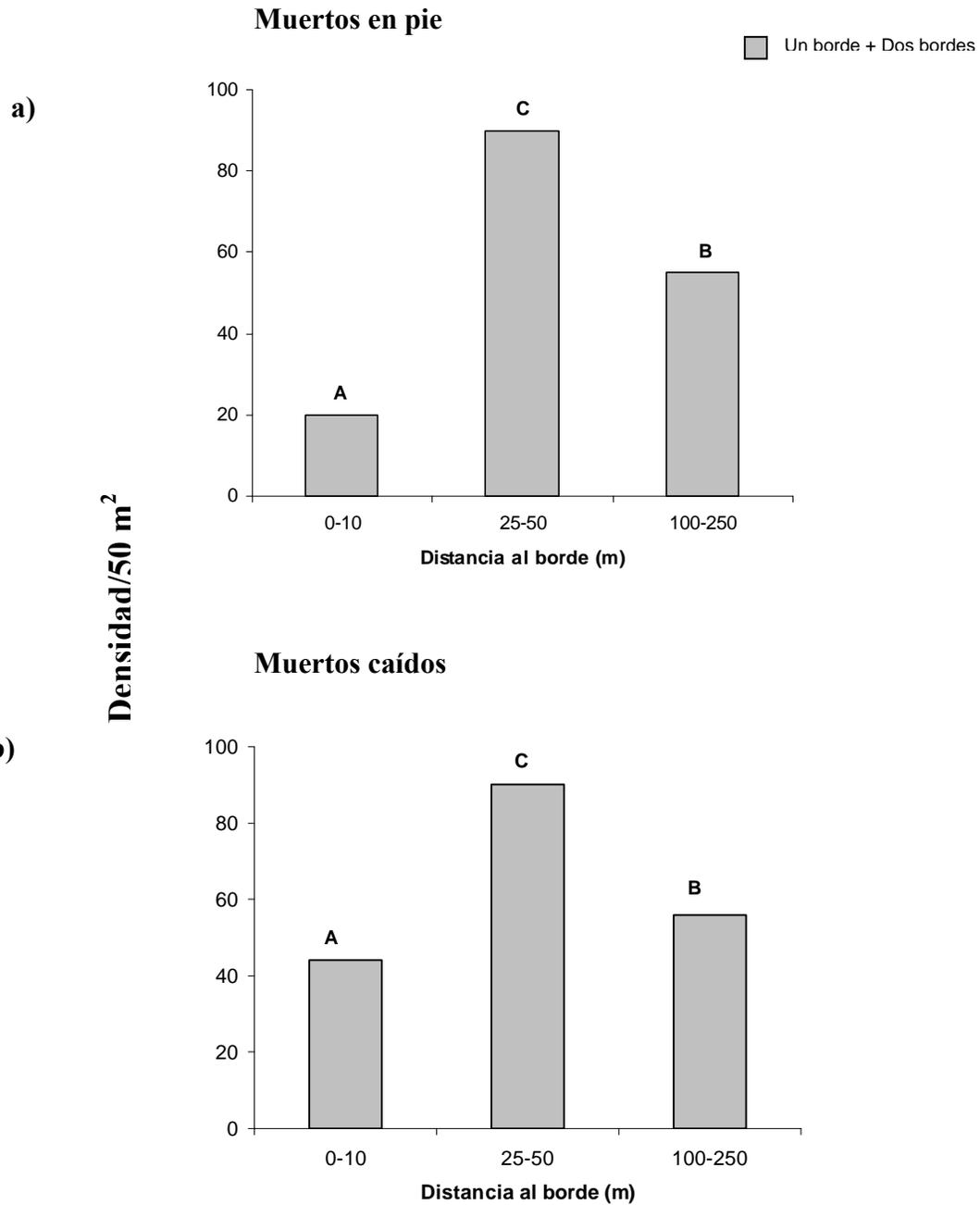


Figura 17. Densidad de árboles muertos a diferentes distancias del borde. Las letras diferentes indican diferencias significativas; mayúsculas para el factor anidado distancia y minúsculas para el factor borde. a) muertos en pie; b) muertos caídos.

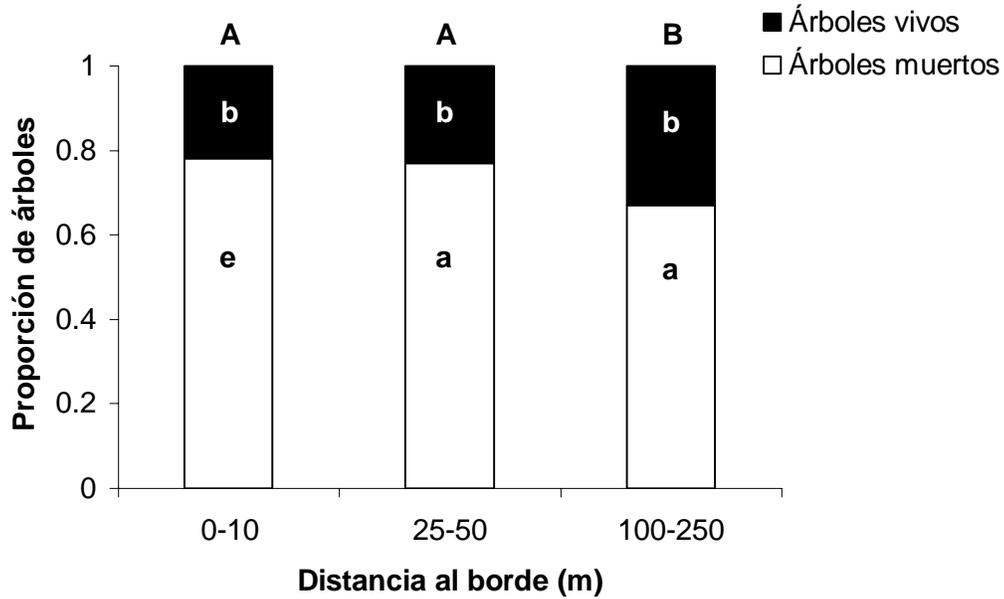


Figura 18. Proporción de árboles vivos y muertos. Las letras diferentes indican diferencias significativas; mayúsculas para el factor distancia y minúsculas para las diferencias entre árboles vivos y muertos.

4. DISCUSION

Los resultados de este estudio muestran que la apertura del sistema de caminos en la Isla Cozumel tiene un efecto de borde sobre la estructura y composición de la vegetación, la densidad de árboles policaulescentes y sobre el número de árboles muertos. Hubo efectos significativos sobre los diferentes aspectos de la vegetación estudiados en cuanto a la distancia y la exposición a diferente número de bordes, aunque no fueron consistentes para todas las variables analizadas. En el análisis de estos efectos se tiene que considerar que los caminos no forman fragmentos aislados. La presencia de fragmentos aislados implicaría que la severidad del efecto de borde aumentaría (Laurance *et al.* 1997). Al ser los caminos de ancho pequeño (~3 m) puede existir conectividad entre las parcelas lo que puede amortiguar los efectos de borde provocados por la

apertura de caminos (Saunders *et al.* 1991, Mesquita *et al.* 1999, Malcolm 1994, Benítez-Malvido 1998, Didham y Lawton 1999, Fahrig 2003).

El tiempo de creación y la condición (mantenidos o regenerados) de los bordes son cruciales para determinar la influencia de la exposición al borde (Didham y Lawton 1999). En bosques tropicales, la vegetación de los bordes mantenidos tiene en promedio una menor influencia del efecto de borde que bordes recién creados (Harper *et al.* 2005). Los caminos de CAPA tienen aproximadamente 20 años de edad y son bordes mantenidos ya que, aunque el tráfico de vehículos no es constante, el ancho de los caminos (3 m aproximadamente) se ha mantenido durante todo este tiempo para permitir el acceso continuo a los pozos de agua. El ancho de estos caminos es importante ya que caminos con anchos menores a 10 m han resultado ser grandes barreras para el movimiento de ciertas especies de animales (Rich *et al.* 1994). En un estudio sobre las aves de sotobosque en Cozumel se encontraron efectos de barrera para tres diferentes anchuras de camino (3, 9 y 19 m), provocando efectos de borde negativos para las poblaciones de estas especies (Perdomo-Velázquez 2006).

4.1 Efecto de borde sobre la comunidad de árboles

La magnitud del efecto del borde varió dependiendo del tamaño diamétrico de los individuos. No hubo un efecto de la distancia para la categoría de menor tamaño ($\geq 1-3$ cm DAP). Sin embargo, en todas las categorías de distancia se registró una mayor densidad en los sitios expuestos a un solo borde. Esto sugiere que la regeneración se ve más afectada en las esquinas. La densidad disminuyó conforme aumentó la categoría de tamaño ($> 3-5$, $> 5-10$, > 10 cm). El número de individuos $> 5-10$ y > 10 cm DAP aumentó hacia el interior del bosque, siendo más abundantes en la categoría de distancia de 100 – 250 m. Esto concuerda con lo reportado por Chen *et al.*

(1992) y Delgado *et al.* (2004) en el que la densidad de individuos de tamaños diamétricos mayores aumentó significativamente desde el borde hacia el interior del bosque. En Cozumel este patrón se observó a nivel de la comunidad y fue específico de la especie en las cinco especies más comunes.

4.2 Efecto de borde sobre las especies leñosas más comunes

Los cambios en la composición de la vegetación se pueden ver reflejados en un aumento en la abundancia de especies exóticas e intolerantes a la sombra y un número reducido de especies tolerantes a la sombra (Harper *et al.* 2005). Las diferencias en las tasas de crecimiento entre las especies demandantes de luz y las tolerantes a las sombra pueden influir su abundancia relativa en los bordes (Williams-Linera 1990, Delgado *et al.* 2004, Zhu *et al.* 2004). Esto coincide con los resultados de este estudio, ya que de las cinco especies más abundantes, tres de ellas son características de sitios perturbados (*Calliandra belizensis*, *Coccoloba diversifolia* y *Metopium brownei*). En general, las especies propias de bosque primario (*Nectandra salicifolia* y *Manilkara zapota*) mostraron poca regeneración cerca del borde, y sucedió lo contrario con las especies características de áreas perturbadas (*Calliandra belizensis*, *Coccoloba diversifolia* y *Metopium brownei*). Forman y Alexander (1998) encontraron que en las orillas de los caminos las especies tolerantes al disturbio son dominantes, especialmente cuando existe un manejo intensivo en el sitio. Las especies de plántulas que se establecen en los bordes, las esquinas y en los fragmentos pequeños tienden a ser especies pioneras, secundarias, exóticas o ruderales y generalistas (Chen *et al.* 1992, Benítez-Malvido 1998, Sizer y Tanner 1999, Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003 a,b).

En general, los individuos jóvenes de *Manilkara zapota* se encuentran en el interior de la selva, lo cual coincide con su dominancia reportada en selvas medianas subcaducifolias (Rzedowski y Equihua 1987, Pennington y Sarukhán 1998, Godínez-Ibarra y López Mata 2002). La influencia del efecto de borde puede presentarse más allá del borde estricto (Reichman *et al.* 1993), tal como sucede para la densidad total de esta especie que presenta un pico en la categoría de distancia de 25-50 m y un número reducido de individuos en los primeros 10 m. El área basal en los primeros 50 m es mayor en los sitios expuestos a un solo borde y esto puede estar explicado por la preferencia de esta especie a establecerse en sitios mejor conservados (Pennington y Sarukhán 1998). Las semillas de *M. zapota* son grandes (>1 cm) y son dispersadas por aves y murciélagos (Fleming y Heithaus 1981, Rzedowski y Equihua 1987). Esta especie puede ser una especie clave para la Isla Cozumel porque es un importante recurso alimenticio para la fauna de la isla, por lo tanto una disminución en su reclutamiento cerca de los bordes puede repercutir en la distribución y abundancia de la fauna en la isla.

Por su parte, *Nectandra salicifolia* fue la especie más abundante en el área de estudio, lo cual coincide con las elevadas densidades de la familia Lauraceae en las selvas medianas subcaducifolias (Gómez-Pompa 1966). Según un estudio realizado en los bosques tropicales del sureste de China (Zhu *et al.* 2004), la familia Lauraceae, con una mayoría de especies tolerantes a la sombra, como el caso de *N. salicifolia* redujo su abundancia en sitios perturbados. En este estudio se observó claramente la preferencia de esta especie por el interior del bosque. El área basal de *N. salicifolia* no varió significativamente desde el borde hacia el interior, aunque sí hubo una tendencia de aumentar de acuerdo con el número de individuos; esto sugiere que cada individuo está aportando proporcionalmente lo mismo al área basal. Lo anterior puede estar explicado porque la mayoría de los individuos de esta especie presentan un DAP < 5 cm, y por lo tanto son individuos jóvenes con un área basal similar.

Cuando está expuesta a grandes cantidades de luz, *Coccoloba diversifolia*, es una especie de rápido crecimiento (Gilman y Watson 1993). De acuerdo con los datos de este estudio, los individuos con DAP > 3 cm no se encuentran a una distancia mayor de 50 m del borde; esta distancia es la misma reportada por Harper *et al.* (2005) y Williams-Linera *et al.* (1998) como la distancia promedio de influencia de la exposición al borde sobre la estructura de la vegetación en bosques tropicales. Sin embargo, no hubo efectos significativos ni de la exposición al borde ni de la distancia para esta especie probablemente porque se registraron muy pocos individuos y porque una de las consecuencias del efecto de borde es la baja tasa de reproducción de ciertas especies (Janzen 1986). Hubo una tendencia del área basal de *Coccoloba diversifolia* a disminuir proporcionalmente al número de individuos y a la distancia al borde. Sin embargo, el área basal es muy reducida debido al bajo número de individuos encontrados (máximo 16 árboles en cada categoría de distancia).

El número de individuos jóvenes de *Metopium brownei* es mayor en los bordes que hacia el interior de la selva. Esto puede estar relacionado con la preferencia de esta especie por sitios perturbados (Pennington y Sarukhán 1998). Se sabe que *M. brownei* (chechem) es un buen ejemplo de especies adaptadas a suelos perturbados y/o alta incidencia de luz (Harper *et al.* 2005, Pennington y Sarukhán 1998), y a inundaciones periódicas (Pennington y Sarukhán 1998). Las orillas del sistema de caminos donde se llevó a cabo el estudio son susceptibles a inundaciones debido a que los caminos, al estar pavimentados son incapaces de absorber el agua y se forman pequeños canales que acumulan el agua de lluvia (A. L. Barillas-Gómez, obs. pers.). Todas estas condiciones hacen que el chechem esté casi totalmente ausente del interior del bosque pero abunde en áreas abiertas y en los bordes. La densidad total de *Metopium brownei* es muy alta en los bordes y especialmente en los sitios de esquina, lo cual nos confirma su afinidad por los sitios

perturbados. El área basal es baja cerca de los bordes a pesar del alto número de individuos; esto puede indicar una regeneración muy activa de esta especie en los bordes.

Los individuos de *Calliandra belizensis* en todas las categorías de tamaño se localizan preferentemente en el borde. Esta preferencia coincide con su historia natural, ya que ha sido catalogada como una especie arbustiva, de rápido crecimiento y resistente a las sequías y temperaturas altas (Balick *et al.* 2004). Según los resultados, esta especie reacciona de manera positiva a la creación de bordes y se encuentra casi totalmente restringida a los primeros 10 m; esto coincide con lo reportado por Delgado *et al.* (2004) donde las especies típicas de borde se vieron confinadas al estricto margen del corredor (0-5 m). En sitios fragmentados o áreas perturbadas, como los bordes de los caminos, el área basal de las especies sucesionales tempranas tiende a aumentar rápidamente (Laurance *et al.* 2005), como el caso de *Calliandra belizensis* en los sitios de estudio. El área basal de esta especie es mayor cerca de los bordes, esto puede deberse a que esta especie desarrolla múltiples tallos (A. L. Barillas-Gómez, obs. pers.). El patrón encontrado para *Calliandra belizensis* coincide con lo reportado por Williams-Linera (1990), Williams-Linera *et al.* (1998) y Buke y Nol (1998), quienes reportan que el área basal y la densidad de árboles son mucho mayores cerca de los bordes que en el interior del bosque.

4.3 Efecto de borde sobre los árboles policaulescentes

La presencia de árboles policaulescentes o con múltiples tallos es característica de bosques que han sufrido distintos disturbios naturales (huracanes) o humanos (Murphy y Lugo 1995, Van Bloem *et al.* 2005). Esto se ha observado en bosques tropicales estacionales secos (Murphy y Lugo 1995, Dunphy *et al.* 2000, Pérez 2005, Van Bloem *et al.* 2005). La Isla Cozumel presenta características muy similares a las de los sitios estudiados por Murphy y Lugo (1995), ya que sufre constantemente de la incidencia de huracanes y de la intervención humana (creación de

caminos entre otros disturbios). Los fragmentos y sus bordes están más expuestos a la exposición al viento, lo que puede ocasionar daños a los troncos de los árboles y provocar la redistribución de recursos, alterando la composición y la función de la comunidad vegetal (Van Bloem *et al.* 2005). El diseño de los caminos (uno o dos bordes) genera una mayor exposición al viento y una mayor penetración de luz solar que a su vez puede provocar que la vegetación en los bordes sea estructuralmente más compleja (Saunders *et al.* 1991, Murcia 1995), y que la vegetación original sea sustituida por especies de menor altura, arbustivas, de menor volumen y de menor biomasa (Laurance *et al.* 1997). Otra causa del deterioro estructural en los bosques fragmentados (Laurance *et al.* 2001) es el alta densidad de lianas (4164 ind/ha) (Patiño-Conde 2007) en la Isla Cozumel; la proliferación de lianas se ve beneficiada por la presencia de más puntos de apoyo (árboles policaulescentes).

A pesar de que ni el efecto de borde ni de la distancia fue significativo sobre la densidad de árboles policaulescentes, sí se observa una tendencia de haber mayor número de individuos en la categoría de distancia de 0-10 m. Esto tal vez se deba a que cerca de los bordes el dosel es más abierto y las condiciones ambientales más secas, al haber mayor incidencia de luz. Estos factores pueden promover el desarrollo de rebrotes y la ramificación en los árboles (Dunphy *et al.* 2000). En un estudio realizado en el bosque tropical seco en Guánica, Puerto Rico, se encontró que las condiciones de sequía provocaron rebrotes en la parte basal de los árboles aumentando la densidad de árboles con múltiples tallos (Van Bloem *et al.* 2005). En los bordes los árboles sufren más daños y rebrotan adquiriendo formas de tronco muy peculiares o desarrollando otro patrón de crecimiento, tal es el caso de *Metopium brownei*, que es un árbol de tallo erecto en bosque maduro pero que en los bordes se ramifica casi desde la base (A. L. Barillas-Gómez, obs. pers.). Al contrario de los árboles policaulescentes, los árboles con un solo tallo aumentaron

conforme se alejan del borde, siguiendo la dinámica natural de la selva mediana subcaducifolia: en el interior encontramos árboles de mayor tamaño diamétrico, mayor altura y mayor porte.

4.4 Efecto de borde sobre los árboles muertos

El mayor número de árboles muertos en pie se puede deber a cambios microclimáticos en los bordes (Ferreira y Laurance 1997); la mayoría de las especies que mueren de pie, con su copa y tronco fragmentándose paulatinamente son especies pioneras (Martínez-Ramos 1994). Sin embargo, los resultados no mostraron el patrón esperado. El número de árboles muertos en los primeros 10 m fue muy bajo, y de los 25 a los 50 m hubo un pico en la densidad. Esto puede deberse a que la distancia de 25 m fue la más afectada durante la creación de los caminos ya que todo el material de desecho fue acumulado ahí. El alto número de árboles muertos en el interior puede estar causado por factores diferentes al efecto de borde, como la propia dinámica de la vegetación de la isla donde hay gran cantidad de árboles adultos que mueren, o a que únicamente se consideraron individuos con $DAP > 10$ cm, que son más frecuentes al interior de la selva que en los bordes.

El número de árboles caídos muertos se puede deber a la alta incidencia de los vientos en los bordes (Ferreira y Laurance 1997). El número de árboles caídos fue mayor que los muertos en pie. Sin embargo, se observó el mismo patrón que para los árboles muertos en pie, este pico en la densidad de los 25-50 m puede estar explicado por la hipótesis de ondas de biomasa inducidas por competencia (Reichman *et al.* 1993) que establece que los efectos de borde no son monotónicos y que la influencia del efecto de borde sobre las comunidades vegetales puede persistir aún a distancias intermedias (Carson y Pickett 1990, Harper y Macdonald 2002).

Otra posibilidad es que la tasa de crecimiento está correlacionada con la densidad de la madera (Putz *et al.* 1983) y las especies características de bordes (rápido crecimiento e intolerantes a la

sombra) tienen maderas suaves (Lawton 1984, Zimmerman *et al.* 1994), y por lo tanto no se alcanzó a registrar todos los individuos muertos de estas especies. Una de los efectos de borde es el aumento de árboles muertos de mayor porte (Lewis 1998, Laurance *et al.* 2000); en nuestro estudio encontramos el mismo patrón, la proporción entre árboles vivos (> 10 cm DAP) y muertos fue significativamente diferente, siendo más abundantes los árboles muertos en los primeros 50 m.

5. CONCLUSIONES

La creación de caminos y la consecuente exposición de la vegetación a diferente número de bordes tuvieron efectos significativos sobre la comunidad de árboles de la vegetación de la Isla Cozumel. El efecto de borde sobre toda la comunidad de árboles fue dependiente de la categoría de tamaño diamétrico de los individuos.

La incidencia (presencia/ausencia) y la densidad de las especies leñosas más comunes fueron afectadas por la exposición del borde de acuerdo con el tamaño diamétrico y a la especie. Las especies características de bosque primario (*Nectandra salicifolia* y *Manilkara zapota*) mostraron muy baja regeneración cerca de los bordes, mientras que la especies características de sitios perturbados (*Calliandra belizensis*, *Coccoloba diversifolia* y *Metopium brownei*) fueron más abundantes cerca de los bordes, especialmente en las esquinas. La baja regeneración de *M. zapota* puede afectar las interacciones bióticas de la selva mediana subcaducifolia de la isla ya que es un recurso alimenticio muy importante para varias especies animales. Debido a la alta abundancia y a la alelopatía de *Metopium brownei* (Pennington y Sarukhán 1998) en los bordes, esta especie puede reemplazar a las especies nativas de la selva mediana subcaducifolia.

La relación entre el área basal y la abundancia total de las especies más comunes resultó muy interesante para *Calliandra belizensis*, ya que su área basal aumentó significativamente en los bordes, lo cual coincide con estudios anteriores que demuestran que el área basal de las especies sucesionales tempranas aumentan en sitios perturbados.

El número de árboles policaulescentes fue mayor cerca de los bordes y disminuyó conforme aumentó la distancia al borde y sucedió lo contrario con los árboles con un solo tallo. La densidad de los árboles muertos en pie y caídos no siguió el patrón esperado, pero en ambos casos se observó un aumento a los 25 m.

Definir la magnitud y la distancia de la influencia de la exposición al borde es muy importante como una estrategia de conservación para diseñar y prever las consecuencias de los efectos negativos de la fragmentación. Es importante señalar que los efectos encontrados en este trabajo pueden acentuarse debido a que los bordes de los caminos son mantenidos y no se permite su regeneración.

6. LITERATURA CITADA

- Adams, L.W. y A. D. Geis. 1983. Effects of roads on small mammals. *Journal of Applied Ecology* 20: 403-415.
- 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.
- Andr n, M. 1994. Habitat fragmentation and changes in biodiversity. *Ecological Bulletin* 46: 171-181.
- Andresen, E. 2003. Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. *Ecography* 26: 87-97.
- Arnold, G. W. y J.R. Weeldenburg. 1990. Factors determining the number and species of birds in road verges in the wheatbelt of Western Australia. *Biological Conservation* 53: 295-315.
- AZE 2005. Alliance for Zero Extinction. Pinpointing and conserving epicenters of imminent extinctions. <www.zeroextinction.org>. 10 abril de 2007.
- Balick, M., Neer, M.H. y D.E. Atha. 2004. Checklist of the Vascular Plants of Belize. New York Botanical Garden Press, Nueva York, N.Y., E.U.A.
- Ben tez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12: 380-389.
- Ben tez-Malvido, J. 2001. Regeneration in tropical rain forest fragments. P g. 136-145 en Bierregaard, R.O. Jr., Gascon, C., Lovejoy, T. y R. Mesquita (Eds.).2001. Lessons from Amazonia. The Ecology and Conservation of a Fragmented Forest. Yale University Press, New Heaven, Connecticut, E.U.A.

- Benítez-Malvido, J. y A. Lemus-Albor. 2005. The seedling community of tropical rain forest edges and its interaction with herbivores and pathogens. *Biotropica* 37: 301-313.
- Benítez-Malvido, J. y M. Martínez-Ramos. 2003a. Influence of edge exposure on tree seedling species recruitment in tropical rain forest fragments. *Biotropica* 35: 530-541.
- Benítez-Malvido, J. y M. Martínez-Ramos. 2003b. Influence of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17: 389-400.
- Bierregaard, R.O. Jr., Gascon, C., Lovejoy T. y R. Mesquita (Eds.).2001. Lessons from Amazonia. The Ecology and Conservation of a Fragmented Forest. Yale University Press, New Heaven, Connecticut, E.U.A.
- Brokaw, N. V. L. y L. R. Walker. 1991. Summary of the effects of Caribbean hurricanes on vegetation. *Biotropica* 23: 442 – 447.
- Buke, D.M. y E. Nol. 1998. Edge and fragment size effects on the vegetation of deciduous forests in Ontario, Canada. *Natural Areas Journal* 18: 45-53.
- Burkey, T.V. 1993. Edge effects in seed and egg predation at two neotropical rain forest sites. *Biological Conservation* 66: 139-143.
- Camargo, J.L. y V. Kapos. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in Central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 11: 205-221.
- Cabrera E., M. Sousa y O. Téllez. 1983. Imágenes de la Flora Quintanarroense. Centro de Investigaciones de Quintano Roo, A.C. Chetumal, Quintana Roo, México.
- Carson, W. P., y S. T. A. Pickett. 1990. Roles of resources and disturbance in the organization of and old-field plant community. *Ecology* 71: 226-238.
- Chen, J., J.F.Franklin, y T.A. Spiens.1992. Vegetation responses to edge environments in old-growth Douglas-fir forests. *Ecological Applications* 2: 387-396.
- Crawley, M. 1993. GLIM for ecologists. Blackwell Scientific, Cambridge, U.K.

- Cuarón, A.D., M. A. Martínez-Morales, K.W. McFadden, D. Valenzuela y M. E. Gompper. 2004. The status of dwarf carnivores on Cozumel Island, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13: 317-331.
- 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.
- Delgado, J. D., J. R. Arévalo y J. M. Fenández-Palacios. 2004. Consecuencias de la fragmentación viaria: efectos de borde de las carreteras en la laurisilva y el pinar de Tenerife. Pág. 181-225 en Fernández Palacios, J.M. y C. Morici (Eds). 2004. Ecología Insular. Asociación Española de Ecología Terrestre (AEEET). Cabildo Insular de la Palma, Islas Canarias, España.
- Didham, R.K. y J. H. Lawton. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forests fragments. *Biotropica* 31: 17-30.
- Dirzo R. y A. Miranda. 1990. Contemporary Neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity – A sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* 4: 444.
- Dunphy B.K., Murphy P.G. y A.E. Lugo. 2000. The tendency for trees to be multiple-stemmed in tropical and subtropical dry forests: Studies of Guanica forest, Puerto Rico. *Tropical Ecology* 41:161-167.
- Fahrig, L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *Journal of Wild Management* 61: 603-610.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 487-515.
- Ferreira, L.V. y W.F. Laurance. 1997. Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in Central Amazonia. *Conservation Biology* 11(3): 797-801.

- Fleming, T.H. y E.R. Heithaus. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Reproductive Botany*: 45-53.
- Flores, J.S. 1992. Vegetación de las islas de la Península de Yucatán: Florística y Etnobotánica. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán, México.
- Forman, R.T.T. y L.E. Alexander. 1998. Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 207-231.
- Forman, R.T.T., D. Sperling, J.A. Bissonette, A.P. Clevenger, C.D. Cutshall, V.H. Dale, L. Fahrig, R. France, C.R. Goldman, K. Heanue, J.A. Jones, F.J. Swanson, T. Turrentine y T.C. Winter. 2003. Road Ecology: Science and Solutions. Island Press, Washington, D.C., E.U.A.
- Fortes-Corona, I. 2004. Ecología de roedores endémicos de la Isla Cozumel, Quintana Roo, México. Tesis de Licenciatura, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco, México.
- Gilman, E.F. y D.G. Watson. 1993. *Coccoloba diversifolia*. Forestry Services Eds. Miami, Florida, E.U.A.
- Gobierno del Estado de Quintana Roo. 2006. Municipio de Cozumel. <www.qroo.gob.mx/qroo/index.php>. 20 abril de 2007.
- Godínez-Ibarra, O., L. López-Mata. 2002. Estructura, composición, riqueza y diversidad de árboles en tres muestras de selva mediana subperennifolia. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 73: 283-314.
- Gómez-Pompa, A. 1966. Estudios botánicos en la región de Misantla, Veracruz. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México, D.F. 173 p.
- Goosem, M. y S. Turton (Eds.). 2000. Impacts of roads and powerlines on the wet tropics of Queensland World Heritage Area. James Cook University, Cairns, Australia.

- Harper, K., y S.E. Macdonald. 2002. Structure and composition of edges next to regenerating clearcuts in the mixed wood boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 13: 535-546.
- Harper, K., E. Macdonald, P.J. Burton, J. Chen, K.D. Brosofske, S.C. Saunders, E.S. Euskirchen, D.Roberts, M.S.Jaiteh y P. Essen. 2005. Edge-influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19: 1-15.
- Heilman, G.E., J. R. Strittholt, N.C. Slosser y D.A. Dellasala. 2002. Forest fragmentation of the conterminous United States: assessing forest intactness through road density and spatial characteristics. *BioScience* 52: 411-422.
- INEGI 1994. Cozumel, Estado de Quintana Roo. Cuaderno Estadístico Municipal. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Cozumel, Quintana Roo, México.
- Janzen, D. H. 1983. No park is an island: increase interference from outside as park size increases. *Oikos* 41: 402-410.
- Janzen, D. H. 1986. The eternal external threat. Pág. 286-302 en Soulé, M. E. (Ed.). 1986. *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates Publishers. Sunderland, Massachusetts, E.U.A.
- Johnston, R.D. y C.J. Lacey. 1983. Multi-stemmed trees in rainforest. *Australian Journal of Botany* 31: 189-195.
- Kapos, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5: 173-185.
- Klein, B. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology* 70: 1715-1725.
- Laurance, S. G. W. 2006. Rainforest roads and the future of forest-dependent wildlife: A case study of understory birds en Laurance, W. F. y C. Peres (Eds). 2006. *Emerging Threats to Tropical Forests*. The University of Chicago Press. Chicago, Illinois, E.U.A.

- Laurence, W.F., 2000. Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends in Ecology and Evolution* 15: 234-235.
- Laurence, W.F., P. Delamonica, S.G. Laurance, H.L. Vasconcelos y T.E. Lovejoy. 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* 404: 836.
- Laurance, W.F., S.G. Laurance, L.V. Ferreira, J.M. Rankin-de Merona, C. Gascon y T.E. Lovejoy. 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science* 8: 13-16.
- Laurance, W.F., H.E. Nascimento, S.G. Laurance, A.C. Andrade, P.M. Fearnside, J.E.L. Ribeiro y R.L. Capretz. 2005. Rain forest fragmentation and tree proliferation of successional trees. *Ecology* 87: 469-482.
- Laurance, W.F., D. Pérez-Salicrup, P. Delamonica, P. Fearnside, S. D'Angelo, A. Jerzolinski, L. Pohl y T. Lovejoy. 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology* 82: 105-116.
- Lawton, R.O. 1984. Ecological constraints on wood density in a tropical montane rain forest. *American Journal of Botany* 71: 261-267.
- Lewis, S. L. 1998. Treefall gaps and regeneration: a comparison of continuous and fragmented forest in Central Amazonia. Pág. 536 en Benítez-Malvido J. y M. Martínez-Ramos. 2003. Influence of Edge Exposure on Tree Seedling Species Recruitment in Tropical Rain Forest Fragments. *Biotropica* 35: 530-541.
- Lovejoy, T.E., R.O. Bierregaard, J.M. Rankin y H.O.R. Schubart. 2001. Ecological dynamics of tropical forest fragments. Pág. 377-384 en Bierregaard, R.O. Jr., Gascon, C., Lovejoy T., y R. Mesquita (Eds.). 2001. Lessons from Amazonia. The Ecology and Conservation of a Fragmented Forest. Yale University Press, New Heaven, Connecticut, E.U.A.
- MacPhee, R.D.E. y C. Flemming. 1999. Requiem Æternam: the last five hundred years of

- mammalian species extinctions. Pág. 333-372. *en* MacPhee, R.D.E. (Ed.). 1999. Extinctions in Near Time: Causes, Contexts, and Consequences. Kluwer Academic/Plenum Publishers. New York City, New York, E.U.A.
- 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. Pág. 347-357 *en* Bierregaard, R.O. Jr., Gascon, C., Lovejoy T. y R. Mesquita (Eds.). 2001. Lessons from Amazonia. The Ecology and Conservation of a Fragmented Forest. Yale University Press, New Heaven, Connecticut, E.U.A.
- Martínez-Morales, M. 1996. The Cozumel Currasow: Abundance, Habitat Preference and Conservation. M. Ph. Thesis. University of Cambridge. Cambridge, Cambridgeshire, Reino Unido.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54: 179-224.
- May, S. A. y T. W. Norton. 1996. Influence of fragmentation and disturbance on the potencial impact of feral predators on native fauna in Australian forest ecosystems. *Wildlife Research* 23: 387-400.
- Mesquita, R., R. Delamónica y W.F. Laurance. 1999. Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 91: 129-134.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: Implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.

- Murphy, P.G. y A. E. Lugo. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean islands. Pág 9-34. *en* Bullock S. H., H. A. Money y E. Medina. 1995. Seasonally Dry Tropical Forests. Cambridge University Press. Cambridge, Cambridgeshire, Reino Unido.
- Patiño-Conde, P. 2007. Estructura y composición de árboles y lianas de la selva mediana subcaducifolia de la Isla Cozumel. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Morelia, Michoacán, México.
- Pennington T.D. y J. Sarukhán. 1998. Árboles Tropicales de México. Universidad Nacional Autónoma de México. D.F., México.
- Pérez, E. 2005. Estructura, biomasa y dinámica de árboles en bosques medianos que siguen un gradiente de precipitación, en el sur de la península de Yucatán. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. Morelia, Michoacán, México.
- Perdomo-Velázquez, H. 2006. Caminos como barreras para el movimiento de aves de sotobosque en la selva mediana subcaducifolia en la Isla Cozumel. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. Morelia, Michoacán, México.
- Peters, H.A. 2001. *Clidemia hirta* invasion at the Pasoh Forest Reserve: An unexpected plant invasion in an undisturbed tropical forest. *Biotropica* 33: 60-68.
- Putz, F. E., P. D. Coley, K. Lu, A. Montalvo, y A. Aiello. 1983. Uprooting and snapping of trees structural determinants and ecological consequences. *Canadian Journal of Forest Research* 13: 1011-1020.
- Reichman, O. J., J. H. Benedix Jr., y T. R. Seastedt. 1993. Distinct animal-generated edge effects in a tallgrass prairie community. *Ecology* 74: 1281-1285.
- Rich, A.C., D. S. Dobkin y L. J. Niles. 1994. Defining forest fragmentation by corridor width: the influence of narrow forest-dividing corridors on forest-nesting birds in southern New Jersey. *Conservation Biology* 8: 1109-1121.

- Riswan, S. y L. Hartanti. 1995. Human impacts on tropical forest dynamics. *Vegetatio* 121: 41-52.
- Romero-Nájera, I. 2004. Distribución, abundancia y uso de hábitat de *Boa constrictor* introducida a la isla Cozumel. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. Morelia, Michoacán, México.
- Rzedowski, J. y M. Equihua. 1987. Atlas Cultural de México: Flora. Secretaría de Educación Pública-Instituto Nacional de Antropología e Historia-Planeta. México, D.F.
- Saunders, D.A., R.J. Hobbs y C.R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- Scariot, A. 1999. Forest fragmentation effects on palm diversity in central Amazonia. *Journal of Ecology* 87: 66-76
- Segura, G., P. Balvanera, E. Durán y A. Pérez. 2003. Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology* 169: 259-271.
- Seiler, A. y I.-M. Eriksson. 1995. New approaches for ecological consideration in Swedish road planning. Pág. 253-256 en Canters, K., A. Piepers y A. Hendriks-Heersma (Eds.). 1995. Proceedings of the international conference on “Habitat fragmentation, infrastructure and the role of ecological engineering”, Maastricht y Den Haag, Ministry of Transport, Public Works and Water Management, Road and Hydraulic Engineering Division, Delf, Holanda.
- Siegentahler, S., B. Jackes, S. Turton y M. Goosem. 2000. Edge effects of roads and powerline clearings on rainforest vegetation. Pág. 46-64 en M. Goosem y S. Turton (Eds.). 2000. Impacts of roads and powerlines on the wet tropics of Queensland World Heritage Area. James Cook University, Cairns, Australia.

- Sizer, N. y E. Tanner. 1999. Responses of woody plants seedlings to edge formation in a lowland tropical forest, Amazonia. *Biological Conservation* 91: 135-142.
- SMN 2005. Datos históricos de ciclones tropicales. Servicio Meteorológico Nacional. Comisión Nacional del Agua. México. <smn.cna.gob.mx>. 10 de abril de 2007.
- Trombulak, S. C. y C. A. Frissell. 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology* 14: 18-30
- Téllez-Valdés, O. y E. F. Cabrera-Cano. 1987. Listados Florísticos de México. VI. Flórula de la Isla de Cozumel, Quintana Roo. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. D.F., México.
- Van Bloem, S. J., P. G. Murphy, A. E. Lugo, R. Ostertag, M. Rivera Costa, I. Ruiz Bernard, S. Molina Colón y M. Canals Mora. 2005. The influence of hurricane winds on caribbean dry forest structure and nutrient pools. *Biotropica* 37: 571-583.
- Van Bloem, S. J., P. G. Murphy y A. E. Lugo. 2007. A link between hurricane-induced tree sprouting, high stem density and short canopy in tropical dry forest. *Tree Physiology* 27: 475-480.
- Yanher, R.M. 1998. Changes in wildlife communities near edges. *Conservation Biology* 2: 333-339.
- Walter, H. S. 2004. The mismeasure of islands: implications for biogeographical theory and the conservation of nature. *Journal of Biogeography* 31: 177-197.
- Williams-Linera, G. 1990. Origin and early development of forest edge vegetation in Panama. *Biotropica* 22: 235-241.
- Williams-Linera, G., V. Domínguez-Gastelú y M. E. García-Zurita. 1998. Microenvironment and floristics of different edges in a fragmented tropical rainforest. *Conservation Biology* 12: 1091-1102.

Zhu, H., Z.F. Xu, H. Wang y B.G. Li. 2004. Tropical rain forest fragmentation and its ecological and species diversity changes in southern Yunnan. *Biodiversity and Conservation* 13: 1355-1372.

Zimmerman J.K., E.M. Everham III, R.B. Waide, D.J. Lodge, C.M. Taylor and N.V.L. Brokaw. 1994. Responses of trees species to hurricane winds in subtropical wet forest in Puerto Rico: implications for tropical life histories. *Journal of Ecology* 82: 911-922.