



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN GEOGRAFÍA

FACULTAD DE FILOSOFÍA Y LETRAS E INSTITUTO DE GEOGRAFÍA

GEOGRAFÍA AMBIENTAL

El efecto borde: causas y consecuencias ecológicas
en comunidades fragmentadas de un bosque templado.
Sierra de Monte Alto, Estado de México.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE
DOCTOR EN GEOGRAFÍA

PRESENTA:
CARLOS GRANADOS PELÁEZ

DIRECTOR DE TESIS:
Dr. Arturo García Romero
Instituto de Geografía

Ciudad Universitaria, CD. MX.

octubre 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

El efecto borde: causas y consecuencias ecológicas
en comunidades fragmentadas de un bosque templado.
Sierra de Monte Alto, Estado de México.

por
CARLOS GRANADOS PELÁEZ

Una tesis presentada de conformidad con los requisitos
para el grado de Doctor en Geografía
Facultad de Filosofía y Letras
Universidad Nacional Autónoma de México

© Copyright por Carlos Granados-Peláez, 2019

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido realizado gracias a la financiación proporcionada por los proyectos PAPIIT IN300911, IN301414 y IN301218 otorgados por la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la UNAM; así como al Programa de becarios del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT).

DEDICATORIA

La finalización de este trabajo de investigación no hubiese sido posible sin la ayuda y el soporte técnico, económico y humano de varias personas e instituciones a las que quisiera dejar patente mi más sincero agradecimiento.

En primer lugar, quiero agradecer profundamente el apoyo logístico, pero sobre todo moral del director de esta tesis el Dr. Arturo García Romero. Gracias, maestro y amigo por enseñarme a disfrutar de la construcción del conocimiento y mostrarme la investigación como una forma de crecimiento personal y académico, gracias por su infinita paciencia y su gran calidad humana.

A los profesores que conformaron mi Comité Tutoral, Dr. Oswaldo Téllez y al Dr. José López, por mostrar siempre un interés en saber cómo iba avanzando el proyecto de tesis, y por su colaboración con todo tipo de información que en su momento solicité.

A mis compañeros de cubículo por su ayuda desinteresada, por haberme brindado su valioso tiempo, trabajo y dedicación, gracias por su apoyo constante.

A mis padres por escucharme y brindarme momentos y espacios que permitieran hacer frente a la rutina, sus incontables demostraciones de apoyo y por haberme compartido el regalo de la vida.

Por otra parte, quisiera agradecer a las instituciones que han contribuido para que esta tesis haya sido posible. En primer lugar, quiero dar las gracias a la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Filosofía y Letras y a el Instituto de Geografía por su apoyo logístico y económico. También mi más sincero agradecimiento a la Comisión Nacional de Ciencia y Tecnología por haberme otorgado la beca para realizar los estudios de doctorado.

Finalmente, quiero agradecer a mis hijos Carlos y Leonardo, ruego a Dios puedan entender mi ausencia y les proteja en esta asombrosa aventura llamada vida.

*"¿A dónde debemos ir
los que vagamos por este yermo,
para encontrar lo mejor de nosotros?"*

*(Primer historiador,
Mad Max: Furia en el camino)*

RESUMEN

La fragmentación de hábitats debida a la deforestación origina profundos cambios en los procesos ecológicos; uno de estos cambios es el efecto de borde, el cual consiste en la generación de microclimas variables, de condiciones edáficas dinámicas y de redistribuciones poblacionales de las especies vegetales a través del tiempo en los bordes de los fragmentos forestales, donde el bosque natural entra en contacto con la matriz externa caracterizada por un tipo de hábitat que es distinto al forestal. El objetivo de este trabajo fue caracterizar el desarrollo de borde en fragmentos forestales, a partir de indicadores de la configuración espacial, ambientales y antropogénicos; y su relación con la respuesta funcional de las plantas en zonas templadas. Para desarrollar esta investigación, se seleccionó un cuadrante de 692 km² que delimita a los fragmentos del bosque de pino-encino de la vertiente norte de la sierra de Monte Alto. Para evaluar los cambios en la vegetación a lo largo del gradiente borde-interior se seleccionaron un total de 29 fragmentos, en cada uno de ellos se estableció un transecto perpendicular al borde de 2 m de ancho y longitud variable (de 50 a 250 m) dependiendo de la dimensión de los fragmentos. Cada transecto se dividió en parcelas de muestreo contiguas de 10m x 2m (20m²) las cuales se denominaron 'segmentos'. En cada segmento se tomó registro de las especies de árboles y arbustos, así como algunos atributos florísticos. Para identificar los factores biofísicos y socioeconómicos que controlan los cambios en la vegetación se registró la información de las variables microambientales en cada segmento, mientras que las variables que describen las presiones antropogénicas se registraron a lo largo del transecto. Los resultados indicaron la existencia de un gradiente borde-interior que impacta más en la composición vegetal de los bosques que en su estructura. Se identificó la existencia de un área de borde (≤ 50 m) con valores altos de composición (diversidad, riqueza y abundancia), un área núcleo (> 100 m) que a diferencia del borde mostró valores más bajos de composición, y entre ambas un área de transición (> 50 a 100 m) con solapamiento de especies de exterior e interior, aunque con una mayor similitud estadística con el área núcleo. La clasificación y posterior ordenación de la

vegetación reconoció la incidencia de dos grupos de especies de plantas: uno de borde y el otro de interior. La preferencia de estos grupos se correlacionó con la variabilidad de los factores ambientales asociada con el gradiente borde-interior, principalmente con los cambios en la humedad del suelo, la humedad ambiental y la exposición a la luz (apertura del dosel y factor del sitio global) en el área de borde de los fragmentos, y con la cobertura de la hojarasca, la profundidad de la basura, la pendiente y la temperatura del aire y del suelo en las áreas de interior de los fragmentos forestales. Los resultados revelaron, además, presencia de tres tipos composicionales de borde; un tipo composicional de borde 1, caracterizado por un borde de bajo contraste con un sotobosque denso; un tipo composicional de borde 2, determinado por un borde de alto contraste con madroños y encinos, sin sotobosque; y un tipo composicional de borde 3, definido por un borde de bajo contraste con un sotobosque incipiente. El factor que determinó la composición de especies en las áreas de borde fue la variación microambiental (apertura del dosel, capa de hojarasca) y dichas variaciones son mediadas por las propiedades del paisaje, es decir la conectividad, la forma y el tamaño de los fragmentos. En cuanto al proceso de reclutamiento de las especies en el gradiente borde-interior, se encontró una mayor abundancia de brinzales de encinos a distancias menores a 50 m del borde de los fragmentos, coincidentes con las características ambientales de los bordes. Esto permite relacionar la importancia de las áreas de borde con el mantenimiento y conservación de ecosistemas forestales.

Palabras clave: Fragmentación, efecto de borde, bosque de pino-encino, estructura y composición vegetal, estructura paisajística, análisis multivariantes.

SUMMARY

Habitat fragmentation due to deforestation causes profound changes in ecological processes; One of these changes is the edge effect, which consists of the generation of variable microclimates, dynamic edaphic conditions and population redistributions of plant species overtime at the edges of forest fragments, where the natural forest enters contact with the external matrix characterized by a type of habitat that is different from the forest. The aim of this work was to characterize the development of edge in forest fragments, based on indicators of spatial, environmental and anthropogenic configuration; and its relationship with the functional response of plants in temperate zones. To develop this investigation, a quadrant of 692 km² was selected that delimits the fragments of the pine-oak forest on the northern slope of the Monte Alto mountain range. To evaluate the changes in vegetation along the border-interior gradient, a total of 29 fragments were selected, in each of them a transect perpendicular to the edge of 2 m wide and variable-length (50 to 250m) was established. depending on the size of the fragments. Each transect was divided into adjacent 10m x 2m (20m²) sampling plots which were called segments. In each segment, a record was taken of the species of trees and shrubs, as well as some floristic attributes. To identify the biophysical and socioeconomic factors that control the changes in the vegetation, the information of the microenvironmental variables in each segment was recorded, while the variables describing the anthropogenic pressures were recorded along the transect. The results indicated the existence of a border-interior gradient that impacts more on the vegetation composition of the forests than on its structure. The existence of a border area ($\leq 50\text{m}$) with high composition values (diversity, richness, and abundance), a core area ($>100\text{m}$) was identified, which unlike the border showed lower composition values, and between both a transition area (>50 to 100m) with overlapping of exterior and interior species, although with a greater statistical similarity with the core area. The classification and subsequent management of the vegetation recognized the incidence of two groups of plant species: one on the edge and the other on the inside. The preference of these groups was

correlated with the variability of the environmental factors associated with the border-interior gradient, mainly with changes in soil moisture, environmental humidity and exposure to light (canopy opening and global site factor) in the edge area of the fragments, and with the litter cover, the depth of the garbage, the slope and the temperature of the air and soil in the interior areas of the forest fragments. The results also revealed the presence of three compositional types of edge; a compositional type of edge 1, characterized by a low contrast edge with a dense undergrowth; a compositional type of border 2, determined by a high contrast border with arbutus and holm oaks, without undergrowth; and a compositional type of edge 3, defined by a low contrast edge with an incipient undergrowth. The factor that determined the composition of species in the border areas was the microenvironmental variation (canopy opening, litter layer) and these variations are mediated by the landscape properties, the connectivity, the shape and the size of the fragments. As for the recruitment process of the species in the border-interior gradient, a greater abundance of oak groves was found at distances less than 50 m from the edge of the fragments, coinciding with the environmental characteristics of the edges. This allows the importance of border areas to be related to the maintenance and conservation of forest ecosystems.

Keywords: Fragmentation, edge effect, pine-oak forest, structure and composition plant, landscape structure, multivariate analysis.

“...Oh, you can't help that, said the Cat, we're all mad here. I'm mad. You're mad. How do you know I'm mad? said Alice. You must be, said the Cat, or you wouldn't have come here.”

*(Lewis Carroll,
Alice's adventures in Wonderland)*

ÍNDICE GENERAL

Agradecimientos	II
Dedicatoria	IV
Resumen	VI
Summary	VIII
Índice General	XI
Índice de Figuras	XIV
Índice de Tablas	XVI
Introducción	1
Área de estudio	4
Objetivos del estudio	6
Estructura de la tesis	7
Capítulo 1. Marco teórico-conceptual	13
1.1 Áreas de borde	14
1.2 Clasificación de los bordes	17
1.3 Efecto de borde	18
1.4 Formación de las áreas de borde	20
1.4.1 Estructura del paisaje	20
1.4.1.1 Área de los fragmentos	21
1.4.1.2 Aislamiento de los fragmentos	22
1.4.2 Factores antropogénicos	22
1.5 Efecto de borde y consecuencias sobre la diversidad	23
1.5.1 Variaciones micro ambientales	23
1.5.2 Respuesta funcional de las plantas	24
1.5.2.1 Grupos funcionales	25
1.5.2.2 Clasificación de los grupos funcionales	26

1.5.3 Efectos sobre el reclutamiento de las especies	28
1.6 Referencias	20
Capítulo 2. Identificación y caracterización de los bordes.....	35
2.1 Introducción.....	36
2.2 Metodología.....	38
2.2.1 Cartografía y diagnóstico de la fragmentación	38
2.2.2 Muestreo de campo.....	38
2.2.3 Extensión y las características	39
2.2.4 Diagnóstico del efecto de borde a escala de paisaje	40
2.3 Resultados.....	40
2.3.1 Características espaciales, de composición vegetal y de estructura	40
2.3.2 Respuesta de la vegetación al efecto de borde	41
2.3.3 Áreas de borde, transición y núcleo.....	44
2.3.4 Efecto de borde a escala de paisaje	47
2.4 Discusión	50
2.5 Conclusiones.....	52
2.6 Referencias	53
Capítulo 3. Determinación de grupos funcionales y vulnerabilidad al borde	57
3.1 Introducción.....	58
3.2 Metodología.....	60
3.2.1 Muestreo de campo.....	60
3.2.2 Análisis de datos	61
3.2.2.1 Relación de grupos de plantas y tamaño de los fragmentos	61
3.2.2.2 Cálculo de la vulnerabilidad de las especies al efecto borde.....	62
3.2.2.3 Identificación de grupos funcionales de plantas.....	63
3.3 Resultados	63
3.3.1 Grupos de plantas y tamaño de los fragmentos	63
3.3.2 Vulnerabilidad de las especies al efecto borde	68
3.3.3 Grupos funcionales de respuesta	70
3.4 Discusión	72
3.5 Conclusión	75

3.6 Referencias	75
Capítulo 4. Evaluación de las dinámicas multicausales de las áreas de borde.....	81
4.1 Introducción	82
4.2 Metodología	86
4.2.1 Muestreo	86
4.2.2 Obtención de variables	86
4.2.3 Determinación de tipos composicionales de borde	88
4.2.4 Evaluación de los causales en los tipos composicionales de borde	89
4.2.5 Evaluación de la dinámica multicausal de los efectos de borde	90
4.3 Resultados	92
4.3.1 Tipos composicionales de borde	92
4.3.2 Causales en los tipos de composicionales de borde	96
4.3.3 Evaluación de la dinámica multicausal de los efectos de borde	97
4.4 Discusión	100
4.5 Conclusiones	104
4.6 Referencias	105
Capítulo 5. Implicaciones del efecto borde en el reclutamiento del encino	110
5.1 Introducción.....	111
5.2 Metodología	114
5.2.1 Muestreo	114
5.2.2 Análisis de los datos	117
5.3 Resultados	121
5.4 Discusión	127
5.5 Referencias	131
Conclusión general	138
Apéndice S1	142
Apéndice S2	143
Apéndice S3	145

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Hoja de ruta de la tesis	7
Figura 1.1 El proceso de fragmentación del hábitat	15
Figura 1.2 Zonificación de un fragmento como resultado la gradación ambiental	16
Figura 1.3 El contraste en la estructura del hábitat en la interfaz entre la vegetación natural y las parcelas de cultivo	18
Figura 2.1 Análisis de componentes principales con 22 variables de composición vegetal y estructura de los bosques de pino-encino	42
Figura 2.2 Distribución de las variables de la composición	43
Figura 2.3 Análisis de conglomerados a partir de la abundancia	45
Figura 2.4 Clasificación de los fragmentos de bosque según el impacto de la extensión de las áreas de borde, transición y núcleo en su estructura espacial	49
Figura 3.1 Análisis bidireccional de las especies indicadoras de los 29 fragmentos de bosque en relación con los valores de importancia de las especies	64
Figura 3.2 Resultados del análisis TWINSpan y el análisis de correspondencia suspendida	67
Figura 3.3 Índices de vulnerabilidad de las especies a lo largo del gradiente borde-interior	69
Figura 3.4 Diagramas de análisis de correspondencia canónica de sectores, especies y variables ambientales para fragmentos grandes, medianos y pequeños	71
Figura 4.1 Transecto borde-interior de 50m de largo	87
Figura 4.2 Relaciones hipotéticas entre variables latentes y observadas utilizadas en el modelo de ecuaciones estructurales	91
Figura 4.3 Resultados del análisis de especies de indicador de dos vías (TWINSpan) para 29 fragmentos de bosque	92

Figura 4.4 Perfil de vegetación de los tipos de borde de composición identificados por el TWINSpan a lo largo de un transecto de borde interior de 50 m	94
Figura 4.5 Presencia de especies y diferencias en los tipos composicionales de borde identificados por un TWINSpan en 29 fragmentos de bosque de pino-encino	95
Figura 4.6 Resultados del análisis de correspondencia de especies y tipos composicionales de borde en 29 fragmentos de bosque de pino-encino	98
Figura 4.7 Modelo final de mejor ajuste que describe las relaciones del paisaje, la presión antropogénica y las variables micro ambientales con los tipos composicionales de borde	99
Figura 5.1 Histogramas de frecuencia para el tamaño, índice de forma, conectividad y cobertura forestal de los 29 fragmentos de bosque templado dominado por encinos	115
Figura 5.2 Densidad de brinzales de encino (n/parcela) en función de un término autocovariado que cuantifica el número medio de brinzales en parcelas vecinas de primer orden	120
Figura 5.3 Correlogramas (I de Moran) de los residuos de los GAM no espaciales y autocovariables	122
Figura 5.4 Diagramas de diagnóstico para el GAM	123
Figura 5.5 Diagrama de funciones suavizadas ajustadas (<i>Smooth</i>) de modelos aditivos generalizados multivariados (GAM) para el efecto de borde en la densidad de brinzales para fragmentos de tamaño pequeño, fragmentos de tamaño grande, fragmentos de forma simple y fragmentos conectados	126

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 2.1 Resultados (<i>p</i> -values) de ANOVA de las 7 variables que forman a la componente composición para las áreas de borde, transición y núcleo	44
Tabla 2.2 Preferencias de las especies entre las áreas de borde, transición y núcleo	47
Tabla 2.3 Distribución y características espaciales de los fragmentos de bosque de pino-encino	48
Tabla 3.1 Composición de las diferentes clases de tamaño de fragmentos	65
Tabla 3.2 Valores para los índices de similitud de Jaccard y Morisita entre clases de tamaño de fragmentos	65
Tabla 4.1 Características de la composición de especies de los tres tipos composicionales de borde identificados con los 29 fragmentos de bosque de pino-encino	92
Tabla 5.1 Geometría de fragmentos (tamaño y forma), conectividad de fragmentos y composición del paisaje (cobertura forestal y diversidad de matriz), en 29 fragmentos de bosque templado	116
Tabla 5.2. Distribución de brinzales en parcelas y transectos, incluyendo frecuencia (5) y abundancia (número de brinzales / parcelas)	118
Tabla 5.3 Variables de configuración y composición del paisaje y sus respectivas categorías utilizadas para tener en cuenta los efectos de borde en el reclutamiento de brinzales de encino	119
Tabla 5.4 Factores de variación inflada y correlaciones de Spearman por pares entre los predictores de GAM	124
Tabla 5.5 Conjunto de GAM candidatos que representan la densidad de brinzales de encino, con un peso acumulado del 99%	124
Tabla 5.6 Funciones suavizadas incluidas en el modelo de abundancia del mejor GAM	125

INTRODUCCIÓN

Las áreas de bordes se encuentran entre las estructuras ecológicas más estudiadas por varios aspectos; por una parte, los bordes forestales son componentes comunes y característicos de los paisajes modernos, llegando a ser cuantitativamente relevantes, ocupando aproximadamente 1/3 de la superficie boscosa; por otra parte, las respuestas de las especies nativas al borde resultan claves para entender la estructura y funcionamiento de los ecosistemas en paisajes fragmentados. Por lo que, cualquier esfuerzo para la conservación de los bosques y el uso y del suelo tendrá que considerar a los bordes como parte integral del bosque.

Esta investigación tuvo como objetivo caracterizar el desarrollo de bordes en fragmentos de bosque de pino-encino, ubicados en la vertiente norte de la sierra de Monte Alto, Estado de México, desde una perspectiva integral; evaluando los cambios en la composición y estructura, así como la presencia y distribución de grupos funcionales y los procesos relacionados como el establecimiento y reclutamiento de las especies que caracterizan a las comunidades vegetales de borde a lo largo del gradiente ambiental borde-interior. Se otorga especial interés al conocimiento de los factores causales del efecto borde, incluyendo los parámetros espaciales (tamaño, forma y aislamiento), ambientales (morfológicos, microclimáticos y edáficos) y antrópicos (tipos de presiones e intensidad), que a escala de fragmento y de paisaje inciden en la conformación de bordes.

El interés por el área se justifica porque es representativa de una problemática ambiental que es común al conjunto de las áreas serranas del centro del país, donde no obstante las limitantes de carácter morfológico y climático, la disponibilidad de suelos fértiles, agua y recursos forestales motivaron la expansión histórica de los aprovechamientos agrícolas, pecuarios, forestales y, destacando por su significado para el área, la explotación del carbón vegetal. En la actualidad el área refleja los impactos causados por los procesos de deforestación y reducción del hábitat forestal. El problema se agrava al considerar que los remanentes forestales exhiben distintos grados de fragmentación y deterioro, situación común a muchas otras áreas que han

sido estudiadas y para las cuales se han obtenido resultados que nos alertan sobre la magnitud del problema. El estudio que se presenta a continuación viene no solo a completar el conocimiento de las áreas de borde, significa también un cambio de perspectiva y de método, así como la introducción de nuevas técnicas de obtención de datos, de interpretación y de expresión de resultados.

Se partió de considerar a los bordes forestales como ecotonos o áreas de transición dispuestas en los márgenes de los fragmentos de hábitats naturales que combinan aspectos tanto del sistema adyacente al fragmento, como de su espacio interior. Unas de las consecuencias involucran cambios en la abundancia, composición, estructura y distribución de especies, causadas directamente por el cambio en las condiciones físicas cercanas al borde y por la tolerancia fisiológica de las especies a los efectos de borde en los fragmentos forestales. Un enfoque que resultó útil para la comprensión del funcionamiento de las especies que tienen un papel semejante en el funcionamiento en el ecosistema o una respuesta similar frente a los factores ambientales en relación con los bordes, es la definición de grupos funcionales. Específicamente este enfoque permitió determinar cómo las comunidades del bosque templado responden, tanto a los cambios ambientales, como a la permeabilidad de los bordes y a la calidad de la matriz circundante; así como profundizar en la evaluación de los impactos positivos y negativos que los ambientes de borde provocan sobre la respuesta funcional de las especies, su distribución y su capacidad de adaptación y vulnerabilidad frente a los cambios.

Por otra parte, la investigación otorgó una atención especial a los factores que determinan la formación y extensión de los bordes en fragmentos forestales, las características de la composición florística y estructura de las comunidades, su funcionalidad y capacidad de regeneración. Se observó que la dinámica ecológica es compleja debido a la diversidad de factores que intervienen en su formación, así como a la manera diferencial y cambiante de su comportamiento a lo largo del gradiente borde-interior. Entre estos factores cabe destacar al conjunto de las condiciones físicas (insolación, luminosidad, temperatura, humedad, etc.) que alteran la disponibilidad de los recursos y los regímenes de perturbación que caracterizan a los ambientes de borde. El interés de estos cambios radica en las modificaciones biológicas que pueden provocar en algunos atributos florísticos y procesos ecológicos, que a su vez impactan en la estructura y funcionamiento de las comunidades vegetales al interior de los fragmentos.

Otro de los factores abordados fue el de la configuración espacial de los elementos del paisaje, tales como el tamaño de los fragmentos (relacionado con la cantidad de hábitat disponible), la forma (asociada a la cantidad del hábitat que está expuesta a la matriz) y la conectividad (ligada a la posibilidad de dispersión de los organismos entre los fragmentos), así como a la influencia de la matriz externa. Estos factores resultan particularmente críticos para la conservación de la biodiversidad, la estructura, la composición, el establecimiento y las interacciones entre las especies vegetales en ambientes de borde.

El estudio abordó también el caso de los factores antrópicos, asociados con las actividades que realizan los grupos humanos dentro y fuera de los fragmentos, los cuales tienen un profundo impacto en las comunidades vegetales de borde; esto es debido a que matrices antrópicas (agrícolas, ganaderas y urbanas) generan ambientes altamente contrastantes, donde las variaciones de las variables físicas suponen condiciones de estrés que limitan el establecimiento de algunas especies. A menudo estas condiciones favorecen la aparición de especies invasoras o malezas que pueden reproducirse y dispersarse con éxito en este tipo de ambientes. Incluso, se encontró que el tipo y la distancia de penetración de los efectos de borde son modulados por los factores antrópicos, de los cuales depende el desarrollo de bordes con características contrastantes, tanto en estructura como en composición.

El análisis de los factores permitió reconocer que la exposición a la matriz externa modifica las interacciones interespecíficas (herbívora), las condiciones ambientales del sitio (suelo y microclima) y la intensidad de las perturbaciones humanas; provocando en consecuencia, graves alteraciones en algunos procesos ecológicos, como la capacidad de establecimiento de especies. Esto se ha explicado entre otras cosas, por la alta depredación y la baja producción de semillas, la alta mortalidad de plántulas y brinzales, la limitada viabilidad de los propágulos y la ausencia de animales dispersores; que incide en las distintas etapas del reclutamiento, incluyendo el rebrote y el crecimiento de las plántulas y brinzales.

En conformidad con este planteamiento, se realizó un análisis de la distribución de los brinzales de encinos en el gradiente borde-interior. Los resultados determinaron que el éxito del reclutamiento vegetal depende de factores ambientales que ocurren a diferentes escalas espaciales y temporales, que interactúan con los atributos de las plantas (síndrome de dispersión de semillas o sensibilidad a la luz) y determinan procesos ecológicos (competencia con especies

invasoras y la herbívora) importantes para el establecimiento de las plantas en paisajes fragmentados.

No obstante, el efecto nocivo que los bordes pueden tener sobre las comunidades vegetales al interior de los fragmentos y el carácter multiescalar de los factores causales que intervienen, la mayoría de los estudios reportados utilizan enfoques tradicionales que analizan los factores de manera independiente. Por ello, en la presente investigación se optó por la aplicación de modelos multivariados, lo cuales permiten considerar los factores causales y su relación con la respuesta diferencial de la vegetación sobre la formación de distintos tipos de borde. De esta manera se logró abordar los efectos de manera conjunta, permitiendo a través de la integración de factores, un mejor entendimiento de los impactos positivos y negativos, y las relaciones causales entre variables.

En este sentido, el estudio se pretendió organizar y analizar la información de los cambios en una comunidad forestal afectada por la generación de áreas de borde; incluyendo las modificaciones ambientales, las respuestas diferenciales de las plantas y la alteración de procesos ecológicos, así como los factores asociados a su formación. El estudio dio respuesta a diversas preguntas que a nuestro juicio habían quedado abiertas; por ejemplo, dado que los bordes están asociados a cambios potenciales en la composición, estructura y funcionamiento de la biodiversidad, se reconocieron cuáles son los componentes de la comunidad que han mostrado mayor sensibilidad al efecto de borde y cómo afecta la segregación espacial del hábitat el desarrollo de los bordes. Por otra parte, fue posible establecer la magnitud y las tendencias del problema, su vinculación a factores causales de índole natural y cultural, así como los parámetros espaciales, ambientales y antrópicos son más importantes, en función de los hábitats de borde que provocan.

ÁREA DE ESTUDIO

El área bajo estudio se localiza en el sector más septentrional de la sierra Monte Alto, el cual se encuentra constituido por el estratovolcán La Bufa, con 3600 m de altitud, y un amplio abanico de productos piroclásticos asociado con una densa y extensa red de drenaje de los tipos dendrítico, paralelo y recto; lo que indica el control estructural, que ha dado lugar a la compartimentación del relieve en una serie de valles y crestas (Apéndice S1).

Las principales corrientes son los ríos San Jerónimo, Las Animas, Los Sabios y El Oro que se caracterizan por tener cabeceras extensas con cañadas profundas, que dejan entre sí divisorias estrechas en las cimas de la sierra, desembocando en la presa Taxhimay. Este drenaje está ampliamente desarrollado y forma ramales de régimen perenne e intermitente.

La configuración actual del área bajo estudio es compleja, tanto a la combinación de elementos bióticos y abióticos (relieve, litología, clima, vegetación y suelos) que le imprimen una diversidad de ambientes naturales, como a un extenso legado histórico de diversas actuaciones humanas que han incidido sobre su dinámica. Cabe destacar que, debido al alto valor agrícola de los suelos, ocurrió una importante expansión del cultivo de cereales, legumbres, hortalizas y forrajes, principalmente en las planicies aluviales y en las divisorias y laderas tendidas de los barrancos del piedemonte, actividad que ha sido asociada a la destrucción parcial del espacio arbolado. Esta situación explica porque en la actualidad la superficie forestal haya sido reducida, y que se distribuya en su mayor parte replegada en las laderas y cumbres de la sierra, donde conforma masas aisladas dominadas por árboles de tamaño medio (*Crataegus*, *Arbutus*) y estratos arborescentes (*Buddleia*) que dan cuenta del intenso uso del que han sido objeto.

Las actividades forestales, aunque también han sido de importancia en la transformación del paisaje, estas no han sido constante, ya que el desarrollo histórico de la economía y la sociedad ha motivado la alternancia de etapas de conservación y destrucción del espacio arbolado. Los usos forestales se adaptaron a las nuevas demandas, pero manteniendo una gran continuidad con el pasado como es el caso del carboneo, el ramoneo y las quemas, así como otras prácticas ligadas a la supervivencia de los primeros pobladores de la cuenca, tales como la recolección de diversos productos del bosque y la obtención de leña como combustible. Sin embargo, en la última década las poblaciones forestales están experimentando un ligero incremento de sus superficies por efecto de repoblaciones (en fragmentos reducidos) tanto privada como estatal. Además, las entidades locales y los particulares parecen estar acogiendo positivamente los programas forestales, transformando antiguas tierras de labor, barbechos y pastizales en terrenos forestales.

OBJETIVOS

Objetivo general

Caracterizar el desarrollo de borde en fragmentos forestales, a partir de indicadores de la configuración espacial, ambientales y antropogénicos; y su relación con la respuesta funcional de las plantas en zonas templadas.

Objetivos Específicos

- i. Caracterizar las áreas de borde a partir de atributos de la composición y estructura de comunidades vegetales en fragmentos de pino-encino.
- ii. Determinar la distribución de grupos funcionales de respuesta al efecto de borde, mediante factores ambientales y antropogénicos, así como sus umbrales de establecimiento y su vulnerabilidad, en el gradiente borde-interior.
- iii. Identificar los factores que determinan la variabilidad de la composición de las comunidades vegetales de borde con el uso de modelos de ecuaciones estructurales en fragmentos de pino-encino.
- iv. Evaluar la regeneración de las principales especies de encinos, a partir de la abundancia de brinzales, así como su asociación con atributos de los fragmentos forestales y la composición de la matriz.

Capítulo 2. IDENTIFICACIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE LOS BORDES

La intención principal de este capítulo fue demostrar la existencia de una diferenciación de ambientes que sean atribuidos de manera directa a los efectos de borde sobre los remanentes del bosque de pino-encino. Se tuvo el particular interés por identificar, caracterizar y cartografiar las áreas de borde, así como los cambios en los atributos de la composición y estructura de las comunidades vegetales, en fragmentos de bosque con distintas características espaciales. Para ello, se inició con la elaboración de un mapa de fragmentos de bosque de pino-encino para el área que comprende la cuenca del río San Jerónimo. El mapa se obtuvo mediante una interpretación de ortofotos digitales de alta resolución (2 x 2 m), la cual fue actualizada con imágenes del Servicio de Imágenes del Planeta Google Earth™ de 2014.

Los aspectos de configuración tienen alto impacto en la conformación de áreas de borde, por lo tanto, a partir del mapa de fragmentos de pino-encino, se obtuvieron las medidas de la configuración espacial de los fragmentos a escala de paisaje, específicamente se consideraron diversas métricas que hacen referencia al área, la forma y la proximidad/aislamiento entre fragmentos. Posteriormente, se seleccionaron 29 fragmentos de bosque de pino-encino, cuyos atributos espaciales son representativos de la variabilidad al interior del área de estudio. En cada uno de los fragmentos se levantaron transectos borde-interior para el muestreo detallado de algunos procesos generales del efecto borde, tales como cambios en los atributos de la vegetación. Sobre cada transecto se tomó registro de todos los individuos arbóreos y arbustivos interceptados y en cada uno de ellos se tomó registro de sus atributos estructurales, como por ejemplo el DAP, la talla, la edad y la cobertura; además de su distancia al borde. La información de la vegetación obtenida fue procesada a partir de criterios para evidenciar la existencia de patrones de respuesta al efecto borde.

Para la caracterización y determinación de la amplitud de los bordes, se utilizaron análisis estadísticos multivariantes, con la finalidad de obtener los atributos florísticos más sensibles al efecto de borde, así como la amplitud promedio de las franjas espaciales de borde en los fragmentos. Con esta información fue posible cartografiar la composición interna de los fragmentos forestales y evaluarla en términos de su grado de perturbación.

La determinación de las áreas de borde y de los atributos de la vegetación más sensibles al efecto de borde fueron el punto de partida de la tesis, ya que esta información se utilizó posteriormente como base para analizar los procesos específicos del borde sobre la

funcionalidad de las comunidades forestales (Capítulo III), así como el posible vínculo entre la respuesta funcional y los factores ambientales en estas comunidades (Capítulo IV).

Los resultados del capítulo fueron publicados como artículo científico en la revista *Caldasia* (revista internacional indexada con factor de impacto), con lo cual se cubrió con el “artículo de requisito” que requiere el Programa de Doctorado en Geografía. Este artículo contó con la coautoría del tutor principal de la tesis y del Dr. David Serrano Giné (Universidad Rovira i Virgili, Tarragona, España), con quien se realizó una estancia de investigación que derivó en la aplicación de diversas herramientas de SIG y distintos módulos del programa informático Fragstats para el análisis espacial que se presenta en los resultados del artículo.

Capítulo 3. DETERMINACIÓN DE GRUPOS FUNCIONALES Y VULNERABILIDAD AL BORDE

Este capítulo aborda la respuesta funcional y sus niveles de vulnerabilidad de las especies vegetales ante las variaciones ambientales en fragmentos remanentes del bosque de pino-encino. Como ya se había mencionado en el capítulo anterior, los atributos de las especies varían a lo ancho del borde, aunque en este caso fue posible reconocer que, debido a la vulnerabilidad de algunas especies, su distribución denota una cierta preferencia por las áreas de borde o de interior.

En principio, los fragmentos del bosque de pino-encino fueron reagrupados de acuerdo con su tamaño, para lo cual se utilizó la distancia borde-interior (Capítulo II). Los fragmentos con hasta 50m de distancia entre el borde y el centroide del fragmento fueron considerados como pequeños, de 50 a 100m medianos y más de 100m grandes. A partir de esta base, se aplicó un análisis de clasificación TWINSpan con datos de atributos generales, como la riqueza de especies, la diversidad y el valor de importancia, para identificar grupos de especies de respuesta al efecto de borde en relación con el tamaño del fragmento.

Posteriormente, se empleó un análisis de ordenación indirecta DCA para determinar si los grupos de respuesta están relacionados con la presencia de gradientes ambientales, y un análisis CCA para reconocer las variables ambientales (temperatura, humedad, apertura del dosel, pendiente y compactación del suelo) que se relacionan de manera más intensa con los grupos de respuesta de las plantas. Fue de gran interés el poder determinar que la distribución de las

especies no es aleatoria, sino que por el contrario, sigue una tendencia determinada por factores ambientales.

Finalmente, para establecer posibles niveles de vulnerabilidad de las especies de plantas ante el efecto de borde, se determinaron las amplitudes de los umbrales de tolerancia de las distintas especies. Este análisis se hizo a partir de los rangos de cobertura óptima y de la amplitud de la presencia de las especies a lo largo del gradiente borde-interior.

Los resultados del capítulo fueron publicados como artículo científico en la revista *Environmental Conservation* (revista internacional indexada con factor de impacto). Este artículo contó con la coautoría del tutor principal de la tesis y de la Dra. Gabriela Santibáñez Andrade, del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Durante su estancia posdoctoral en el Instituto de Geografía, UNAM, la Dra. Santibáñez brindó importantes conocimientos que permitieron implementar el diseño y ejecución del análisis ambiental, particularmente a través de la aplicación de un software estadístico especializado para la clasificación y ordenación de la información.

Capítulo 4. EVALUACIÓN DE LAS DINÁMICAS MULTICAUSALES DE LAS ÁREAS DE BORDE

Este capítulo se centra en la identificación de los denominados “tipos composicionales de borde”, a partir de la respuesta funcional de las comunidades forestales de pino-encino a los cambios ambientales. Para ello se consideraron las áreas de borde de los 29 fragmentos que fueron seleccionados en el Capítulo II, las cuales representan la heterogeneidad espacial (tamaño, forma y conectividad) presente en el área de estudio. Se hicieron recorridos de campo a lo largo de los transectos muestreados en los 29 fragmentos de bosque, y se tomó registro de distintas variables relacionadas con el tipo e intensidad de las diversas formas de uso y aprovechamiento del suelo, al interior de los fragmentos remanentes.

Se aplicaron estadísticos de clasificación y ordenación de los atributos de la vegetación en las comunidades de borde estudiadas (Capítulo III), con la finalidad de agrupar los fragmentos en distintos tipos composicionales de borde. Estos tipos se asociaron con factores relacionados con la estructura paisajística del bosque de pino-encino, con las características ambientales intrínsecas de los fragmentos y con el uso y aprovechamiento del suelo por parte de las comunidades locales.

Posteriormente, con objetivo de incluir los posibles factores que controlan la formación y desarrollo de bordes, se aplicaron Modelos de Ecuaciones Estructurales (SEM's) para conocer la red de relaciones entre los componentes bióticos (composición y abundancia de la vegetación), los componentes abióticos (microclimáticos y de suelo), las características espaciales de los fragmentos (tamaño, forma y conectividad) y las presiones antrópicas (tipo e intensidad), obteniendo así, un modelo multicausal de la generación de áreas de borde para el bosque de pino-encino.

El estudio derivó en la identificación de tres bordes de distinta composición: un borde de escaso contraste con sotobosque denso, un borde de escaso contraste con sotobosque incipiente y un borde de alto contraste con madroño y encino. Los SEM's resultaron particularmente útiles para explicar el desarrollo y dinámica de los bordes, ya que se pudo analizar al mismo tiempo factores con distintas medias y en las distintas escalas a las que operan. La elaboración de este capítulo marca el carácter integral que he querido dar, desde un principio, al entendimiento de los bordes.

Los resultados del capítulo fueron publicados como artículo científico en la revista *Forest Ecology and Management* (revista internacional indexada con factor de impacto). Este artículo contó con la coautoría del tutor principal de la tesis de la Dra. Gabriela Santibáñez Andrade (Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias) y el Dr. David Serrano Giné (Universidad Rovira i Virgili, Tarragona, España), y del doctorante en Geografía Francisco Guerra Martínez; cuya colaboración en el proyecto permitió implementar el diseño y ejecución de diversos procesos, particularmente a través de la aplicación de softwares especializados en análisis espacial y en el manejo estadístico de la información; los productos se presentan en los resultados del artículo.

Capítulo 5. IMPLICACIONES DEL EFECTO BORDE EN EL RECLUTAMIENTO DEL ENCINO

Un de las grandes preocupaciones entorno al impacto del efecto de borde a nivel global se refiere a las alteraciones en los procesos ecológico de los bosques templados. En esta investigación se abordó la influencia que el efecto de borde tiene sobre la regeneración del bosque de pino-encino, y en particular sobre el reclutamiento las diversas especies de encino que existen en el área. Para ello, se analizó la distribución de los brinzales de encino a largo del

gradiente borde-interior y se utilizaron indicadores de la configuración espacial de los fragmentos (tamaño, forma y conectividad) y de la composición del paisaje (hábitats adyacentes, distancia a sitios de perturbación y estructura de la vegetación) para explicar dicha distribución. Es de interés destacar la aplicación de Modelos Generalizados Aditivos, donde la abundancia de brinzales se modeló como una distribución de Poisson con cero-inflado (ZIP), debido a la gran cantidad de recuentos cero (> 50% de las parcelas no tenían brinzales). La agrupación de fragmentos de acuerdo con sus atributos y la cobertura de individuos maduros permitió determinar que la regeneración exhibe un comportamiento diferencial asociado, principalmente con los atributos de los fragmentos.

Los resultados del capítulo fueron publicados como artículo científico en la revista *Landscape Ecology* (revista internacional indexada con factor de impacto). Este artículo contó con la coautoría del tutor principal de la tesis, de la Dra. Gabriela Santibáñez Andrade (Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias) y el Dr. Pablo M. Vergara (Universidad de Santiago de Chile, Chile), cuya colaboración en el proyecto permitió la implementación de pruebas estadísticas para explicar el reclutamiento de especies de encinos mediante la presencia y ausencia de brinzales en las parcelas bajo estudio; los productos se presentan en los resultados del artículo.

CAPÍTULO 1

MARCO TEÓRICO-CONCEPTUAL

1 MARCO TEÓRICO-CONCEPTUAL

1.1 ÁREAS DE BORDE

Las áreas de borde son las franjas ubicadas en la parte más externa de los fragmentos de hábitats naturales (Forman y Godron 1986), las cuales combinan aspectos tanto del hábitat al interior de los fragmentos como del hábitat adyacente que los circunda. Estas franjas fronterizas están asociadas a una alta productividad y diversidad, pudiendo ser consideradas como ambientes distintos al de los dos hábitats que las comparten (Cadenasso *et al.* 2003, Ries *et al.* 2004).

Estas estructuras ecológicas, primordiales en el funcionamiento de la naturaleza, al ser sitios de intensa interacción, influyen sobre las unidades bióticas (Martínez-Ramos 2008) modificando su composición y riqueza de especies (Ries *et al.* 2004; Harper *et al.* 2005). Esta influencia depende de las consecuencias positivas y negativas para los organismos y de sus respuestas a los cambios, del tipo de vegetación y suso del suelo adyacente al fragmento (Didham *et al.* 2012), de la permeabilidad al movimiento de las especies y de los efectos demográficos consecuentes (Kacholi 2014).

Las áreas de borde son el resultado del proceso de fragmentación (Figura 1.1), en el cual un hábitat continuo se transforma en múltiples fragmentos de distintos tamaños y formas, aislados entre sí por un hábitat adyacente distinto, denominado matriz (Ramos 2004; Olmeda *et al.* 2007; Hagen *et al.* 2012). Derivado del contacto con la matriz, se generan cambios progresivos de las condiciones ambientales (Marchand y Houle 2006), con impactos significativos en la estructura y dinámica de los fragmentos remanentes (Ries *et al.* 2004; Harper *et al.* 2005); llegando a distinguirse con el tiempo, gradientes ambientales que van del exterior al interior de los fragmentos.

Esta gradación ambiental contra la respuesta de las especies vegetales y su distribución a lo largo gradiente borde-interior, quedando constituido por un área núcleo o hábitat de interior y por un área de borde o hábitat de borde (Figura 1.2). Por ejemplo, en fragmentos de bosque

extensos podemos encontrar hábitats de interior, constituidos por especies vegetales del bosque maduro, rodeados por un hábitat de borde caracterizado por especies en etapas sucesionales tempranas del mismo tipo de bosque, especies oportunistas o especies provenientes de la matriz circundante. Estas diferencias dependen del tipo de ambiente original, del tipo de borde y de la exposición a la matriz (Fischer 2007).

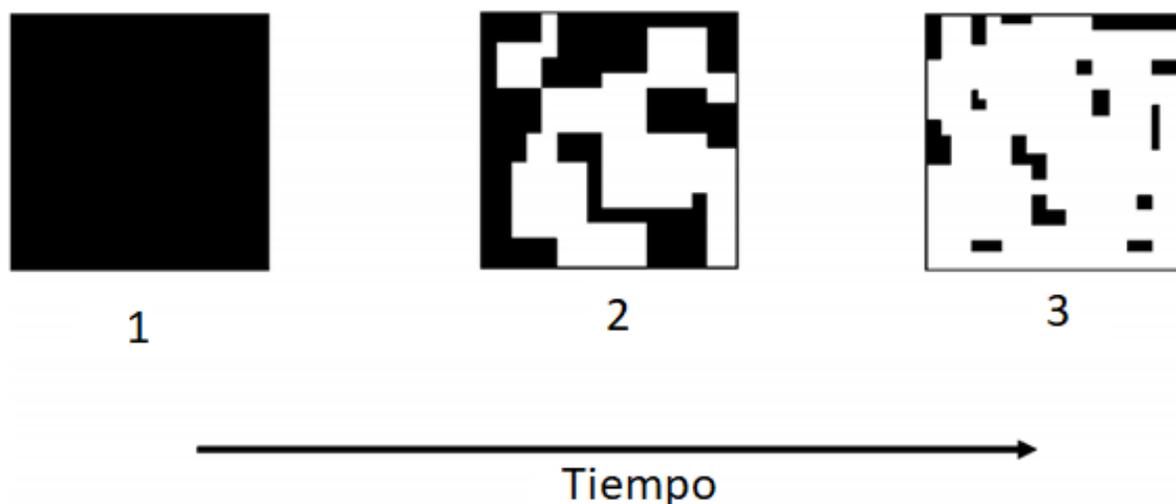


Figura 1.1 El proceso de fragmentación del hábitat, donde una gran extensión de hábitat es transformada en fragmentos más pequeños, aislados unos de otros por una matriz diferente a la original (Fahrig 2003). Las áreas negras representan el hábitat original y las blancas representan la matriz.

Dependiendo de la preferencia de las especies, se puede distinguir entre especies de interior y especies de borde. Whitcomb *et al.* (1981) y Freemark y Collins (1992), basándose en los sitios preferidos por las especies para nidificar y para establecer sus territorios, definieron como “especies de interior” a aquellas que prefieren los hábitats profundos de los fragmentos de bosques y que rechazan los bordes para reproducirse. Para Bender *et al.* (1998), las “especies de borde” son especies que representan distintos estadios sucesionales tempranos de los bosques y que están asociados a los ambientes alterados de la periferia de los fragmentos, pudiendo ocupar ambos tipos de hábitats, pero con densidades significativamente menores en el interior (Sosa 2008).

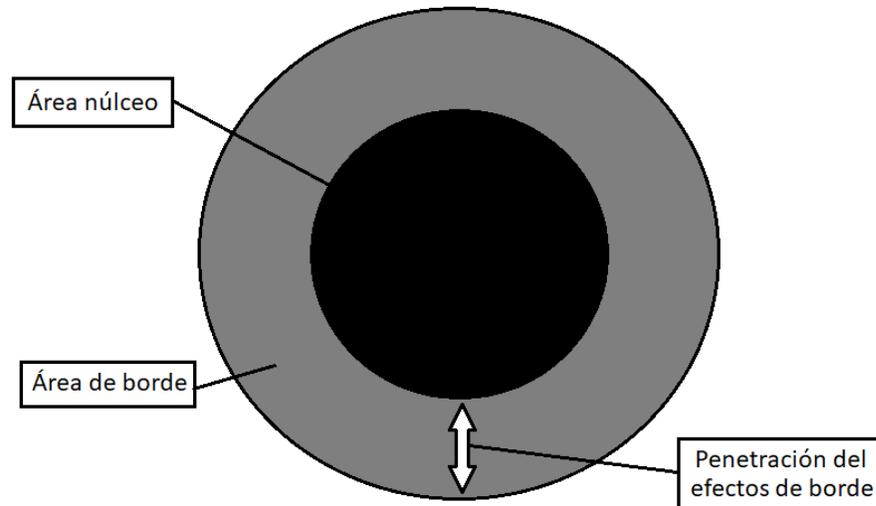


Figura 1.2 Zonificación de un fragmento como resultado la gradación ambiental. La proporción del área núcleo y el área de borde varía para cada tipo de organismo con la forma y el tamaño del fragmento. La influencia del área de borde dentro del fragmento se incrementa al disminuir el tamaño o al incrementarse la relación perímetro/área del fragmento.

Comúnmente, las áreas de borde están asociadas a cambios abruptos en los componentes bióticos y abióticos, como la diversidad y abundancia de organismos y los flujos y cantidades de materia y nutrientes; así como a propiedades ecológicas distintivas, como la productividad, la adaptabilidad específica y la funcionalidad (Ramos 2004; Caballero y Venancio 2012; Kacholi 2014). Sin embargo, los efectos ecológicos asociados con los bordes no siempre han sido considerados negativos, ya que en algunos casos se ha encontrado que la diversidad de las especies se incrementa cerca de estos ambientes. No obstante, este aumento en el número de especies puede ser un “espejismo ecológico” porque las especies que proliferan en el área de borde no son todas propias del ensamble original, sino que provienen de los espacios aclarados y otras más aprovechan la “oportunidad ambiental” para germinar (Gascon *et al.* 1999; López-Barrera *et al.* 2006; Sosa 2008).

Esto enfatiza la relevancia de estudiar los bordes para entender la dinámica ecológica de un lugar que ha sido impactado por las actividades humanas. Las diferencias de los factores que influyen en la conformación de los bordes son fundamentales para entender el problema y con ello contribuir a planificar el manejo y la recuperación de los ecosistemas y los valiosos servicios ecológicos que proporcionan.

1.2 CLASIFICACIÓN DE LOS BORDES

A diferencia de lo que se piensa, no todos los bordes mantienen las mismas características, sino que pueden presentar diferencias relevantes en función del ecosistema en el que se localicen y de las condiciones en las que se hayan formado. En este sentido, entre dos hábitats contiguos pueden existir bordes suaves, que permiten una mayor circulación biológica (movimiento de organismos entre hábitats) y una disminución de las fluctuaciones ambientales (por ejemplo, un menor gradiente de temperatura). Por el contrario, podemos encontrar bordes más agresivos, en los cuales la circulación de los organismos entre hábitats será menor y aumentará la fluctuación de las variables ambientales. Por lo tanto, dada su influencia en las comunidades aledañas, los bordes se pueden clasificar como duros o de alto contraste y suaves o de bajo contraste; cada uno con características estructurales y funcionales diferentes (Laurance 2000; Cadenasso *et al.* 2003; Ries *et al.* 2004).

Los bordes duros son aquellos que forman un alto contraste entre los fragmentos y el hábitat adyacente; se han utilizado para describir situaciones en las que el cambio entre dos hábitats impide que muchos organismos se muevan fácilmente a través del borde (Wiens *et al.* 1993). Se caracterizan por ser bordes jóvenes, con un dosel cerrado, escaso sotobosque y crecimiento de árboles jóvenes y arbustos (Marchand y Houle 2006). Típicamente, los bordes de alto contraste resultan en límites abruptos y se caracterizan por gradientes poco extendidos a lo largo de los cuales el microclima puede cambiar dramáticamente (Figura 1.3) (Gascon *et al.* 1999, López-Barrera *et al.* 2006).

Los bordes suaves son de bajo contraste, más antiguos y presentan múltiples capas de arbustos y árboles jóvenes (Marchand y Houle 2006). A diferencia del caso anterior, en los bordes suaves los organismos pueden moverse con relativa facilidad. En fragmentos de bosques contiguos, estos bordes pueden interceptar la luz lateral y el viento cerca al fragmento, resultando en efectos de sombreado con poca penetración del ambiente exterior. Los bordes de bajo contraste se caracterizan por poseer un gradiente vegetal extendido, que puede actuar como una barrera que protege el interior del bosque de las fluctuaciones microclimáticas (Figura 1.3) (Gascon *et al.* 1999; López-Barrera *et al.* 2006).

Las condiciones del hábitat en los bordes de los fragmentos y el contraste entre los hábitats adyacentes generalmente se acentúan en los paisajes antropizados. Por ejemplo, hay un marcado contraste en la estructura y la composición florística de la vegetación en la interfaz entre las

áreas naturales y las tierras bajo algún tipo de aprovechamiento, como ocurre en los bordes forestales contiguos a zonas agrícolas (Figura 1.3).

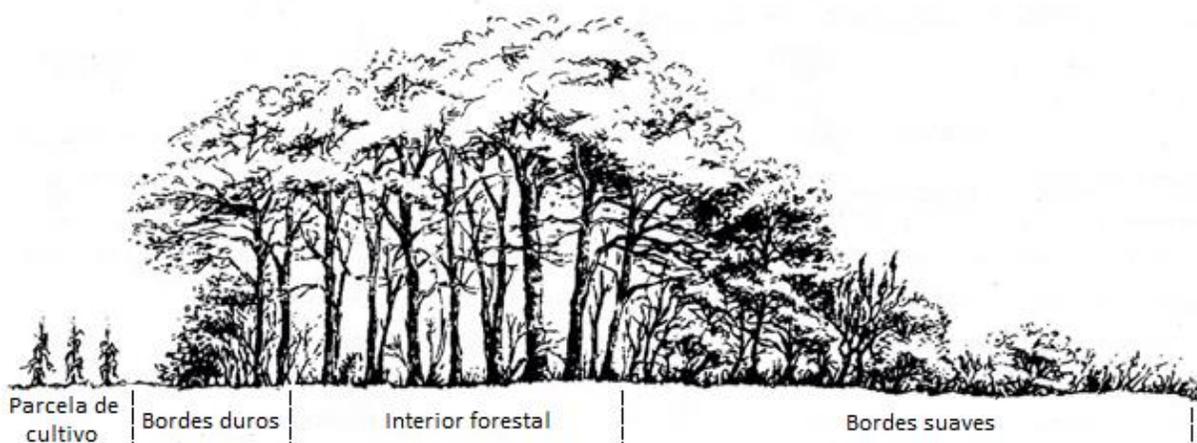


Figura 1.3 El contraste en la estructura del hábitat en la interfaz entre la vegetación natural y las parcelas de cultivo (izq.), suele ser mucho mayor que la existente cuando no hay una actividad humana que domine en la matriz externa al fragmento (der.).

En cualquier caso, los bordes no son los hábitats más idóneos para las especies de animales y plantas, ya que en ellos se producen un conjunto de cambios en las condiciones ambientales, en la estructura y composición biótica y en la función ecológica, todos ellos denominados como efecto de borde (Saunders *et al.* 1991; Murcia 1995; Maxwell *et al.* 2016).

1.3 EFECTO DE BORDE

El efecto de borde es el conjunto de cambios en las condiciones físicas y biológicas, directas e indirectas, que se producen en las áreas de borde o zonas de transición entre dos hábitats significativamente distintos (fragmento – matriz) (Saunders *et al.* 1991; Ries *et al.* 2004; Tabarelli *et al.* 2004; Fischer 2007; Prieto 2014). Estos cambios son el resultado de la influencia de múltiples factores, tales como la heterogeneidad microambiental, las alteraciones antropogénicas y las características espaciales de los fragmentos (Saunders *et al.* 1991; Stenhouse 2004; López-Barrera *et al.* 2006), los cuales modifican la disponibilidad de los recursos, las interacciones entre las especies y los regímenes de perturbación (Saunders *et al.* 1991; Fischer 2007; Prieto 2014).

Murcia (1995) distingue tres tipos de efecto de borde: los efectos abióticos, los efectos biológicos directos y los efectos biológicos indirectos. Los efectos abióticos se refieren a cambios en los componentes físicos como resultado de la proximidad con la matriz (Murcia 1995); esta última usualmente se caracteriza por ecosistemas estructuralmente simples, como pasturas, cultivos o tierras en sucesión secundaria, que con frecuencia presentan diferencias microclimáticas importantes (Kacholi 2014). Estos cambios en las condiciones ambientales dan como resultados que, en el borde de los fragmentos las plantas experimenten incrementos en la temperatura, el nivel de luz y la desecación, así como una mayor exposición al viento en comparación con el interior de los fragmentos (Laurance *et al.* 2002; Ibañez *et al.* 2014).

Los efectos biológicos directos son cambios afectan directamente la composición y estructura de las comunidades vegetales en las áreas de borde (Matlack 1994; Chen *et al.* 1999). Estos cambios surgen de la respuesta de las especies a condiciones ambientales alteradas y a la invasión y establecimiento de especies exóticas o nativas generalistas de hábitats adyacentes, que pueden convertirse en depredadoras, competidoras o parásitas de las especies más sensibles a los cambios (Laurance 2000; Tabarelli *et al.* 2004). A largo plazo, el proceso puede llevar a una homogeneización biótica del paisaje, cada vez más dominados por especies tolerantes a las perturbaciones (Tabarelli *et al.* 2004; Prieto 2014) y con condiciones ambientales severamente alteradas, propicias para la propagación de patógenos (Kacholi 2014).

Las variaciones ambientales y biológicas que suceden en el borde de los fragmentos pueden, a su vez, modificar la dinámica de las interacciones entre las especies produciendo los llamados efectos biológicos indirectos (Murcia 1995, Cadenasso *et al.* 2003); por ejemplo, la alteración de la dispersión por animales (Tabarelli *et al.* 2004), la presión por herbivoría (Cadenasso *et al.* 2003) y la competencia de especies nativas e introducidas (Koper *et al.* 2010; Tomimatsu *et al.* 2011). Estos cambios también pueden afectar diferencialmente varias etapas de la vida de un individuo, beneficiando algunas etapas y perjudicando otras (Ibañez *et al.* 2014). Por ejemplo, una mayor incidencia de luz en las áreas de borde puede provocar cambios en el patrón de floración de algunas plantas, que eventualmente pueden favorecer la presencia de insectos herbívoros y de aves insectívoras que incrementan su tasa de nidificación en los bordes (Maxwell *et al.* 2016).

Así, los efectos bióticos y abióticos generan una cascada de consecuencias sobre las especies vegetales que utilizan los bordes; dichas consecuencias pueden ser positivas o negativas según

los organismos focales y las propiedades emergentes de respuesta que producen (Murcia 1995; Ries *et al.* 2004). Por ejemplo, el efecto de borde aumenta en gran medida la mortalidad de árboles adultos en bosques tropicales (Kacholi 2014), mientras que el efecto opuesto ha sido reportado en bosques templados, donde los árboles adultos se benefician en gran medida de una mayor disponibilidad de luz en el borde (Ibañez *et al.* 2014). Por lo tanto, comprender las causas y las consecuencias de la formación de las áreas de borde, es fundamental para preservar la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas (Maxwell *et al.* 2016).

1.4 FORMACIÓN DE LAS ÁREAS DE BORDE

En la actualidad hay un gran interés por entender los factores que condicionan la formación de las áreas de borde, y en particular la variabilidad biofísica y cultural que provoca cambios ecológicos en este tipo de hábitats (Mazzola *et al.* 2008). Por ello, diversos estudios se interesan, no sólo por sus características y patrones de distribución, sino por los mecanismos ambientales detrás de su formación y el contexto social en que se desarrollan (Forman y Godron 1986; García *et al.* 2005).

De este modo, aspectos como la influencia de las poblaciones humanas sobre los procesos bióticos y abióticos, constituyen objetivos centrales del estudio de las áreas de borde. Sin embargo, hay que tomar en cuenta que los factores que interactúan para estimular cambios en las comunidades naturales varían ampliamente de una región a otra (García *et al.* 2005).

1.4.1 Estructura del paisaje

La estructura del paisaje se refiere a la composición y configuración espacial entre los diferentes elementos del paisaje y ha sido señalada como un factor clave en la variabilidad de las áreas de borde. Por un lado, la composición del paisaje hace referencia a la presencia y la cantidad de los elementos o unidades que en su conjunto constituyen el mosaico paisajístico; estos elementos pueden ser de dos tipos: los fragmentos (también llamados parches o polígonos) y la matriz (Bentrup 2008; Morera *et al.* 2008). Por otro lado, la configuración espacial se centra en las características físicas o espaciales de los elementos del mosaico paisajístico y es el resultado de la variabilidad de las condiciones abióticas (clima, relieve, topografía y suelo), de las interacciones bióticas (competencia y depredación), de los usos de la tierra (deforestación,

conversión de tierras, caza, agricultura) y de las perturbaciones humanas y naturales (Ramos 2004; Morera *et al.* 2008; Martínez-Ramos 2008).

Dentro de las características de la configuración del paisaje, tres han sido ampliamente abordadas en la literatura por sus efectos sobre la biodiversidad. La primera hace referencia directamente a la extensión superficial de los fragmentos remanentes (Tilman *et al.* 1994), la segunda está relacionada con la forma de los fragmentos (relación perímetro-área) y la tercera con el grado de aislamiento (Fahrig 2003). Sus consecuencias están asociadas con la calidad, la diversidad y la disponibilidad de hábitat para algunas especies. Por ejemplo, la persistencia de las especies en un área depende más de la presencia de unos pocos fragmentos extensos, de forma circular y bien conectados que de la existencia de una red de fragmentos pequeños, irregular y de escasa conexión (Fahrig 2003; Sosa 2008).

1.4.1.1 Área de los fragmentos

El área de los fragmentos tiene una clara correlación con el número de individuos y de especies que pueden albergar, dado que áreas pequeñas soportan menos especies e individuos que áreas más grandes; a este hecho se le conoce como el efecto de área (Bennett 1998; Ramos 2004; Olmeda *et al.* 2007). Sus consecuencias empiezan cuando los fragmentos naturales entran en contacto con otro tipo de vegetación y uso de suelo, lo que deriva en un incremento en el número de especies dentro del fragmento y en una competencia interespecífica entre las especies ecológicamente similares, lo que conlleva con el tiempo a la pérdida de poblaciones pequeñas y menos competitivas y, por lo tanto, a una homogenización de los hábitats. De esta manera, al quedar confinada una especie en un remanente bosque, su persistencia dependerá del tamaño del fragmento y de la dinámica de su población (Morera *et al.* 2008; Caballero y Venancio 2012; Hagen *et al.* 2012), como ocurre en la clásica asociación especie-área de la biogeografía de islas (MacArthur y Wilson 1967; Ewers y Didham 2006). Hasta cierto punto, la temporalidad de los cambios también depende del tamaño de los fragmentos, es decir, ocurre rápidamente en fragmentos pequeños y lentamente en fragmentos más grandes (Didham *et al.* 2012; Hagen *et al.* 2012). En la medida que la fragmentación es más intensa se incrementan las áreas de borde por unidad de superficie, hasta el grado que los fragmentos son tan pequeños que pueden incluso ser considerados en su totalidad como un borde (Sosa 2008).

1.4.1.2 Aislamiento de los fragmentos

El aislamiento se da cuando hábitats continuos son divididos y los fragmentos restantes son separados por una nueva forma de uso de suelo, la cual puede inhibir el intercambio de individuos entre las poblaciones de los fragmentos; por ejemplo, tierras cultivadas de manejo intensivo pueden tener un fuerte efecto aislante para especies con bajas capacidades de dispersión o movimiento (Ramos 2004). Esta interrupción del hábitat continuo puede alterar muchos procesos ecológicos como la dispersión de semillas, la polinización, la reproducción de plantas y animales, los patrones de movimiento y los flujos de energía, nutrientes y genes en los hábitats aislados (Jiménez-Carmona y Caycedo-Rosales 2005). Así, la pérdida de la continuidad entre hábitats nativos induce nuevos patrones espaciales de organismos y recursos.

Por otra parte, algunas especies pueden ser sensibles a la distancia a un fragmento de un hábitat particular, mientras que otras pueden ser más sensibles a la calidad o disponibilidad del recurso (por ejemplo, sitios de anidación) de hábitats adyacentes. Por lo tanto, el efecto del aislamiento sobre las interacciones bióticas (por ejemplo, servicios de polinización) es una función compleja de las respuestas individuales de las diferentes especies que interactúan (Ricketts *et al.* 2006).

Los efectos de área y aislamiento abarcan una variedad de procesos ecológicos que pueden complicar nuestra comprensión de la fragmentación. Por ejemplo, las reducciones en el tamaño del parche y los aumentos en el área afectada por el borde pueden influir indirectamente en los procesos del ecosistema local a través de efectos microclimáticos. Para hacer que los resultados sean más generalizables, los estudios deben descomponer el área y los efectos de aislamiento en impulsores mecánicos y ecológicamente relevantes, como microclima, calidad de matriz local y vulnerabilidad a eventos estocásticos (Laurance 2000; Maxwell *et al.* 2016).

1.4.2 Factores antropogénicos

Las actividades antropogénicas han ido modificando, destruyendo y simplificando la cobertura del planeta, transformando el paisaje en un mosaico compuesto por asentamientos humanos, terrenos agrícolas y fragmentos aislados de hábitat natural (Bennett 1998). Entre las transformaciones humanas que han contribuido a la modificación del hábitat, la pérdida y fragmentación del hábitat representan el mayor riesgo que enfrenta la biodiversidad y una de las principales causas de extinción de especies silvestres a nivel mundial (Bennett 1998, Primack

et al. 2001; Flores 2015). Estos procesos no se dan de forma aleatoria en el espacio, sino que son influenciados por factores sociales, políticos y económicos, que contralan el desarrollo de la actividad agropecuaria y de la accesibilidad a los sitios señalados, a su vez, como factores directos del problema (Finegan 2002).

Entre los distintos factores que inciden en la transformación del hábitat, el cambio de uso de suelo ha sido señalado como uno de los principales agentes de cambio (Maxwell *et al.* 2016). Este comúnmente se caracteriza por la conversión de las superficies forestales a zonas agrícolas o pecuarias como respuesta de la presión demográfica sobre los recursos naturales, lo que lleva a que los bosques estén con frecuencia inmersos en medios altamente modificados e incluso totalmente perturbados (Villavicencio *et al.* 2005). En el caso de paisajes fragmentados con influencia de una matriz agrícola, pueden ocurrir cambios en la calidad del hábitat remanente debido a factores asociados con el tipo e intensidad de uso de la matriz, el uso de fertilizantes para el cultivo, el arado intensivo, y la compactación y erosión del suelo (Morán-López *et al.* 2015), que alteran la variabilidad genética y la adecuación biológica, la supervivencia de las especies (Aguilar *et al.* 2006), su capacidad para amortiguar las fluctuaciones microclimáticas extremas, su resiliencia al disturbio (Absjornsen *et al.* 2004), y su capacidad para favorecer o retrasar la regeneración y el avance del bosque hacia la matriz (Williams-Linera 1990; Williams-Linera *et al.* 1998; Harper *et al.* 2005).

1.5 EFECTO DE BORDE Y CONSECUENCIAS SOBRE LA DIVERSIDAD

1.5.1 Variaciones microambientales

La dinámica espacial y temporal del microclima en el borde está asociada con cambios en la temperatura del aire y de la superficie del suelo, la humedad del aire y del suelo, la radiación solar y las precipitaciones (Chen *et al.* 1999; Newmark 2005). Dichos cambios pueden determinar la distribución, tanto de plantas (Chen *et al.* 1999; Matlack 1994; Harper *et al.* 2005) como de animales (Ewers y Didham 2006; Moreno-Rueda y Pizarro 2007).

En bosques templados se ha observado que la radiación solar provoca un aumento en la temperatura del aire en la franja externa de los fragmentos, desde donde se producen gradientes de temperatura hacia el interior (Chen *et al.* 1999; Heithecker y Halpern 2007). El incremento en la incidencia de la luz solar en las áreas de borde permite un mayor crecimiento de las plantas y un cambio en la estructura de la vegetación (Chen *et al.* 1999; Matlack 1994). Asimismo, el

incremento de la temperatura del aire y del suelo puede provocar cambios en la evapotranspiración, que a su vez afectan negativamente la actividad microbiana del suelo, la posibilidad de germinación de semillas y en el establecimiento de las plántulas (Sosa 2008).

Algunas especies de árboles que son sensibles a los cambios físicos del ambiente (Murcia 1995) tienden a disminuir en densidad de individuos, favoreciendo la cobertura de arbustos y hierbas y por lo tanto, el número de especies presentes. Por su parte, la matriz puede aportar especies antes ausentes en el ambiente original y que ahora, gracias a las nuevas condiciones que prevalecen en el área de borde, pueden establecerse en el borde y eventualmente penetrar al interior del fragmento, en ocasiones compitiendo con las especies originales (Valladares *et al.* 2004; Fischer 2007).

En conclusión, se puede afirmar que los cambios microambientales son en buena medida causantes de los efectos biológicos que afectan directa o indirectamente la ecología, la dinámica poblacional y las interacciones de las especies (Murcia 1995, Cadenasso *et al.* 2003), pudiendo condicionar la distribución, tanto de plantas (Chen *et al.* 1999; Matlack 1994; Harper *et al.* 2005) como de animales (Ewers y Didham 2006; Moreno-Rueda y Pizarro 2007). Su penetración dentro del fragmento depende de la permeabilidad del borde (Ries *et al.* 2004), ya que éste puede amplificar, atenuar, absorber, reflejar o bien ser neutral con respecto a dichos procesos (Strayer *et al.* 2003). De esta manera, el borde puede jugar un papel importante en la configuración de la estructura espacial y funcional del ecosistema fragmentado (Chen *et al.* 1999; Li *et al.* 2007; Sosa 2008).

1.5.2 Respuesta funcional de las plantas

El interés por las relaciones entre el funcionamiento de los ecosistemas y la biodiversidad han sido abordadas desde distintas aproximaciones; sin embargo, escasa atención se ha puesto en la relación entre los efectos de borde y el papel funcional de los organismos. En algunos casos, la atención ha caído sobre especies individuales (especies clave o especies ingenieras); sin embargo, muchos de los procesos que regulan el funcionamiento de los ecosistemas son difícilmente asignables a una especie particular, y a menudo no es posible determinar la contribución relativa de cada especie a un proceso concreto (Martín-López *et al.* 2007; Díaz *et al.* 2016).

La relación de las funciones de los organismos y las variaciones ambientales reflejan el vínculo entre los procesos ecológicos y los mecanismos que los determinan. Por lo general, su estudio parte de la evaluación de rasgos funcionales; es decir, de las características morfológicas, fisiológicas y/o fenológicas, medibles desde el nivel celular hasta el nivel de organismo, y las cuales se encuentran relacionadas con un efecto sobre uno o más procesos ecológicos o con una respuesta a uno o más factores ambientales (Bermeo 2010; Casanoves *et al.* 2011; García 2005).

Así, los rasgos funcionales de las especies en respuesta a su contexto ecológico son fundamentales para predecir los efectos de borde sobre la biodiversidad (Ewers y Didham 2006). Ciertas combinaciones de rasgos de especies pueden amplificar o mitigar la vulnerabilidad de las especies a la fragmentación. Por ejemplo, Díaz *et al.* (2016) encontraron que una baja tasa anual de reclutamiento y supervivencia, y una combinación de rasgos, podría explicar la extinción acelerada de especies a medida que su hábitat se fragmentaba.

1.5.2.1 Grupos funcionales

En los últimos años se han desarrollado enfoques para entender la relación entre los rasgos funcionales y las respuestas de las plantas a variaciones ambientales. Así se desarrollaron, por ejemplo, el esquema triangular de competencia-estrés-ruderal (o CSR, siglas en inglés) de Grime (1979) o el modelo hoja-altura-semilla (o LHS, siglas en inglés) de Westoby (1998) que hacen relación a la formación de grupos funcionales.

Los grupos funcionales están constituidos por organismos que tienen un papel semejante en el funcionamiento del ecosistema o respuestas similares a factores ambientales (Martín-López *et al.* 2007; Casanoves *et al.* 2011; Castellanos-Castro y Bonilla 2011). Pueden incluir especies emparentadas que poseen rasgos comunes por descendencia, especies de diferentes linajes con rasgos funcionales convergentes o una mezcla de especies de los dos tipos anteriores. Además, una misma especie puede pertenecer a diferentes grupos funcionales según el proceso al que se haga referencia; por ejemplo, si el proceso de interés es la provisión de forraje, varias especies pueden presentar buena palatabilidad y accesibilidad foliar, y por lo tanto pertenecer al mismo grupo funcional; mientras que, si el interés está en el fuego, algunas de ellas pueden ser tolerantes y otras intolerantes (Casanoves *et al.* 2011; Martínez-Ramos 2008).

El enfoque de grupos funcionales ha mostrado ser útil y válido para la comprensión del funcionamiento del ecosistema (Casanoves *et al.* 2011), para fines prácticos de manejo y conservación, y como herramienta de comunicación entre científicos, gestores y población local. Debe destacarse que los grupos funcionales no son los mismos para todas las situaciones, sino que son definidos en cada caso de acuerdo con la función o proceso de interés. Por ejemplo, si se trata de medir la respuesta de la comunidad a un cambio en las condiciones climáticas, los grupos funcionales serán diferentes de los que se utilizarían en un estudio del efecto de la diversidad funcional sobre el valor estético de un ecosistema (Casanoves *et al.* 2011; Díaz *et al.* 2016).

En el caso del efecto de borde, el enfoque de grupos funcionales es adecuado para explorar la forma en la que esta situación puede afectar la estructura y dinámica de las comunidades bióticas y la importancia que estos grupos revisten ante diferentes funciones de los ecosistemas (Martínez-Ramos 2008). El enfoque permite reducir la dificultad que supone el enfoque taxonómico para el análisis de las respuestas de los organismos a los cambios ambientales, principalmente en lo referente a la enorme cantidad de distintas respuestas individuales que se pueden encontrar en las comunidades naturales (Bermeo 2010).

Aunque los grupos funcionales se aplican de forma general a todos los organismos de un ecosistema, la mayor parte de los estudios se centran en las comunidades vegetales, ya que brindan una mayor facilidad para obtener información y para el diseño de experimentos de corto y mediano plazo (Bermeo 2010; Castellanos-Castro y Bonilla 2011). Independientemente de lo anterior, el conocimiento de los grupos funcionales es fundamental para las sociedades humanas, ya que diversos servicios ecosistémicos, como son la provisión de agua dulce, la fertilidad de suelos agrícolas, la regulación del clima, el control de plagas y enfermedades, la producción de alimentos, la prevención de desastres (como tormentas y deslaves) y la regeneración de la vegetación, entre muchos otros, dependen de manera crítica de la actividad de diferentes grupos funcionales y de la biodiversidad contenida en ellos (Martínez-Ramos 2008; Díaz *et al.* 2016).

1.5.2.2 Clasificación de los grupos funcionales

Los grupos funcionales pueden clasificarse en grupos funcionales de respuesta y grupos funcionales de efecto (Martínez-Ramos 2008; Bermeo 2010). Los grupos funcionales de

respuesta están formados por organismos que responden de manera parecida a una variación ambiental de origen natural (cambios de la temperatura, precipitación, luz, pastoreo y perturbaciones geomorfológicas) o de origen antrópico; este es el caso de las agrupaciones de especies de claros o especies de dosel, especies resistentes a heladas o sequías y especies tolerantes o intolerantes al pastoreo. Por su parte, los grupos funcionales de efecto están integrados por organismos con efecto similar sobre procesos ecológicos (productividad primaria, reciclaje de nutrientes y transferencia trófica); por ejemplo, especies de crecimiento rápido o de crecimiento lento; especies fijadoras de nitrógeno y especies no-fijadoras. Sin embargo, hay que tener en cuenta que un mismo rasgo funcional puede ser de efecto y de respuesta, de manera simultánea; por ejemplo, los rasgos que confieren alta resistencia a la herbivoría como la fuerza tensil foliar (respuesta), pueden también determinar la tasa de descomposición y frenar o hacer más lento el reciclaje de nutrientes (efecto) (Casanoves *et al.* 2011; Díaz *et al.* 2016).

En las últimas décadas este enfoque se ha usado para estudiar cambios en la abundancia de rasgos o grupos funcionales en ambientes contrastantes y evaluar el efecto de diferentes factores en el ensamblaje de las comunidades vegetales, incluyendo la respuesta a disturbios, la colonización de ambientes modificados antropogénicamente, la respuesta de comunidades vegetales a múltiples factores ambientales e incluso, con el fin de hacer predicciones sobre el efecto del calentamiento global en las comunidades (Castellanos-Castro y Bonilla 2011).

En paisajes fragmentados, el estudio de la diversidad funcional posee un alto potencial al brindar información útil sobre los atributos que caracterizan a las especies que colonizan y participan en la regeneración natural y que serían buenas candidatas para ser reintroducidas en ambientes modificados (Castellanos-Castro y Bonilla 2011). En la actualidad hay un gran interés por la magnitud de los cambios y los procesos que controlan el desarrollo de las áreas de borde; sin embargo, diversos autores sugieren que los procesos de cambio del uso del suelo y fragmentación no son homogéneos espacialmente, ya que dependen de la variabilidad biofísica y cultural de los territorios (Mazzola *et al.* 2008); por lo tanto, para entenderlos no es suficiente medir dónde y cuándo ocurren, sino que es necesario estudiar los mecanismos detrás de estos procesos y el contexto ambiental en que se desarrollan (García *et al.* 2005).

1.5.3 Efectos sobre el reclutamiento de las especies

Los bosques como sistemas biológicos se caracterizan por procesos de crecimiento, mortalidad, reclutamiento y reemplazo (regeneración); esto los hace entes dinámicos en el espacio y el tiempo, reflejo muchas veces de sus respuestas ante la incidencia de perturbaciones que modifican su estructura y composición (Whitmore 1990). El reclutamiento, a través del cual ocurre la incorporación e incremento en el número de árboles y arbustos, es uno de los aspectos más importantes de la dinámica poblacional en ambientes forestales. Es una manifestación de la fecundidad de las especies y de la tasa de crecimiento y sobrevivencia de los individuos juveniles. Los procesos de reclutamiento se relacionan con cambios en la composición de especies, estructura y fisionomía de la vegetación a través del tiempo y el espacio (Wang y Smith 2002).

El desarrollo de áreas de borde puede alterar los patrones de reclutamiento, así como varios otros procesos ecológicos y demográficos relacionados (Jiménez-Carmona y Caycedo-Rosales 2005). En particular, la dinámica de reclutamiento es influenciada por factores de micrositio y microclima que actúan simultáneamente con procesos a escala de paisaje y variaciones en las poblaciones de dispersores y depredadores de semilla (Wang y Smith 2002).

Comúnmente, las áreas de borde se caracterizan por una alta mortalidad de plántulas, baja producción de semillas, limitada viabilidad de los propágulos, alta depredación de semillas y ausencia de animales dispersores; todo lo cual genera alteraciones en los patrones de abundancia de las especies y en la estructura de las comunidades remanentes de bosque (Saunders *et al.* 1991; Dirzo y Miranda 1993; Bennett 1999; Guariguata *et al.* 2002; Laurance *et al.* 2002; Martínez-Ramos 2008).

Dichas características alteran los patrones de reclutamiento a partir de semillas, debido a posibles cambios en los procesos de polinización (por efectos negativos en las poblaciones de los vectores de polen o bien por una reducción en las densidades y los tamaños poblacionales de los árboles) y dispersión de semillas (debido a la ausencia de dispersores por pérdida de fauna o defaunación; Redford 1992). Inclusive, puede ocurrir una disminución de la supervivencia de los propágulos y de las plántulas de algunas especies arbóreas, como consecuencia del incremento de la abundancia de depredadores de semillas y herbívoros, que a su vez puede ser el resultado de la ausencia de otras especies que controlen sus abundancias o bien por el efecto de las condiciones imperantes en la matriz circundante (Dirzo y Miranda 1993; Nason 2002).

Uno de los procesos que no ha sido suficientemente explorado en la literatura ecológica se refiere a los cambios que el reclutamiento de brinzales experimenta a través del gradiente borde-interior, y como este se ajusta a cambios ambientales a través del paisaje (Valencia 2004). Wang y Smith (2002), evaluaron la importancia de la distribución y diversidad de brinzales durante las primeras etapas del crecimiento de las plantas, en las que ellas son más sensibles a condiciones ambientales extremas o cambiantes; encontrando que los factores ambientales específicos que influyen en el reclutamiento de una especie incluyen aspectos como la intensidad y la calidad de la luz, el nivel de competencia de raíces, la concentración y disponibilidad de nutrimentos, la textura del suelo y la evasión de depredadores o patógenos.

De igual forma, la germinación en condiciones adecuadas es un aspecto importante en los patrones de reclutamiento de las especies arbóreas (Fahrig 2003; Harper *et al.* 2005; Ewers y Didman 2006). Por ejemplo, dentro de un borde la disponibilidad de luz es un factor que cambia conforme nos acercamos o alejamos del interior del fragmento (Hogan y Machado 2002). En algunos casos, la intensidad de luz en el área de borde puede ser menor a la que se encuentra en el interior del fragmento, como ocurre al comparar bordes con un sotobosque denso y sitios de interior que presentan una alta incidencia de luz lateral. Esta situación puede resultar en muy pocos brinzales de una especie en el interior, aunque con una mayor tasa de sobrevivencia (Dirzo y Miranda 1993; Hogan y Machado 2002).

Por otra parte, el reclutamiento de árboles en bosques templados se asocia también a factores bióticos. Destaca el caso de los dispersores y depredadores de semillas, que en conjunto con los herbívoros pueden determinar los patrones de reclutamiento de muchas especies arbóreas. Incluso, se ha sugerido que el alto número de especies arbóreas y la baja densidad y distanciamiento de individuos arbóreos adultos responden en gran medida a la acción de los dispersores de semillas y plántulas (Guariguata *et al.* 2002).

De esta forma, la comprensión de cómo la estructura y la configuración de los fragmentos alteran la dinámica y persistencia de las áreas de borde en paisajes fragmentados, es necesario para reconocer y evaluar algunos procesos ecológicos de gran importancia, como es el caso, precisamente, del reclutamiento (Cadenasso *et al.* 2003; López-Barrera *et al.* 2006). La comprensión de este elemento demográfico es importante para mantener la densidad, la regeneración natural y la diversidad en paisajes fragmentados (Guariguata *et al.* 2002).

1.6 REFERENCIAS

- Bender DJ, Contreras TA y Fahrig L. 1998. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology*, 79: 517 – 533
- Bennett, A. 1998. Enlazando el Paisaje: el papel de los corredores biológicos y la conectividad en la conservación de la vida silvestre. Gland, Suiza. IUCN. 276 p.
- Bermeo, D. 2010. Determinación y caracterización de tipos funcionales de plantas (TFPs) en bosques secundarios dentro de un gradiente altitudinal y su relación con variables bioclimática. Tesis Magister Scientiae en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad. Turrialba, Costa Rica, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza CATIE. 126 p.
- Caballero, C. y M. Venancio. 2012. Redes de Conectividad: Oportunidades y Desafíos. Memorias Seminario-Taller Internacional. Lima. 66 p.
- Cadenasso, M.L., S.T.A. Pickett, K.C. Weathers y C.G. Jones. 2003. A framework for a theory of ecological boundaries. *BioScience* 53/8: 750-759.
- Casanoves, F., Pla, L. y Di Rienzo, J. 2011. Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos [www document]. URL <http://www.nucleodiversus.org/uploads/file/Casanoves%20et%20al%202011%20Serie%20Tecnica%20CATIE.pdf>.
- Castellanos-Castro, C. y M. A. Bonilla. 2011. Grupos funcionales de plantas con potencial uso para la restauración en bordes de avance de un bosque altoandino. *Acta Biológica Colombiana*, 16 (1): 153-174.
- Chen J, Saunders SC, Crow TT, Naiman RJ, Brososke KD, Mroz GD, Brookshire BL, Franklin JF. 1999. Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology. Variations in local climate can be used to monitor and compare the effects of different management regimes. *BioScience* 49:288–297.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J., Wright, I., Lavorel, S., Dray, S., & Garnier, E. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 167-171. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature16489>
- Didham, R. K., Kapos, V. and Ewers, R. M. (2012), Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos*, 121: 161–170.

- Dirzo, R. & Miranda, A. 1993. Deforestación y diversidad biológica. In: Memorias de la Reunión Anual del Programa Universitario del Medio Ambiente, Vol. 1. Contribución 31. 13 p.
- Ewers RM, Didham RK. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biol Rev* 81(01):117–142
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34(1): 487–515.
- Freemark KE y Collins B. 1992. Landscape ecology of birds breeding in temperate forest fragments. En: *Ecology and Conservation of Neotropical Migrant Landbirds* (Ed. Hagan y Jhonston): 443 – 454.
- Finegan, B. 2002. Diversidad y procesos ecológicos en bosques tropicales. Apuntes del Curso: Ecología y Biología de la Conservación. Escuela de Posgraduados, CATIE. Turrialba, Costa Rica.
- Fischer, J. y D.B. Lindenmayer. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 265–280
- Forman R.T.T. y M. Godron. 1986. *Landscape ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- Gascon C, Lovejoy TE, Bierregaard RO, Malcom JR, Stouffer PC, Vasconcelos L, Laurance WF, Zimmerman B, Tocher M y Borges S. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91: 223 - 229.
- Grime, J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Guariguata, M.R., H. Arias-Le Claire y G. Jones. 2002. Tree seed fate in a logged and fragmented forest landscape, northeastern Costa Rica. *Biotropica* 34: 405-415.
- Hagen, M, Kissling, W., Rasmussen, C, Carstensen, D., Dupont, Y., Kaiser-Bunbury, C., O'Gorman, E., Olesen, J., De Aguiar, M., Brown, L., Alves-Dos-Santos, I., Guimarães, P., Maia, K., Marquitti, F., Vidal, M., Edwards, F., Genini, J., Jenkins, G., Trøjelsgaard, K., Woodward, G., Jordano, P., Ledger, M., Mclaughlin, T., Morellato, L. and Tylianakis, J. 2012. Biodiversity, Species Interactions and Ecological Networks in a Fragmented World. *Advances in Ecological Research* (46): 89- 120.
- Harper, K., E. MacDonald, P. Burton, J. Chen, K. Brososke, S. Saunders, E. Euskirchen, D. Roberts, M. Jaiteh y P. Esseen. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscape. *Conservation Biology* 19 (3):768-782.

- Heithecker TD y Halpern CB. 2007. Edge-related gradients in microclimate in forest aggregates following structural retention harvest in western Washington. *Forest Ecology and Management*, 248: 163 – 173.
- Hogan, K.P. y J.L. Machado. 2002. La luz solar: consecuencias biológicas y medición. pp. 119-143. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Libro Universitario Regional. LUR. Costa Rica. 691 p.
- Jiménez-Carmona, E. y P. Caycedo-Rosales. 2005. Evaluación la Eficacia Biológica de los Corredores de Conexión entre los Bosques del Cañón del Río Barbas y la Reserva Forestal de Bremen Filandia - Quindío. Instituto de Investigaciones de recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Colombia. 21 p.
- Laurance, W.F., 2000. Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends Ecol Evol* 15, 134-135.
- Laurance, W. F., G. B. Williamson, P. Delamonica, A. Olivera, C. Gascon, T. E. Lovejoy y L. Pohl. 2002. Effects of severe drought on Amazonian forest fragments and edges, *Journal of Tropical Ecology* 17: 771-785.
- Li L, He X, X Li, Wen Q y He HS. 2007. Depth of edge influence of the agriculturalforest landscape boundary, Southwestern China. *Ecological Research*, 22: 744 -783.
- López-Barrera, F., R. Manson, M. González-Espinosa, A. Newton. 2006. Effects of the type of montane forest edge on oak seedling establishment along forest–edge–exterior gradients *Forest Ecology and Management* 225: 234–244.
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*, Princeton University Press, Princeton, New-Jersey.
- Marchand, P. y G. Houle. 2006. Spatial patterns of plant species richness along a forest edge: What are their determinants? *Forest Ecology and Management* 223: 113–124
- Martín-López, B., González, J., Díaz, S., Castro, I., y García-Llorente, M. 2007. Biodiversidad y bienestarhumano: el papel de la diversidad funcional.*Ecosistemas*, 16(3), 69-80.
- Matlack, G. R. 1994. Vegetation dynamics of the forest edge—trends in space and successional time. *Journal of Ecology*, vol. 82, no. 1, pp. 113–123.
- Mazzola, P., G. Marchisio y J. Astrachan. 2008. Strategic Planning in Family Business: A Powerful Developmental Tool for the Next Generation. *Family Business Review* 21(3):239-258. DOI: 10.1111/j.1741-6248.2008.00126.x

- Morán-López T, Fernández M, Alonso CL, Flores-Rentería D, Valladares F, Díaz M. 2015. Effects of forest fragmentation on the oak–rodent mutualism. *Oikos* 124(11):1482–1491.
- Moreno-Rueda, G. y M. Pizarro. 2007. The relative influence of climate, environmental heterogeneity, and human population on the distribution of vertebrate species richness in south-eastern Spain. *Acta Oecologica* 32: 50-58.
- Morera, C., J. Pintó y M. Romero. 2008. Procesos de Fragmentación y Corredores Biológicos: una introducción. *Journal of Latin American Geography*, Volume 7, Number 2. pp. 164-166.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- Newmark W. 2005. Evariation in the difference in air temperature between the forest edge and interior in the Usambara Mountains, Tanzania. *African Journal of Ecology* 43: 177 - 180.
- Olmeda, L. C., G. del Barrio, D. García, V. Barrios, E. Sánchez, J. C. Simón, M. Climent, M. F. Carreño, I. Pérez, S. Márquez y A. Ruiz. 2007. Identificación y diagnóstico de la red de corredores ecológicos de la región de Murcia. ATECMA y la Dirección General de Medio Natural de la Región de Murcia. España. 40 p.
- Primack R; Roíz R; Feinsinger P; Dirzo R; Massardo F. 2001. Fundamentos de conservación biológica. México DF. Fondo de Cultura Económica. 797 p.
- Ramos, Z.Sh. 2004. Estructura y composición de un paisaje boscoso fragmentado: Herramienta para el diseño de estrategias de conservación de la biodiversidad. Tesis Magister Scientiae en Educación para el Desarrollo y la Conservación. Turrialba, Costa Rica, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza CATIE. 114 p.
- Ries, L., R. Fletcher, J. Battin y T. Sisk. 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 491-522.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J. y Margules, C. R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology* 5(1): 18–32.
- Sosa, Ramón Alberto. 2008. Efectos de la fragmentación del bosque de caldén sobre las comunidades de aves en el centro-este de La Pampa. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
- Strayer DL, ME Power, WF Fagan, TA Pickett y J Belnap. 2003. A clasification of ecological boundaries. *BioScience*, 53: 723 – 729.

- Tabarelli, M., J. M. Cardoso Da Silva, and C. Gascon. 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. *Biodiversity and Conservation*, vol. 13, no. 7, pp. 1419–1425.
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C. L. y Nowak, M. A. (1994) Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65–66.
- Valencia, S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Bol Soc Bot Mex* 75:33–53.
- Villavicencio, G.; A. Santiago; A. Gallegos y C. Ortega. 2005. Análisis temporal de la fragmentación forestal y estructura del paisaje en espacios protegidos. Universidad de Guadalajara, México.
- Wang, B. C. y T. B. Smith. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution* 17(8):379-386. DOI: 10.1016/S0169-5347(02)02541-7
- Westoby, M. y Leishman, M. 1997. Categorizing plant species into functional types. In: *Plant Functional Types*, eds. T. M. Smith.
- Wiens JA, Stenseth NC, Van Horne B y Ims RA. 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos*, 66: 369 – 380.
- Williams-Linera, G., 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panamá. *Journal of Ecology* 78, 356-373.
- Williams-Linera, G., R. Manson & E. Isunza. 2002. La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques* 8: 73-89.
- Whitcomb RF, Robins OS, Lynch JF, Bystrak BL, Klimkiewitz MK y Bystrak D. 1981. Effects of forest fragmentation on avifauna of the eastern deciduous forest. En: *Forest islands dynamics in man-dominated landscape*. (Ed. R. L. Burges and D. M. Sharpe): 123 – 205.

CAPÍTULO 2

IDENTIFICACIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE LOS BORDES

2 IDENTIFICACIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE LOS BORDES

2.1 INTRODUCCIÓN

La fragmentación es un proceso clave para entender cómo las dinámicas de ocupación del suelo intervienen en la calidad de los bosques. Una de las afectaciones de mayor interés son los cambios que los fragmentos forestales manifiestan, con el paso del tiempo en sus franjas exteriores, también llamadas ecotonos, áreas de borde o simplemente bordes. Su origen se relaciona con el llamado efecto de borde, el cual supone la aparición de propiedades y dinámicas generadas por el contacto de los fragmentos de bosque con la matriz externa (Burel y Baudry 2002; Hilty *et al.* 2006), y que a la postre convierten a los bordes en hábitats diferentes de los que existen en el interior de los fragmentos (Leopold 1933; Hansson 2000; Cadenasso *et al.* 2003).

Distintos estudios indican que las diferencias borde-interior se deben a la propiedad de los bordes para modular -facilitar o inhibir- los flujos e interacciones en el paisaje (Ries *et al.* 2004; López-Barrera *et al.* 2007), destacando su influencia en el movimiento de organismos (Murcia 1995; Broadvent *et al.* 2008; Ries y Sisk 2010). Si bien se ha reconocido que esta propiedad promueve la mezcla de especies de interior y exterior, así como la aparición de nuevas especies propias de ambientes de borde (Hilty *et al.* 2006), la mayoría de los estudios concluyen con balances negativos, debido al decremento de organismos especializados en hábitats conservados y a la invasión de especies exóticas (Cadenasso y Pickett 2000; Ries *et al.* 2004).

Además, diversos trabajos demuestran que los cambios en la composición vegetal afectan de manera directa la estructura de las comunidades de borde, principalmente su abundancia y densidad de individuos (Murcia 1995; Cayuela 2006; Šalek *et al.* 2013). Otras afecciones se producen cuando los cambios en la composición y la estructura inciden en las interacciones entre especies y procesos ecológicos, como la dispersión de semillas (Cadenasso *et al.* 2003), la polinización, el crecimiento de las plantas, los patrones de supervivencia o la migración de especies (Fagan *et al.* 1999; Turner *et al.* 2001; López-Barrera *et al.* 2007; Ries y Sisk 2010),

con consecuencias en el funcionamiento y la productividad de las comunidades en el borde de los fragmentos (Pimm 1999; Carsjens y Lier 2002).

Todas estas consecuencias han derivado en un creciente interés por los impactos biológicamente significativos del efecto de borde en paisajes forestales fragmentados (Ewers *et al.* 2010). Mientras que algunos estudios centran su atención en la respuesta de los organismos a las condicionantes ambientales de los bordes (Murcia 1995; Oosterhoon y Kapelle 2000; Ries *et al.* 2004; Harper *et al.* 2005), otros se enfocan en la estructura espacial de los fragmentos y su relación con las comunidades conservadas en su interior (Tabarelli *et al.* 1999; Zeng y Chen 2000; Echeverría *et al.* 2007; Broadvent *et al.* 2008).

La extensión o distancia a la que el efecto de borde penetra en los fragmentos varía entre estudios realizados desde distintos ambientes y perspectivas. Por ejemplo, Šalek *et al.* (2013) indican un valor promedio de 12.5 m en bosques de ribera centroeuropeos, determinados a partir de variables dasométricas como la altura de los árboles, la altura de la primera rama verde o el diámetro a la altura del pecho, entre otros; Montenegro y Vargas (2008) se centran en bosques altoandinos de Colombia y detectan una variación de bordes de entre 10 y 20 m, según la composición de distintas formaciones vegetales. Por su parte, Cadenasso y Pickett (2000), fijan bordes de entre 30 y 40m en bosques del estado de Nueva York a partir de la influencia de la microfauna en la depredación de semillas; y Young y Mitchell (1994) establecen bordes de ~50 m de extensión en bosques de la isla Norte de Nueva Zelanda, mediante variables microclimáticas, como la temperatura del aire o la radiación fotosintéticamente activa.

Las consecuencias ambientales y ecológicas del efecto de borde han sido estudiadas en distintos hábitats, a diferentes escalas y desde diversos planteamientos teóricos y prácticos (Zeng y Chen 2000; Williams-Linera *et al.* 2002; Fahrig 2003; Farina 2007), sin embargo, son escasos los estudios que de manera explícita analizan la influencia de los atributos espaciales sobre el efecto de borde en bosques templados (Echeverría *et al.* 2007; Ewers *et al.* 2010), y tampoco se han podido identificar las variables de la vegetación en las que recaen los mayores impactos (Cadenasso *et al.* 2003; Montenegro y Vargas 2008).

Esta capítulo parte de las siguientes hipótesis: (i) la influencia del efecto de borde en fragmentos de bosque se manifiesta con cambios en la composición y la estructura de árboles y arbustos a lo largo del gradiente borde-interior; (ii) los fragmentos de bosque presentan una estructura espacial interna que está controlada por la extensión de los bordes, siendo los

fragmentos más pequeños y deformes donde es menos probable la existencia de áreas núcleo y mayor la de contener áreas de borde en su totalidad. La investigación se articula en torno a 2 objetivos principales: (i) Determinar la existencia, extensión y características de las áreas de borde e interior en cuanto a la composición y la estructura de arbustos y árboles en bosques de pino-encino, y (ii) Evaluar cómo el efecto de borde impacta la estructura espacial de los fragmentos de bosque a escala de paisaje.

2.2 METODOLOGÍA

2.2.1 Cartografía y diagnóstico de la fragmentación

Se seleccionó un cuadrante de 692 km² que delimita a los fragmentos del bosque de pino-encino de la vertiente norte de la Sierra de Monte Alto. Se elaboró el mapa de fragmentos forestales (83.3 km²), con un área mínima cartografiable de 1 ha y antigüedad mínima de 30 años, mediante la clasificación supervisada de imágenes Landsat de 1982 y del Servicio de Imágenes del Planeta Google EarthTM de 2011. Se utilizaron campos de entrenamiento en pantalla y para medir la exactitud de la clasificación se elaboró una matriz de confusión a partir de datos de campo y su correspondencia con la clasificación obtenida (Congalton y Green 1999). El análisis de la fragmentación se centró en tres métricas básicas: a) tamaño; b) índice de forma de Patton –o relación perímetro-área, siendo 1 para formas circulares o regulares y > 1 para formas complejas o irregulares– (adaptado por Laurence y Yensen 1991); y c) conectividad –o distancia al fragmento forestal más cercano y de mayor superficie al fragmento nodal– (Mas y Correa 2000; Farina 2007); todas ellas tratadas mediante estadística descriptiva. El análisis cartográfico se hizo con ILWIS 3.0 © ITC (2001).

2.2.2 Muestreo de campo

Se muestrearon 29 fragmentos de bosque de pino-encino, cuyos atributos espaciales son representativos de la variabilidad al interior del área de estudio. El tipo de borde (abrupto) y la matriz circundante a los fragmentos (agrícola) son homogéneos en el área de estudio, por lo que no fueron considerados como criterios para la selección del muestreo.

Para el levantamiento florístico se utilizó el método de transecto. Se muestrearon 1397 individuos de árboles y arbustos en transectos borde-interior, de 2 m de ancho y longitud variable (de 50 a 250 m) dependiendo de la dimensión de los fragmentos (McIntyre 1953;

Montenegro y Vargas 2008). Para cada individuo se tomó registro de la especie, la talla (m), la cobertura (promedio de los diámetros mayor y menor de la copa en m) y el diámetro (m) a la altura del pecho en árboles (DAP) y a la altura de la base en arbustos (DAB) (Matteucci y Colma 1982; MOPT 1992; Hitimana *et al.* 2004).

2.2.3 Extensión y las características de los bordes

El análisis de la información recabada en campo tomó como base la pertenencia de los individuos a una forma de crecimiento (árboles o arbustos) y a un grupo florístico. Se consideraron tres grupos florísticos: pinos (todos los individuos arbóreos pertenecientes al género *Pinus*); otros árboles (todos los individuos arbóreos diferentes al género *Pinus*) y arbustos (todos los individuos arbustivos). Se generó una base de datos con 22 variables, cuatro de las cuales se refieren a riqueza biológica, tres a abundancia, cuatro a diversidad, tres a talla, tres a área basal, tres a cobertura, y dos a dominancia (ver el Apéndice S2 para las estimaciones de las variables).

La información se agrupó en 25 sectores de 10 m de longitud contados a partir del borde de los fragmentos. Para determinar las variables de respuesta de la vegetación que explican las diferencias entre los sectores, se llevó a cabo un análisis de componentes principales (ACP) de las 22 variables de la vegetación. La extensión de las áreas de borde se estableció mediante un análisis de conglomerados, empleando como variables de entrada a las principales variables de respuesta de la vegetación. De esta manera se realizaron agrupaciones de sectores estadísticamente similares, donde los límites entre clústeres fueron interpretados como contactos entre áreas de borde e interior. Dicho procedimiento se realizó mediante el método de agrupamiento jerárquico, con tres clústeres, una medida de distancia euclidiana al cuadrado y una vinculación promedio entre grupos. Para comprobar la significancia dentro de y entre las áreas de borde e interior se realizó un análisis de varianza (ANOVA $F = 103.42$, $p \leq 0.0001$), tomando como variables independientes a las principales variables de respuesta de la vegetación. Se hizo un análisis post-hoc con una prueba de Tukey con objeto de identificar las variables de la vegetación que mejor definen a cada una de las áreas. Finalmente se realizó la caracterización de la composición y la estructura de la vegetación en las áreas de borde e interior mediante estadística descriptiva.

2.2.4 Diagnóstico del efecto de borde a escala de paisaje

Se evaluó el efecto de borde en la estructura espacial de 333 fragmentos forestales. Para ello, los fragmentos fueron clasificados en tres categorías, según su estructura interna controlada por la extensión de las áreas de borde e interior. La distribución entre categorías de fragmentos y características espaciales (forma, tamaño y conectividad) se validó con un análisis Chi-cuadrada.

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Características espaciales, de composición vegetal y de estructura

El cuadrante que delimita a los fragmentos de pino-encino (692 km²) está conformado por una matriz de cultivos (35% de la superficie total) y pastizales (18%) que tuvieron su mayor expansión en la década de los 60's. Desde entonces, el bosque de pino-encino entró en un proceso de fragmentación que lo dividió en 333 fragmentos, de los cuales cuatro son de tamaño grande (de 4.2 a 6.6 km²) y representan el 26.5% de la superficie boscosa; 14 son de tamaño medio (1.5 a 3.7 km²) y contribuyen con el 37.5%; y 315 son pequeños (< 1.1 km²) y ocupan el 36% del total. En cuanto a geometría espacial, los fragmentos medianos y pequeños están mejor conectados entre sí (15 m en promedio) que los grandes (300 m en promedio), los cuales forman extensas masas replegadas en los sectores de mayor elevación. El análisis de los índices de forma muestra un equilibrio entre los fragmentos de forma simple (167 fragmentos con IF = 1.12 a 2.72) y los de forma compleja (166 fragmentos con IF = 2.73 a 10.66).

Los 1397 individuos registrados en los fragmentos revelan que los arbustos son el grupo más diverso (diversidad de Simpson = 0.78, H'max = 1.12 y Shannon–Wiener = 0.94), seguido de otros árboles distintos a pinos (diversidad de Simpson = 0.69, H'max = 1.12 y Shannon–Wiener = 0.72) y de pinos (diversidad de Simpson = 0.68, H'max = 0.69 y Shannon–Wiener = 0.68). La equitatividad entre especies es elevada (0.792) y se refleja en la relación entre árboles y arbustos (1 a 1), los cuales mantienen valores similares de riqueza y abundancia (19 y 703 en árboles y 21 y 694 en arbustos, respectivamente). Sin embargo, la estructura del bosque está dada por la relación entre árboles distintos a pinos y pinos, que es de 6 a 1 (abundancia de 600 y 103, respectivamente). Destacan los individuos arbóreos de los géneros *Abies*, *Arbutus* y *Quercus*, que alcanzan una cobertura superior al 50% y tallas promedio de 6m. Por el contrario,

la distribución de los pinos es opuesta, al formar un dosel abierto (cobertura de 17%), pero con promedios de talla más altos (13 m) y menor área basal (0.1 m²).

2.3.2 Respuesta de la vegetación al efecto de borde

El ACP de las 22 variables de vegetación indica que la Componente 1 (43% de la varianza total), esencialmente relacionada con aspectos de la composición, es la componente estadística que mejor explica los cambios entre los sectores en los que se dividieron los transectos. Esta componente incluye siete variables: riqueza de otros árboles distintos a pinos, riqueza de arbustos, riqueza total, diversidad de Shannon–Wiener, diversidad máxima, abundancia de otros árboles y abundancia de arbustos. Cabe señalar que la abundancia fue considerada como una variable de la composición porque los datos de diversidad se tomaron a partir de las especies y su abundancia. En todas las variables de la Componente 1 se obtuvo una carga factorial de > 0.8 (Figura 2.1).

Los valores más altos de riqueza, diversidad y abundancia se concentran en el borde de los fragmentos, desde donde tienden a disminuir hacia el interior (Figura 2.2). Esta tendencia es muy clara en el caso de la diversidad (DSW y H'max), sin embargo, el resto de las variables tienden a reducirse solo los primeros 100 a 150 m desde el borde, tras lo cual vuelven a incrementarse hacia el interior. A excepción de la riqueza de pinos, que obtuvo valores más altos en el núcleo de los fragmentos, en el resto de las variables los valores del interior no alcanzan a los obtenidos en el borde.

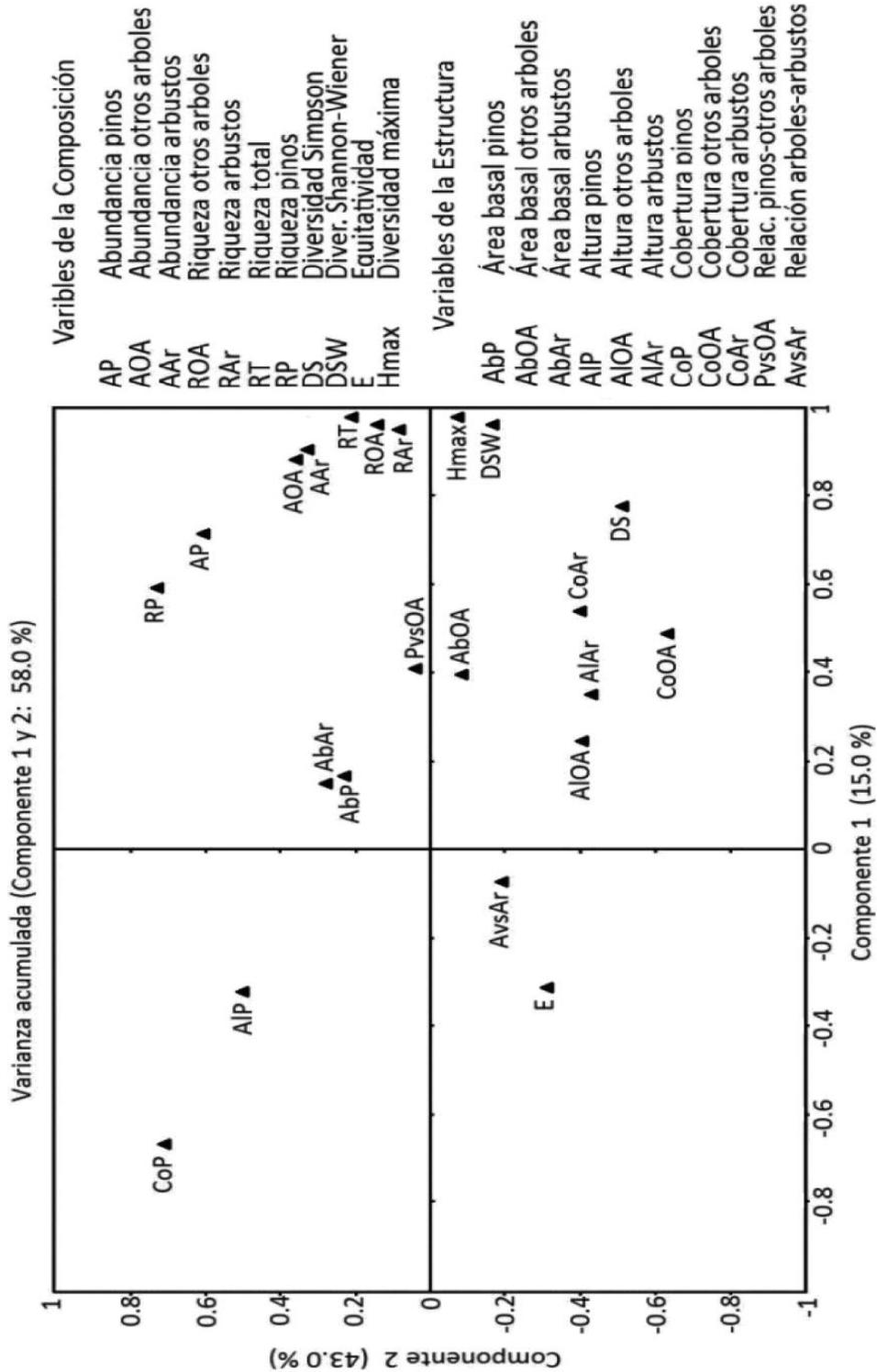


Figura 2.1 Análisis de componentes principales con 22 variables de composición vegetal y estructura de los bosques de pino-encino. Se utilizan las dos primeras componentes que en conjunto recogen el 58% de la varianza explicada.

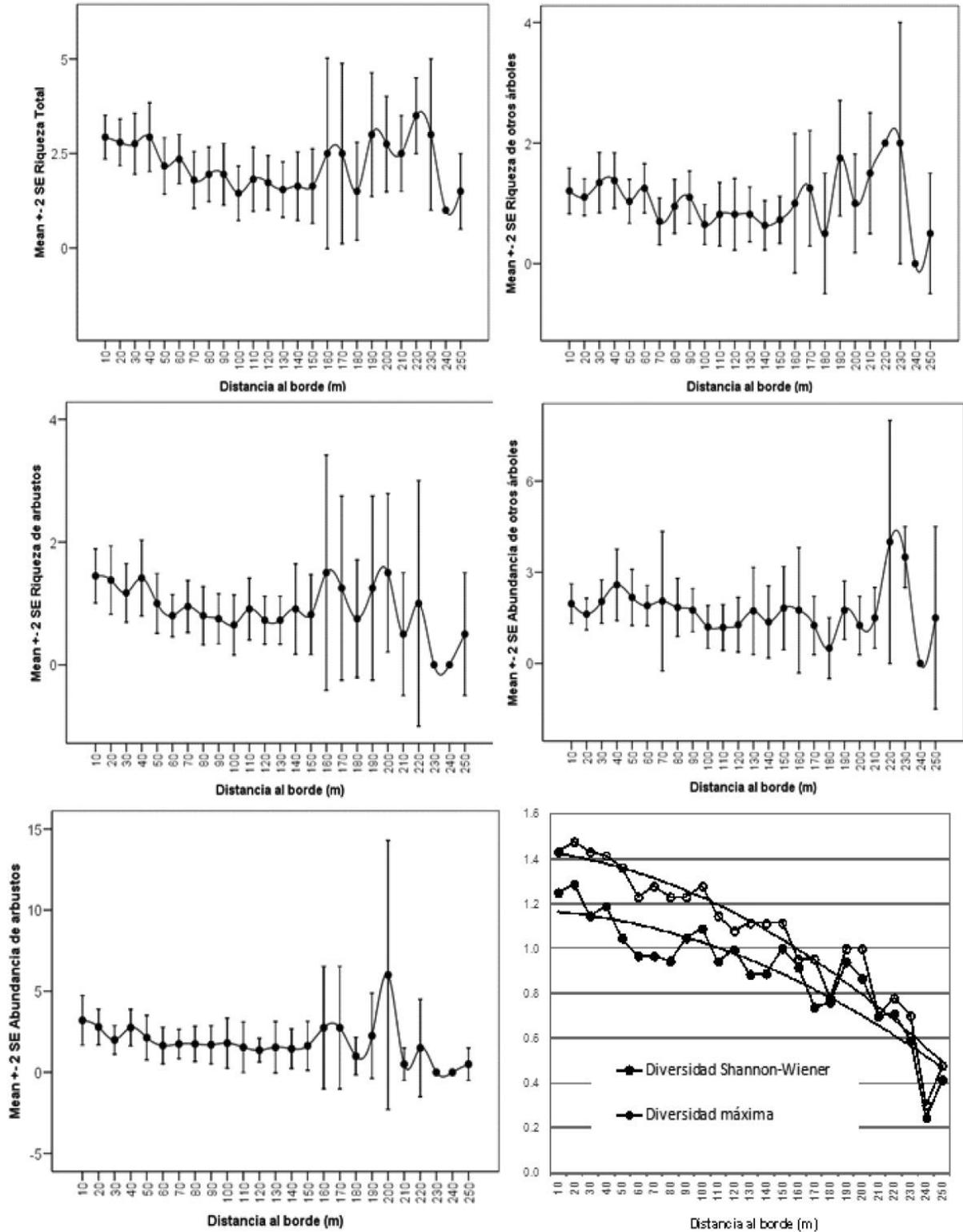


Figura 2.2 Distribución de las variables de la composición en los 25 sectores (10 m de extensión) en los que fue dividido el transecto borde-interior. Se indican datos promedio en cada caso.

2.3.3 Áreas de borde, transición y núcleo

El análisis de conglomerados con las siete variables de composición demuestra que los cambios observados a lo largo de los 25 sectores del perfil borde-interior no son aleatorios, sino que revelan tres tramos con distinto contenido biológico (Figura 2.3). El área de borde (50 m de extensión) comprende los primeros 5 sectores de 10 m, los cuales definen la franja externa de los fragmentos de bosque hasta una distancia de 50 m. El área de transición (50 m de extensión) comprende los siguientes 5 sectores, y se extiende entre >50 y 100 m; y el área núcleo a los sectores posteriores (> 100 m), con una extensión variable. Si bien las variables de la composición obtuvieron valores parecidos entre las tres áreas (similitud de 75%), el área de transición muestra una mayor proximidad estadística con el área núcleo (similitud del 93%). El análisis ANOVA (Tabla 2.1) muestra que los valores estadísticos ($F = 103.42$) tienen asociados niveles críticos muy pequeños ($p < 0.0001$). Por lo tanto, las áreas de borde, transición y núcleo poseen coherencia al agrupar sectores de distancia con similitud estadística en sus variables de composición.

Por su parte, el post-hoc de Tukey (Tabla 2.1) revela que la riqueza total, la de otros árboles distintos a pinos y la de arbustos, así como la abundancia de otros árboles y la de arbustos, presentan diferencias claras entre las áreas de borde, transición y núcleo. Además, el área de borde se define también por la diversidad máxima y la diversidad de Shannon–Wiener, en tanto que el área núcleo lo hace únicamente por esta última.

Tabla 2.1 Resultados (p -values) de ANOVA de las 7 variables que forman a la componente composición para las áreas de borde (≤ 50 m), transición (> 50 a 100 m) y núcleo (> 100 m) de los fragmentos de bosque de pino-encino. Los resultados significativos del post-hoc Tukey HSD se muestran con diferente letra.

Fuente de Variación	Grado de libertad	Abundancia		Riqueza			Diversidad	
		Arbustos	Otros árboles	Arbustos	Otros árboles	Total	Shannon-Wiener	Máxima
Áreas	2	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Borde		12.9a	10.3a	3.1a	3.2a	6.8a	1.3a	1.6a
Transición		8.7a	8.7a	1.9a	2.3a	4.6a	1.1ab	1.5b
Núcleo		13.4a	11.6a	2.6a	2.8a	5.9a	1.2a	1.5b

Diferencias significativas al 95%

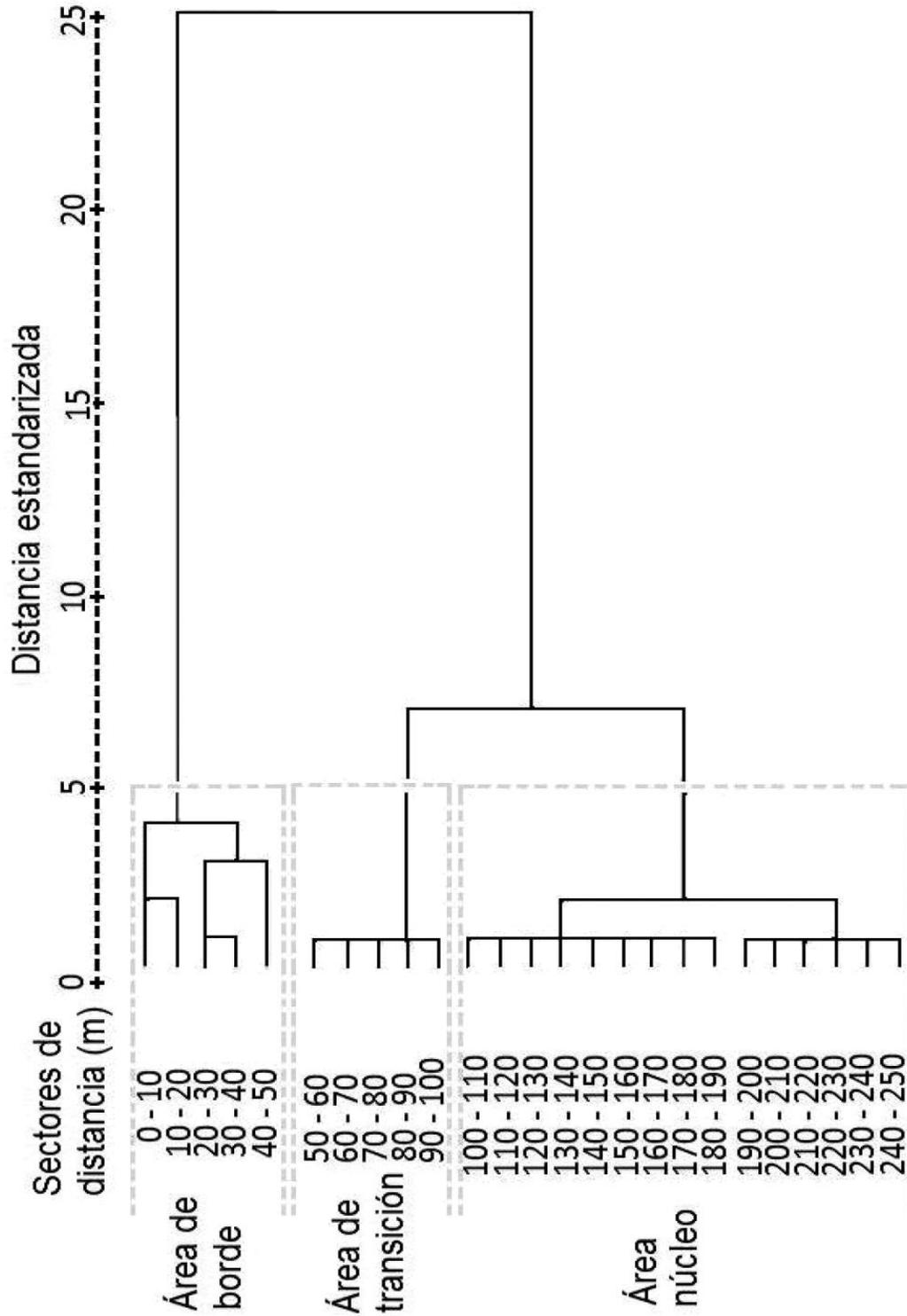


Figura 2.3 Análisis de conglomerados a partir de la abundancia promedio de 25 sectores de 10m de extensión en los que fueron divididos los transectos de campo. Se muestra la distribución de los bordes y el área núcleo en 3 clústeres de distinta distancia contada desde el borde hacia el interior de los fragmentos.

a) Área de Borde. El borde de los fragmentos forestales (≤ 50 m) es el área con mayor riqueza florística y diversidad, en tanto que la abundancia supera a la obtenida en el área de transición, pero no a la del núcleo (Tabla 2.1). La mayoría de las especies arbóreas son latifoliadas cosmopolitas o que tienen preferencia por ambientes de borde. Estas últimas suman el 44% de la abundancia de árboles, destacando la aportación de *Prunus serotina* (13%), *Q. crassipes* (9%) y *Q. rugosa* (9%). En cambio, los pinos son menos abundantes, siendo los casos más notables *Pinus patula* (7%), especie no nativa que se ha introducido en el área con fines de reproducción, y *P. leiophylla* (4%) característico de ambientes perturbados. Como es de esperar, la mayoría de las especies de arbustos son especialistas en ambientes de borde (74% de las abundancias relativas de los arbustos), siendo las más abundantes *Eupatorium glabratum* (43%), *Baccharis conferta* (11%) y *Eupatorium sp.* (8%) (Tabla 2.2).

b) Área de transición. En este tramo (> 50 a 100 m) la diversidad y las otras variables de riqueza y abundancia son inferiores a las registradas en el área de borde (Tabla 2.1). Sin embargo, las especies de árboles que tienen preferencia por el área de transición suman un alto porcentaje (62%) del total de la abundancia de árboles. Resulta característica la mezcla de especies con preferencia por ambientes de borde, como *Prunus serotina* (8%) y *Cupressus lindleyi* (4%), o por ambientes de interior, como *Quercus obtusata* (42%) y *Pinus teocote* (11%). La misma situación ocurre con los arbustos, donde destacan por sus abundancias relativas *Eupatorium glabratum* (57%) y *Baccharis conferta* (10%), que tienen preferencia por ambientes de borde, y *Monnina ciliolata* (9%), propia de ambientes de interior. Sin embargo, el área de transición presenta una mayor similitud estadística con el núcleo de los fragmentos, en buena medida debido al dominio de *Quercus obtusata* (Tabla 2.2).

c) Área núcleo. En el interior de los fragmentos (> 100 m) se concentran las mayores abundancias tanto de arbustos (13.4 individuos por transecto) como de otros árboles distintos a pinos (11.6) (Tabla 2.1). De igual forma su riqueza florística y diversidad superan a las obtenidas en el área de transición, aunque son algo inferiores a las encontradas en el área de borde. El análisis de abundancias muestra que los porcentajes más altos corresponden a las especies que tienen preferencia por hábitats de interior. *Quercus obtusata* es la especie arbórea más abundante (38%), seguida por *Q. crassifolia* (25%). Los pinos representan el 12%, siendo dos

especies de pinos nativos, *Pinus montezumae* y *P. teocote*, los más abundantes con 8 y 4%, respectivamente. Por su parte, las especies de arbustos que muestran preferencia por ambientes de interior suman el 46% de la abundancia total de arbustos, como es el caso de *Senecio salignus* (19%) y *Gaultheria acuminata* (14%). *Eupatorium glabratum* presenta una proporción inferior (26%) a la que obtuvo en las áreas de transición y borde (Tabla 2.2).

Tabla 2.2 Preferencias de las especies entre las áreas de borde, transición y núcleo. Se indican las abundancias relativas por especies de (a) arbustos y (b) árboles.

(a) Especie	Área de Borde		A. de Transición		Área Núcleo	
	Abund.	(%)	Abund.	(%)	Abund.	(%)
<i>Agave salmiana</i>	3	1	0	0	0	0
<i>Baccharis conferta</i>	43	11	17	10	2	1
<i>Baccharis heterophylla</i>	38	10	6	4	17	12
<i>Bouvardia ternifolia</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Buddleia cordata</i>	22	6	8	5	10	7
<i>Buddleia parviflora</i>	7	2	0	0	0	0
<i>Cestrum nitidum</i>	6	2	2	1	0	0
<i>Cestrum thyrsoideum</i>	12	3	0	0	0	0
<i>Comarostaphylis discolor</i>	12	3	1	1	7	5
<i>Eupatorium glabratum</i>	161	42	96	56	38	26
<i>Eupatorium sp.</i>	31	8	3	2	2	1
<i>Fuchsia thymifolia</i>	5	1	0	0	0	0
<i>Garrya laurifolia</i>	2	1	6	4	4	3
<i>Gaultheria acuminata</i>	9	2	10	6	20	14
<i>Monnina ciliolata</i>	0	0	15	9	10	7
<i>Opuntia ficus-indica</i>	13	3	1	1	0	0
<i>Senecio salignus</i>	4	1	2	1	28	19
<i>Senecio simuatus</i>	6	2	2	1	2	1
<i>Solanum cervantesii</i>	2	1	1	1	2	1
<i>Solanum sp.</i>	2	1	0	0	1	1
<i>Symphoricarpos microphyllus</i>	0	0	0	0	2	1
Total	379	100	170	100	145	100

(b) Especie	Área de Borde		A. de Transición		Área Núcleo	
	Abund.	(%)	Abund.	(%)	Abund.	(%)
<i>Abies religiosa</i>	2	1	0	0	2	1
<i>Alnus acuminata</i>	9	3	8	4	3	2
<i>Arbutus xalapensis</i>	23	7	14	7	9	6
<i>Crataegus mexicana</i>	2	1	0	0	2	1
<i>Cupressus lindleyi</i>	10	3	8	4	1	1
<i>Fraxinus uhdei</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Prunus serotina</i>	46	13	16	8	2	1
<i>Quercus crassifolia</i>	25	7	13	6	36	25
<i>Quercus crassipes</i>	32	9	4	2	6	4
<i>Quercus laeta</i>	7	2	3	1	8	5
<i>Quercus laurina</i>	10	3	5	2	1	1
<i>Quercus obtusata</i>	102	29	86	42	56	38
<i>Quercus rugosa</i>	31	9	14	7	2	1
<i>Pinus leiophylla</i>	14	4	2	1	1	1
<i>Pinus montezumae</i>	5	1	3	1	11	8
<i>Pinus patula</i>	23	7	7	3	0	0
<i>Pinus pseudostrobus</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Pinus teocote</i>	8	2	23	11	6	4
Total	350	100	207	100	146	100

2.3.4 Efecto de borde a escala de paisaje

Los transectos muestreados en campo representan la variabilidad de las métricas espaciales del área de estudio. En consecuencia, es posible inferir con fines de diagnóstico que la extensión de las áreas de borde, transición y núcleo se mantiene constante al interior de los fragmentos de

bosque. La Figura 2.4 muestra la clasificación de 333 fragmentos forestales en tres categorías: a) Bosques con área núcleo, aquellos fragmentos cuya relación tamaño y forma resultan en una distancia borde-interior > 100 m, y que por lo tanto son los únicos que contienen área núcleo en su interior; b) Bosques con áreas de transición y borde, con una distancia borde-interior > 50 a 100 m, y que por lo tanto contienen en su interior ambientes de transición y borde, pero carecen de área núcleo; y c) Bosques con área de borde, con una distancia borde-interior ≤ 50 m, y que por lo tanto corresponden a áreas de borde en su totalidad.

El análisis Chi-cuadrada (Tabla 2.3) señala que existen diferencias entre las áreas de borde, transición y núcleo con respecto a las características espaciales: tamaño ($X^2 = 135.041$, $df = 2$, $p < 0.0001$), forma ($X^2 = 78.276$, $df = 2$, $p < 0.0001$) y conectividad ($X^2 = 8.420$, $df = 2$, $p = 0.02$). El 93% de la superficie forestal se refiere a fragmentos de bosque que contienen áreas de núcleo y/o de transición. Se trata de fragmentos comparativamente escasos (41 y 64, respectivamente) y extensos (1.6 km^2 y 0.2 km^2), deformes ($IF = 5.4$ y 3.6) y distantes entre sí (351 y 34m), que se ubican replegados en los sectores altos de la sierra. El restante 7% de la superficie forestal está repartido en 228 fragmentos pequeños (0.03 km^2), de forma regular ($IF = 2.6$) y elevada cercanía entre sí (50.64 m), que están constituidos de manera exclusiva por áreas de borde.

Tabla 2.3 Distribución y características espaciales de los fragmentos de bosque de pino-encino, reclasificados según su estructura interna.

Tipo de fragmento forestal	N	Superficie		Media (\pm EE)		
		Km ²	%	Tamaño ^a	Forma ^b	Conectividad ^c
Con área núcleo	41	66,11	79	1.61 (1.64)	5.36 (2.06)	350.63 (945.96)
Con área de transición y borde	63	10,98	13	0.17 (0.03)	3.63 (0.79)	34.2 (163.40)
Sólo con área de borde	228	6,21	8	0.03 (0.15)	2.56 (1.27)	50.64 (67.50)

(a) Tamaño= Superficie del fragmento en km²; (b) Forma=Índice de forma de Patton; (c) Distancia al fragmento más cercano de mayor superficie en metros.

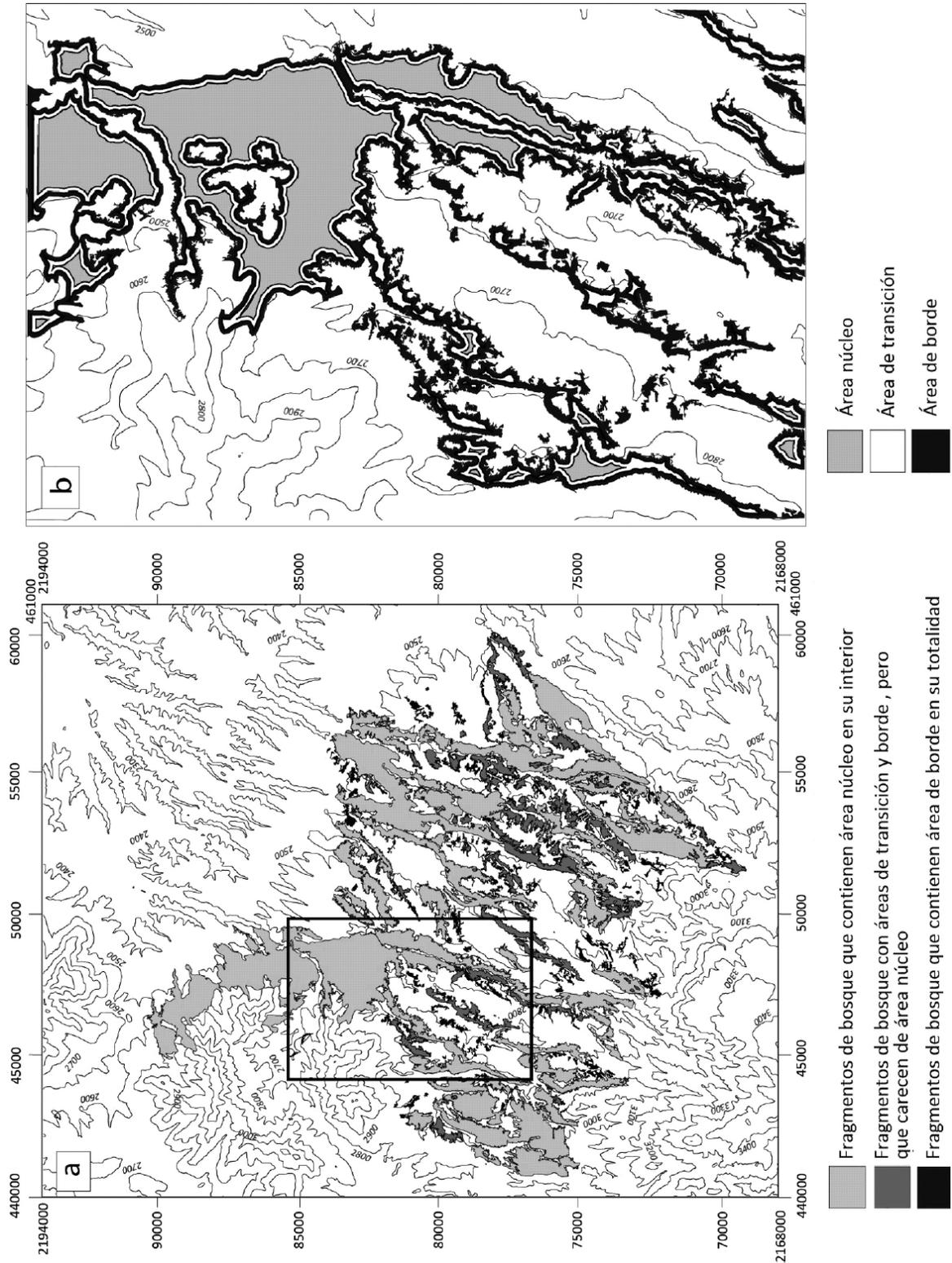


Figura 2.4 Clasificación de los fragmentos de bosque según el impacto de la extensión de las áreas de borde, transición y núcleo en su estructura espacial (a), y Estructura interna de algunos fragmentos, indicando la extensión de las áreas de borde, transición y núcleo (b).

2.4 DISCUSIÓN

Se ha reconocido que el desarrollo de bordes está controlado por la respuesta de los organismos a la permeabilidad de ciertos parámetros ambientales, sin embargo, son escasos los trabajos que se refieren a su dimensión geográfica, es decir, la extensión espacial de estas estructuras dentro de los fragmentos forestales (Young y Mitchell 1994; Cadenasso y Pickett 2000; Harper *et al.* 2005; Šalek *et al.* 2013). El análisis de conglomerados con siete variables de composición demuestra la existencia de tres tramos con distinto contenido biológico: área de borde (0 a 50m), área de transición (>50 a 100 m) y área núcleo (> 100 m con una extensión variable), confirmando los hallazgos de Montenegro y Vargas (2008) y Delgado *et al.* (2007), quienes sugieren la posibilidad de distintas estructuras en un mismo fragmento.

Es significativo que los cambios percibidos se refieren mayormente a siete variables de la composición vegetal, coincidiendo con otros estudios (Cadenasso y Pickett 2000; Ries *et al.* 2004), donde el impacto sobre los atributos estructurales del bosque resultó poco significativo. Esta situación permite reconocer la importancia de los atributos relativos a la composición vegetal, incluso en estudios que tradicionalmente basan sus interpretaciones en atributos de estructura (Cayuela 2006), como es el caso de diversas interpretaciones derivadas de técnicas de teledetección (Williams-Linera 2002).

El área de borde (≤ 50 m) es la franja de mayor riqueza, diversidad florística y abundancia, características que han sido explicadas en función del incremento de recursos tróficos y de una mayor movilidad y distribución de especies, propios de las áreas de borde (Wales 1972; Murcia 1995; Fagan *et al.* 1999). En algunos estudios se ha señalado que el incremento de la biodiversidad en los bordes se debe no sólo a especies que logran movilizarse a través del borde, sino que lo convierten en su hábitat principal (Hilty *et al.* 2006). En el área de estudio encontramos que las especies que prefieren ambientes de borde son latifoliadas, principalmente *Q. crassipes*, *Q. rugosa* y *Prunus serotina*; algunos pinos cultivados (*Pinus patula*) o de ambientes perturbados (*P. leiophylla*); así como especies cosmopolitas, secundarias o arvenses, como *Opuntia ficus-indica* o *Eupatorium glabratum*; todas las cuales apuntan hacia una menor calidad ecológica de este tramo. Resultados similares han sido reportados por Tabarelli *et al.* (1999) en bosques montanos tropicales, Honnay *et al.* (2002) en bosques templados europeos y Oosterhoon y Kapelle (2002) en bosques mesófilos de montaña en Costa Rica.

Los bosques que albergan de manera exclusiva ambientes de borde abarcan una escasa superficie (7% del total). No obstante, son de gran interés, pues corresponden a la gran mayoría de los fragmentos remanentes del bosque, y su alta densidad y cercanía respecto de otros fragmentos le confieren gran importancia a nivel del paisaje, sobre todo porque representan un alto potencial para promover la conectividad con fines de restauración. En este sentido es importante notar experiencias como la indicada por Suárez (2008) en el páramo andino, que tienen por objeto favorecer la conectividad de remanentes de bosque montano alto.

Cabe destacar que dicha dimensión espacial del efecto de borde es similar a la reportada en otros estudios (Williams-Linera 1990; Chen y Spies 1992; Young y Mitchell 1994; López-Barrera *et al.* 2007), los cuales no obstante al referirse a distintos ambientes y variables de análisis (Delgado *et al.* 2007; Donovan *et al.* 2013), coinciden en señalar extensiones de borde de 0 a ~50 m de distancia contados del borde de los fragmentos.

Por su parte, los bosques que contienen áreas de transición y núcleo representan una extensa superficie equivalente a > 93% del área forestal. De especial interés es el área de transición, caracterizada por valores de riqueza, abundancia y diversidad inferiores a los del borde de los fragmentos. Sin embargo, la notable abundancia de algunas especies con preferencia por ambientes de interior, como *Quercus obtusata*, favorece la similitud estadística de esta área con respecto al núcleo de los fragmentos. La extensión de esta franja (> 50 a 100 m) resulta particularmente interesante porque difiere de la mayoría de los estudios que ubican la extensión de los bordes por debajo de 50 m (Young y Mitchell 1994; Cadenasso y Pickett 2000; Montenegro y Vargas 2008; Šalek *et al.* 2013).

Nuestra interpretación del área núcleo parte de la idea generalmente aceptada de que en estos hábitats las condiciones ambientales y el desarrollo vegetal son similares a los encontrados en bosques conservados (Echeverría *et al.* 2007). En nuestro caso, el área núcleo se extiende a partir de > 100 m, y se caracteriza por valores de riqueza florística y diversidad inferiores a las encontradas en el área de borde. Sin embargo, presenta altas abundancias en especies nativas como *Quercus obtusata*, *Q. crassifolia*, *Pinus montezumae* y *P. teocote*, las cuales han sido señaladas por su preferencia por hábitats de interior.

Las diferencias entre las áreas de borde, transición y núcleo no nos permiten determinar amenazas por pérdida de especies (Ries *et al.* 2004). Sin embargo, se puede confirmar la existencia de especies que se benefician de los procesos de fragmentación, y que resultan más

abundantes en el borde de los fragmentos (Murcia 1995; Fagan *et al.* 1999; Cadenasso y Pickett 2000; López-Barrera *et al.* 2007).

Finalmente, es de interés destacar la relación entre la extensión del efecto borde y las métricas espaciales de los fragmentos (Ewers *et al.* 2010). En el área de estudio los fragmentos que contienen áreas de núcleo y/o de transición se distribuyen en el 93% de la superficie forestal, coincidiendo con extensos pero escasos fragmentos, de forma irregular y distantes entre sí. En cambio, los fragmentos que contienen exclusivamente áreas de borde se distribuyen en el restante 7% de la superficie forestal, correspondiendo a 228 fragmentos pequeños, regulares y de elevada cercanía entre sí.

Estos resultados coinciden con otros estudios que señalan al tamaño, la forma y la conectividad de los fragmentos como los principales atributos espaciales que inciden en la respuesta vegetal al efecto borde (Tabarelli *et al.* 1999; Asbjornsen *et al.* 2004; Echeverría *et al.* 2007; Montenegro y Vargas 2008; Pincheira *et al.* 2009); y por lo tanto, que influyen en la estructura interna (áreas de borde – transición- núcleo) de los fragmentos de bosque y del paisaje en su conjunto (Young y Mitchell 1994; Broadvent *et al.* 2008; Ewers *et al.* 2010).

2.5 CONCLUSIONES

El estudio aborda la extensión del efecto de borde y sus consecuencias en la composición y la estructura de fragmentos de bosque de pino-encino. Se demuestra que los cambios afectan principalmente a siete variables de la composición vegetal: riqueza de otros árboles distintos a pinos, riqueza de arbustos, riqueza total, diversidad de Shannon–Wiener, diversidad máxima, abundancia de otros árboles y abundancia de arbustos.

La distribución de las variables de la composición a lo largo del perfil borde-interior demuestran la existencia de tres tramos: área de borde (≤ 50 m), área de transición (> 50 a 100 m) y área de núcleo (> 100 m). Las tres áreas tienen una similitud del 75%, pero la de transición muestra una proximidad estadística del 93% con el área núcleo.

Los resultados señalan que las variables de la composición se incrementan hacia el borde de los fragmentos, y que la abundancia de árboles latifoliados supera por mucho a la obtenida por los pinos en el interior de los fragmentos. Sin embargo, se identificaron algunas especies que concentran sus abundancias en ambientes poco alterados de interior (áreas de transición y núcleo), como *Q. crassifolia*, *Q. obtusata*, *P. montezumae* y *P. teocote*, y otras que tienen

preferencia por ambientes de borde, como *Prunus serotina*, *Q. crassipes*, *Q. rugosa*, *P. patula* y *P. leiophylla*. Ello permite confirmar al área de borde como la de menor calidad ecológica dentro de la estructura forestal.

Las consecuencias del efecto de borde también se expresan a escala de paisaje. El 93% de la superficie forestal corresponde a fragmentos que contienen áreas núcleo y/o de transición, situación que nos alienta por ser los de mayor calidad ecológica; y únicamente el 7% se conforma por fragmentos que contienen exclusivamente áreas de borde, repartida en una gran cantidad de pequeños fragmentos que suponen un alto potencial para la conectividad. Se considera que estos resultados son de elevada utilidad con fines de planeación y restauración ambiental.

2.6 REFERENCIAS

- Asbjornsen, H., M. Ashton, D. Vogt y S. Palacios. (2004) Effects of habitat fragmentation on the buffering capacity of edge environments in a seasonally dry tropical oak forest ecosystem in Oaxaca, Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 103: 481-495.
- Broadvadvent, E., G. Asner, M. Keller, D. Knapp, P. Oliveira y J. Silvava. (2008) Forest fragmentation and edge effects from deforestation and selective logging in the Brazilian Amazon. *Biological Conservation* 141: 1745-1757.
- Burel, F. y J. Baudry. 2002. *Ecología del paisaje. Conceptos, métodos y aplicaciones*. Ed. Mundi-Prensa, España.
- Cadadenasso, M., S. Pickett. 2000. Linking forest edge structure to edge function: meditation of herbivore damage. *Journal of Ecology* 88: 31-44.
- Cadadenasso, M.L., S.T.A. Pickett, K.C. Weathers y C.G. Jones. 2003. A framework for a theory of ecological boundaries. *BioScience* 53/8: 750-759.
- Canfield, R. 1941. Application of the Line Interception Method in Sampling Range Vegetation. *Forestry* 39: 388-349.
- Carsjens, G.J. y V.N. Lier. 2002. Fragmentation and land-use planning: an introduction. *Landscape and Urban Planning* 58: 79-82.
- Cayuela, L. 2006. Deforestación y fragmentación de bosques tropicales montanos en los Altos de Chiapas, México. Efectos sobre la diversidad de árboles. *Ecosistemas* 15/3: 192-198.

- Chen, J. y T. Spies. 1992. Vegetation responses to edge environments in old-growth douglas-fir forests. *Ecological Applications* 2 (4): 387-396.
- Congalton, G.C. y K. Green. 1999. *Assessing the accuracy of remote sensed data: Principles and practices*. Lewis publishers, Florida, USA. 137 pp.
- Delgado, J., N. Arroyo, J. Arévalo y J.M. Fernández-Palacios. 2007. Edge effects of roads on temperature, light, canopy cover, and canopy height in laurel and pine forests (Tenerife, Canary Islands). *Landscape and urban Planning* 81: 328-340.
- Donov, P., K. Harper, D. Silvava-Matos. 2013. The role of edge contrast and forest structure in edge influence: vegetation and microclimate at edges in the Brazilian cerrado. *Plant ecology* 214: 1345-1359.
- Ewers, R., C. Marsh y O. Wearn. 2010. Making statistics biologically relevant in fragmented landscapes. *Trend in Ecology and Evolution* 25: 699-704.
- Fagan, W., R. Cantrell y C. Cosner. 1999. How habitat edges change species interactions. *American Naturalist* 153: 165-182.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 487-515.
- Farina, A. 2007. *Principles and methods in landscape ecology*. Springer, Dordrecht, Netherlands. 412 pp.
- Galicia, L. y A. García-Romero. 2007. Land use and land cover change in highland temperate forests in the Izta-Popo National Park, Central Mexico. *Mountain Research and Development* 27/1: 48-57.
- Hansson, L. 2000. Landscape and edge effects on population dynamics: approaches and examples. En: Sanderson, J. y L. Harris (ed.). *Landscape Ecology. A top-down approach*: 246. Lewis Publishers, New York.
- Harper, K., E. MacDonald, P. Burton, J. Chen, K. Brososke, S. Saunders, E. Euskirchen, D. Roberts, M. Jaiteh y P. Esseen. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscape. *Conservation Biology* 19 (3):768-782
- Hilty, J.A., W.Z. Lidicker Jr. y A.M. Merenlender. 2006. *Corridor ecology. The science and practice of linking landscapes for biodiversity conservation*. Island Press, Washington.

- Hitimana, J., J. Legilisho y J. Thairu. 2004. Forest structure characteristics in disturbed and undisturbed sites of Mt. Elgon Moist Lower Montane Forest, western Kenya. *Forest Ecology and Management* 194: 269-291.
- Honnay, O., K. Verheyen y M. Hermy. 2002. Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *Forest Ecology and Management* 161: 109-122.
- ITC. 2001. *Ilwis 3.0 Academic User's Guide*. International Institute for Aerospace Survey and Earth Sciences (ITC), Enschede, Netherlands. 530 pp.
- Leopold, A. 1933. *Game management*. John Wiley, New York. 481 pp.
- Laurence, W. y E. Yensen. 1991. Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation* 55: 77-92.
- López-Barrera, F., R. Manson, M. González-Espinosa y A. Newton. 2007. Effects of varying forest edge permeability on seed dispersal in a neotropical montane forest. *Landscape Ecology* 22: 189-203.
- Mas, J.F. y J. Correa-Sandovaval. 2000. Análisis de la fragmentación del paisaje en el área protegida Los Retenes, Campeche, México. *Investigaciones Geográficas* 43: 41-59.
- Matteucci, S. y A. Colma. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. Organización de Estados Americanos, Washington D.C. 168 pp.
- McIntyre, G. 1953. Estimation of plant density using line transects. *The Journal of Ecology* 41: 319-330.
- Montenegro, A.L. y O. Vargas. 2008. Caracterización de bordes de bosque alto andino e implicaciones para la restauración ecológica en la Reserva Forestal de Cogua (Colombia). *International Journal of Tropical Biology* 56: 1543-1556.
- MOPT. 1992. *Guía para la elaboración de estudios del medio físico. Contenido y metodología*. Ministerio de Obras Públicas y Transportes, Madrid. 809 pp.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- Pimm, S.L. 1999. The dynamics of the flows of matter and energy. En: Mc Glade, J. (ed.). *Advanced ecological theory, principles and applications*. Blackwell Science, London.
- Oosterhoorn, M y M. Kappappelle. 2000. Vegetation structure and composition along an interior-edge-exterior gradient in a Costa Rican montane cloud forest. *Forest Ecology and Management* 126:291-307.

- Pincheira-Ulbrich, J., J.R. Rau, F. Peña-Cortés. 2009. Tamaño y forma de fragmentos de bosque y su relación con la riqueza de especies de árboles y arbustos. *Fyton. Revista internacional de botánica experimental* 78: 121-128.
- Ries, L., R. Fletcher, J. Battin y T. Sisk. 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 491-522.
- Ries, L. y The. Sisk. 2010. What is an edge species? The implications of sensitivity to habitat edges. *Oikos* 119: 1636-1642.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México. 432 p.
- Šalek, L., D. Zahradník, R. Marušákšakšak, L. Jerabková y J. Merganica. 2013. Forest edges in managed riparian forest in the eastern part of the Czech Republic. *Forest Ecology and Management* 305: 1-10.
- ánchez, O. 1980. *La flora del valle de México*. Herrero, México. 519 pp.
- Tabarelli, W. Mantovani y C. Peres. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91: 119-127.
- Turner, M., R. Gardner y R. O'Neill. 2001. *Landscape Ecology in theory and practice*. Springer-Verlag, New York. 401 pp.
- Wales, B. 1972. Vegetation analysis of north and south edges in a mature oak-hickory forest. *Ecological Monographs* 42: 451-471.
- Williamams-Linera, G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Ecology* 78 (2): 356-373.
- Williamams-Linera, G., R. Manson y E. Isunza. 2002. La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques* 8: 73-89.
- Young, A. y N. Mitchell. 1994. Microclimate and vegetation edge effects in a fragmented podocarp-broadleaf forest in New Zealand. *Biological Conservation* 67: 63-72.
- Zeng, D. y J. Chen. 2000. Edge effects in fragmented landscapes: a generic model for delineating area of edge influences (D-ADEI). *Ecological Modelling* 132: 175-190.

CAPÍTULO 3

DETERMINACIÓN DE GRUPOS FUNCIONALES Y VULNERABILIDAD AL BORDE

3 DETERMINACIÓN DE GRUPOS FUNCIONALES Y VULNERABILIDAD AL BORDE

3.1 INTRODUCCIÓN

La modificación del paisaje a través de la expansión de las actividades humanas (agrícola, ganadería, asentamientos humanos, etc.) (Godefroid y Koedam 2003; Kerr y Deguise 2004; Luck *et al.* 2004) es la principal causa de pérdida de hábitat y fragmentación del hábitat (Saunders *et al.* 1991; Rozzi *et al.* 2001; Fisher y Lindenmayer 2007). En particular, la fragmentación del hábitat, proceso mediante el cual un hábitat continuo se reduce en el área y se divide en varios remanentes (Primack 1993), puede desencadenar consecuencias devastadoras e irreversibles en la biodiversidad (Liu *et al.* 2014). Por lo que, cuando un ecosistema se fragmenta por cambios en el uso del suelo, este experimenta modificaciones notables en la estructura y composición de sus comunidades naturales, lo que a menudo conduce a la pérdida de la biodiversidad.

Los estudios de ecología del paisaje han demostrado una relación entre las condiciones biológicas dentro de los fragmentos (por ejemplo, riqueza y diversidad de especies) y factores ambientales a pequeña escala, como la heterogeneidad del hábitat derivada de cambios en la estructura de la vegetación (es decir, presencia de hierbas, arbustos y árboles) causada por alteraciones antropogénicas (López-Barrera *et al.* 2007). Sin embargo, a nivel del paisaje, también hay un efecto de los atributos espaciales de los fragmentos (tamaño, forma, pendiente, orientación y conectividad) y las condiciones biológicas del hábitat (Saunders *et al.* 1991; Stenhouse 2004) que pueden influir en muchos fenómenos naturales y procesos ecológicos (Fu *et al.* 2004).

Varios estudios han considerado el tamaño del fragmento como un predictor de la riqueza de especies debido a la mayor heterogeneidad del hábitat en fragmentos de mayor tamaño. Por lo tanto, los hábitats estructuralmente más complejos y heterogéneos proporcionarían más recursos para el establecimiento de un mayor número de especies (Pincheira-Ulbrich *et al.* 2009). En

particular, a medida que disminuye el tamaño del fragmento, los fragmentos están cada vez más expuestos a las condiciones ambientales que prevalecen en la matriz circundante. Esto produce una ventaja que implica el surgimiento de nuevas propiedades y dinámicas que, con el tiempo, pueden llevar a un deterioro creciente de la calidad del hábitat en el borde en comparación con las áreas internas de fragmentos, lo que afecta la supervivencia de las especies dentro de las áreas (Tilman *et al.* 1994; Santos y Tellería 2006).

Se puede pensar en los bordes como zonas de amortiguamiento a través de las cuales las condiciones ambientales cambian progresivamente con la distancia, lo que produce un impacto significativo en la estructura y dinámica del bosque (Ries *et al.* 2004). Este proceso segrega el hábitat en dos hábitats: un hábitat de borde (de baja calidad) y un hábitat interior (de alta calidad) (Murcia 1995; Ries *et al.* 2004; Fletcher 2005). Los bordes pueden ser abruptos o graduales según la variación en las características ambientales (Sánchez *et al.* 2003) y el grado de contraste entre la matriz y el hábitat fragmentado. Por ejemplo, las matrices agrícolas alteran drásticamente las condiciones microclimáticas de los fragmentos de bosque al promover la pérdida de humedad y aumentar la intensidad de la luz, la insolación, la temperatura, la evaporación y la exposición al viento a lo largo del gradiente interior-borde (Saunders *et al.* 1991).

Varios estudios han documentado que el efecto de borde fomenta cambios en la estructura y composición de la vegetación como resultado de las diferentes respuestas de las especies (Murcia 1995; Godefroid y Koedam 2003; Cayuela 2006). Las especies pueden aumentar, disminuir o no mostrar cambios en la abundancia de acuerdo con las características del gradiente ambiental (Murcia 1995), así como en respuesta a cambios en las interacciones interespecíficas. Tales condiciones facilitan el establecimiento de especies de plantas típicas de etapas sucesivas tempranas, malezas asociadas con la perturbación (Goosem 2007) y especies exóticas, lo que lleva a una pérdida progresiva de especies nativas (Cadenasso y Pickett 2000; Fahrig 2003; Ries y Sisk 2010).

La pérdida de especies generalmente sigue un patrón de ensamblaje de especies (Patterson y Atmar 1986; Lindenmayer *et al.* 2005; Ries y Sisk 2010); es decir, la suma de las respuestas diferenciales de cada especie al efecto de borde (Santos y Tellería 2006). Por lo tanto, ambos factores se pueden fusionar en un solo factor, como la vulnerabilidad de borde. Dicha vulnerabilidad depende de los requisitos ambientales de cada especie y, por lo tanto, la densidad

de especies y el valor de importancia son indicadores adecuados del patrón de ensamblaje de especies, y las especies menos abundantes se pierden antes que las más abundantes (Bolger *et al.* 1991). Para identificar el patrón de pérdida de ensamblaje de especies causado por el efecto de borde, es necesario identificar primero los grupos de plantas de respuesta funcional (Lavorela *et al.* 1997). El conjunto de respuesta funcional es un conjunto de especies que responden de manera similar a condiciones ambientales particulares (Westoby y Leishman 1997; Lavorel y Garnier 2002; Casanoves *et al.* 2011). Ejemplos de grupos de respuesta funcional son los conjuntos de especies que se encuentran común o únicamente en las lagunas de los bosques o bajo un dosel cerrado, especies resistentes a la helada o a la sequía y especies tolerantes o intolerantes al pastoreo, entre otras (Wilson 1999; Hooper *et al.* 2002). Por ejemplo, Woodward (1993) define grupos funcionales basados en un conjunto de variables microclimáticas (grupos funcionales de respuesta climática; Gomez-Mendoza *et al.* 2008).

Debido a que los bosques de pino-encino de México están sujetos a fuertes perturbaciones antropogénicas y a la aparición de efectos de borde en los remanentes forestales (López-Barrera *et al.* 2007; Granados *et al.* 2014), es necesario determinar cómo se distribuyen las especies a lo largo del gradiente ambiental borde-interior y cómo el tamaño del fragmento influye en la distancia de penetración del efecto de borde (Williams 2003). Por ello, el objetivo del capítulo fue examinar la influencia del tamaño del fragmento en la presencia de grupos funcionales a lo largo de un gradiente borde-interior en un bosque de pino-encino. Con este fin, caracterizamos los cambios en la estructura y composición del bosque en relación con el tamaño del fragmento, identificamos los grupos de especies asociados con los cambios ambientales en el gradiente en fragmentos de diferentes tamaños, calculamos los índices de vulnerabilidad para la especie en relación con la distancia al borde y correlacionamos los grupos funcionales identificados con factores ambientales. La identificación de las distancias de penetración del efecto de borde es particularmente importante para prevenir las extinciones locales de especies y determinar sus consecuencias para el hábitat forestal restante.

3.2 METODOLOGÍA

3.2.1 Muestreo de campo

Se muestrearon 29 fragmentos de bosque de pino y encino a lo largo de transectos de 2 m de ancho de borde a interior de longitudes variables (50–250 m) según el tamaño del fragmento

(Montenegro y Vargas 2008). Cada transecto se dividió en sectores de 10 m de largo y los fragmentos se clasificaron en tamaño pequeño (1 a 10 sectores desde el borde hasta el centro del fragmento), medio (11 a 20 sectores) y grande (21 a 25 sectores). La densidad, la cobertura y el área basal de cada árbol y arbusto (Matteucci y Colma 1982) se registraron para cada sector, además de los factores ambientales que incluyen la temperatura (termómetro digital), la humedad, la humedad del suelo, la calidad de la luz a través del dosel abierto y el factor de sitio global (calculado a partir de fotografías hemisféricas), ángulo de pendiente y compactación del suelo (Medidor de compactación de suelos DICKEY-john/Penetrometro) (Romero-Torres y Varela-Ramírez 2011). También se registraron el grosor de la capa de hojarasca y el porcentaje de cobertura de vegetación, hojarasca y suelo desnudo.

3.2.2 Análisis de datos

3.2.2.1 Relación de grupos de plantas y tamaño de los fragmentos

Para identificar grupos de plantas en relación con el tamaño del fragmento, se aplicó un análisis de especies de dos vías (TWINSPAN) (Hill 1994) a la matriz de valores de importancia de las especies (LaPaix y Freedman 2010) utilizando el software PC- ORD v.5.10. El valor de importancia de la especie se calculó utilizando la fórmula:

$$IV_i = DR_i + FR_i + CR_i$$

Donde DR_i , FR_i y CR_i son, respectivamente, la densidad relativa, la frecuencia y la cobertura relativas de la especie de árbol o arbusto.

Aquellas especies que tienen valores de importancia similar en todos los sectores del transecto (*Eupatorium glabratum*, *Quercus obtusata*, *Solanum spp*, *Symphoricarpos microphyllus*, *Buddleja cordata*, *Arbutus xalapensis*, *Quercus crassifolia*, *Q. crassipes* y *Pinus teocote*), así como las especies que se registraron solo en uno o dos sectores (*Agave salmiana*, *Alnus acuminata*, *Bouvardia ternifolia*, *Cestrum nitidum*, *Crataegus mexicana*, *Cupressus lindleyi*, *Garrya laurifolia* y *Opuntia ficus-indica*) se excluyeron de este análisis.

Los atributos generales de la vegetación (riqueza de especies, diversidad y valor de importancia) se tabularon según la clase de tamaño de fragmento. La diversidad se expresó en términos del índice de Shannon-Wiener, según lo calculado por el software Past (ver. 3). Las

diferencias en la composición de especies entre clases de tamaño de fragmento se evaluaron con los índices Jaccard y Morisita.

Se realizó un análisis de correspondencia (DCA) con el software PC-ORD v.5.10 (Hill 1994) para explorar si la composición de especies en las diferentes clases de tamaño de fragmentos puede relacionarse con la presencia de gradientes ambientales y determinar si los grupos de plantas identificados por TWINSpan fueron consistentes.

3.2.2.2 Cálculo de la vulnerabilidad de las especies al efecto borde

La vulnerabilidad se refiere a la característica intrínseca de una especie a ser afectada adversamente por factores ambientales, que no se analizó directamente en este caso. Más bien, analizamos la vulnerabilidad de manera indirecta, a través del reconocimiento de la cobertura óptima y el ancho de la distribución de las especies por sector, asumiendo que los valores bajos o nulos eran indicativos de vulnerabilidad. El método de promedios ponderados (Arzac *et al.* 2011) se utilizó para calcular un índice de vulnerabilidad de las especies. El sector particular a lo largo del borde-gradiente interior donde cada especie alcanzó su cobertura óptima (O_{ik}) se identificó mediante la siguiente ecuación:

$$O_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^n Af_{ij} V_{kj}}{\sum_{j=1}^n Af_{ij}}$$

donde Af_{ij} es el valor de importancia de la especie i en el sector j , V_{kj} es el valor de la variable ambiental k (distancia, en este caso) en el sector j y n es el número total de sectores. El ancho (A_{ik}) de la distribución de cada especie por sector se estimó utilizando la distribución estándar ponderada:

$$A_{ik} = \sqrt{\frac{\sum_{j=1}^n Af_{ij} (V_{kj} - O_{ik})^2}{\sum_{j=1}^n Af_{ij}}}$$

En este caso, la amplitud de A_{ik} indica el intervalo promedio de la presencia de la especie a lo largo de los sectores, lo que representa el gradiente ambiental interior-borde. Estos resultados se derivan de los requisitos ambientales y el umbral de tolerancia de cada especie, por lo que estos hallazgos permiten determinar el nivel de vulnerabilidad de algunas especies ante la presencia del efecto borde. Los valores del índice de vulnerabilidad se trazaron para mostrar la ubicación de la cobertura óptima y el ancho de distribución de cada especie a lo largo de los sectores del borde-interior.

3.2.2.3 *Identificación de grupos funcionales de plantas*

Se realizó un análisis de correspondencia canónica (CCA) utilizando el software PC-ORD v.5.10 (McCune y Mefford 2006) para identificar grupos funcionales de plantas que respondan a factores ambientales como la temperatura, la humedad, la humedad del suelo, la cantidad de la luz a través de la apertura del dosel, el factor de sitio global, ángulo de pendiente y compactación del suelo. Además, también se incluyó el grosor de la capa de hojarasca y el porcentaje de cobertura de vegetación, hojarasca y suelo desnudo. Se realizaron permutaciones de Monte Carlo para determinar la significación estadística ($p < 0.05$) de los valores propios resultantes.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Grupos de plantas y tamaño de los fragmentos

El análisis TWINSPLAN (Figura 3.1) organizó el tamaño de tamaño de los fragmentos junto con la composición de especies en: cinco fragmentos grandes (4.2-6.6 km²) (1, 4, 7, 8 y 9), siete medianos (1,5–3,7 km²) (11, 14, 15, 16, 18, 20 y 24), y 17 fragmentos pequeños (<1,1 km²) (2, 3, 5, 6, 10, 12, 13, 17, 19, 21, 22, 23, 25, 26, 27, 28 y 29).

La composición entre fragmentos grandes, medianos y pequeños se muestra en la Tabla 3.1. El índice Jaccard mostró una ligera similitud entre fragmentos grandes y medianos. Los fragmentos pequeños fueron los más disímiles con respecto a los fragmentos medianos (57%) y grandes (54%) (Tabla 3.2). Los valores del índice de Morisita muestran que los fragmentos pequeños y medianos comparten casi el 84% de sus especies, mientras que los fragmentos grandes mostraron la mayor disimilitud en comparación con los fragmentos pequeños (59%) y medianos (58%) (Tabla 3.2).

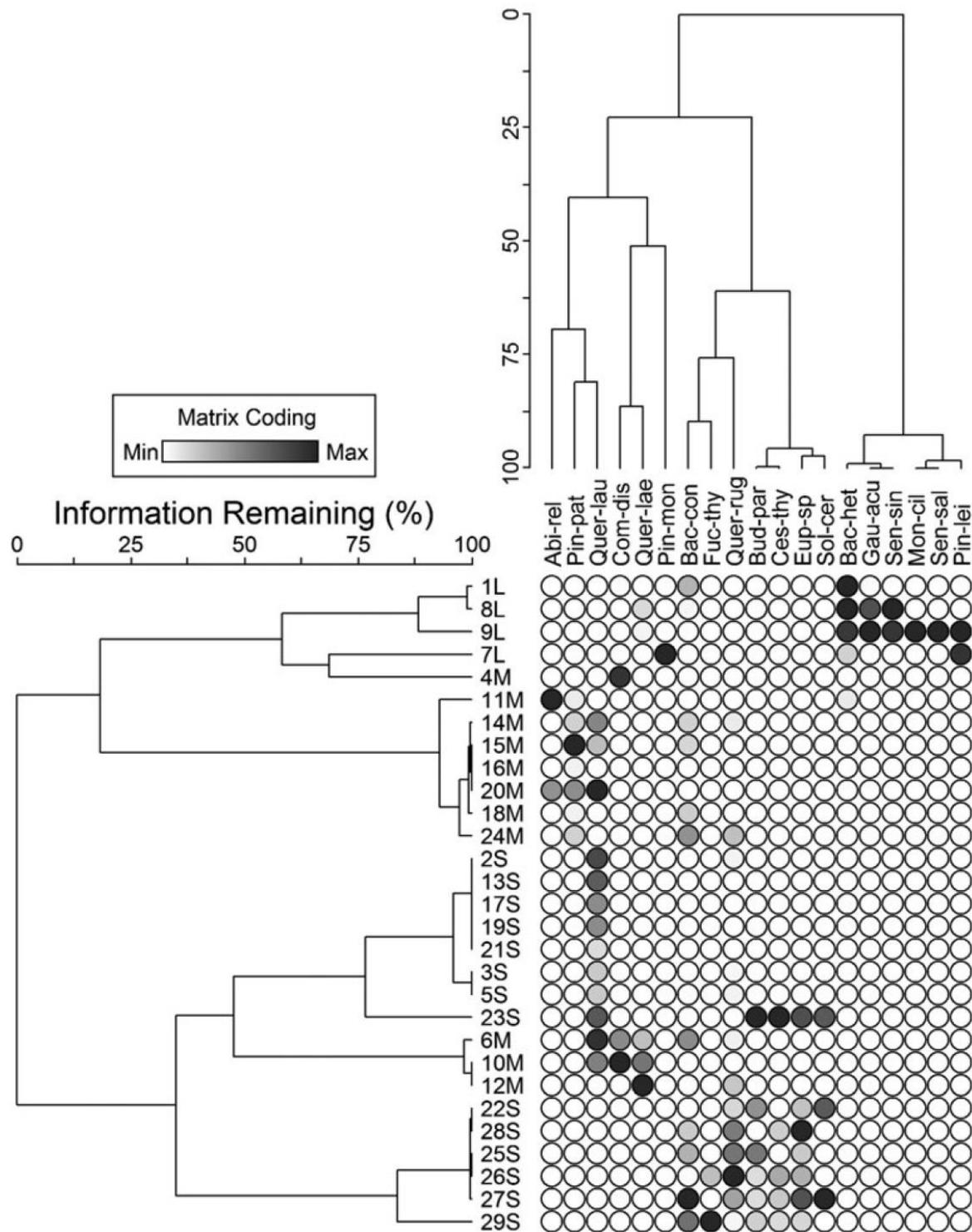


Figura 3.1 Análisis bidireccional de las especies indicadoras de los 29 fragmentos de bosque en relación con los valores de importancia de las especies (ver el Apéndice S3 para las abreviaturas de las especies) L = fragmento grande; M = fragmento mediano; S = fragmento pequeño.

Tabla 3.1 Composición de las diferentes clases de tamaño de fragmentos.

<i>Clases de tamaño</i>	<i>Fragmentos (n)</i>	<i>Riqueza</i>	<i>Diversidad (Shannon-Wiener Index)</i>	<i>Índice de Simpson</i>	<i>Equitatividad</i>	<i>Especies dominantes</i>
Pequeños	17	28	2.45	0.86	0.73	<i>Quercus crassifolia</i> <i>Quercus obtusata</i> <i>Pinus montezumae</i> <i>Eupatorium glabratum</i>
Medianos	7	29	2.44	0.86	0.72	<i>Quercus obtusata</i> <i>Eupatorium glabratum</i> <i>Pinus patula</i> <i>Pinus teocote</i>
Grandes	5	27	2.50	0.87	0.76	<i>Quercus obtusata</i> <i>Eupatorium glabratum</i> <i>Quercus crassifolia</i> <i>Quercus rugosa</i>

Tabla 3.2 Valores para los índices de similitud de Jaccard y Morisita entre clases de tamaño de fragmentos.

<i>Jaccard</i>	<i>Morisita</i>		
	<i>Grande</i>	<i>Mediano</i>	<i>Pequeño</i>
Grande	1.000	0.580	0.586
Mediano	0.647	1.000	0.845
Pequeño	0.571	0.540	1.000

Algunas especies estaban restringidas a ciertas clases de tamaño de fragmentos. Las especies que no se encontraron en fragmentos grandes fueron *Abies religiosa*, *Bouvardia ternifolia*, *Buddleja parviflora*, *Cestrum nitidum*, *C. thyrsoideus*, *Fuchsia thymifolia*, *Opuntia ficus-indica*, *Pinus teocote*, *P. patula*, *Solanum cervantesii* y *Symphoricarpos microphyllus*. Las especies ausentes en los fragmentos de tamaño mediano fueron *Agave salmiana*, *Bouvardia ternifolia*, *Buddleja cordata*, *B. parviflora*, *Cestrum thyrsoideus*, *Eupatorium spp*, *Fraxinus uhdei*, *Fuchsia thymifolia*, *Monnina ciliolata*, *Pinus leiophylla* y *P. teocote*, mientras que los que no se encontraron en fragmentos pequeños fueron *Agave religiosa*, *Buddleja cordata*, *Cestrum*

nitidum, *Crataegus mexicana*, *Fraxinus uhdei*, *Garrya laurifolia*, *Gaultheria acuminata*, *Monnina ciliolata*, *Quercus laeta*, *Senecio sinuatus* y *S. microphyllus*.

El análisis TWINSpan (Figura 3.2) reveló seis grupos diferentes de especies de plantas (dos para cada tamaño de fragmento) que eran característicos de los hábitats de borde e interiores. Estos grupos se denominaron 1L / E (Grande / Borde), 2L / I (Grande / Interior), 3M / E (Medio / Borde), 4M / I (Medio / Interior), 5S / E (Pequeño / Borde) y 6S / I (Pequeño / Interior). El DCA reveló que los grupos de especies identificados en TWINSpan se mantuvieron en la ordenación, lo que denota la relación entre el tamaño del fragmento, el gradiente ambiental y la composición de especies de los grupos de plantas dentro de los fragmentos.

Para fragmentos grandes, el grupo 1L / E incluyó diez especies que se encuentran generalmente en los primeros diez sectores de un transecto (es decir, entre 0 y 100 m desde el borde del fragmento) y, por lo tanto, típicas del hábitat de borde. Por otro lado, el grupo 2L / I incluía seis especies que generalmente se encuentran en los sectores 11 a 25 (es decir, entre 100 y 250 m desde el borde del fragmento) y, por lo tanto, típicas del hábitat de interior.

En fragmentos de tamaño medio, también surgieron dos grupos de especies: las 16 especies incluidas en el grupo 3M / E fueron características de hábitats de borde y se encontraron comúnmente en los primeros diez sectores (0–100 m desde el borde del fragmento). El Grupo 4M / I solo incluyó dos especies características del hábitat de interior y generalmente se encontró en los sectores 10–15 (100–150m desde el borde del fragmento).

En fragmentos pequeños, se distinguieron dos grupos de especies: el grupo 5S / E incluyó 19 especies características del hábitat de borde, comúnmente se encontraron en los primeros tres sectores (0–30 m desde el borde del fragmento), y el grupo 6S / I comprendió siete especies características el interior y se encuentra comúnmente en los sectores 4–8 (40–80 m desde el borde del fragmento).

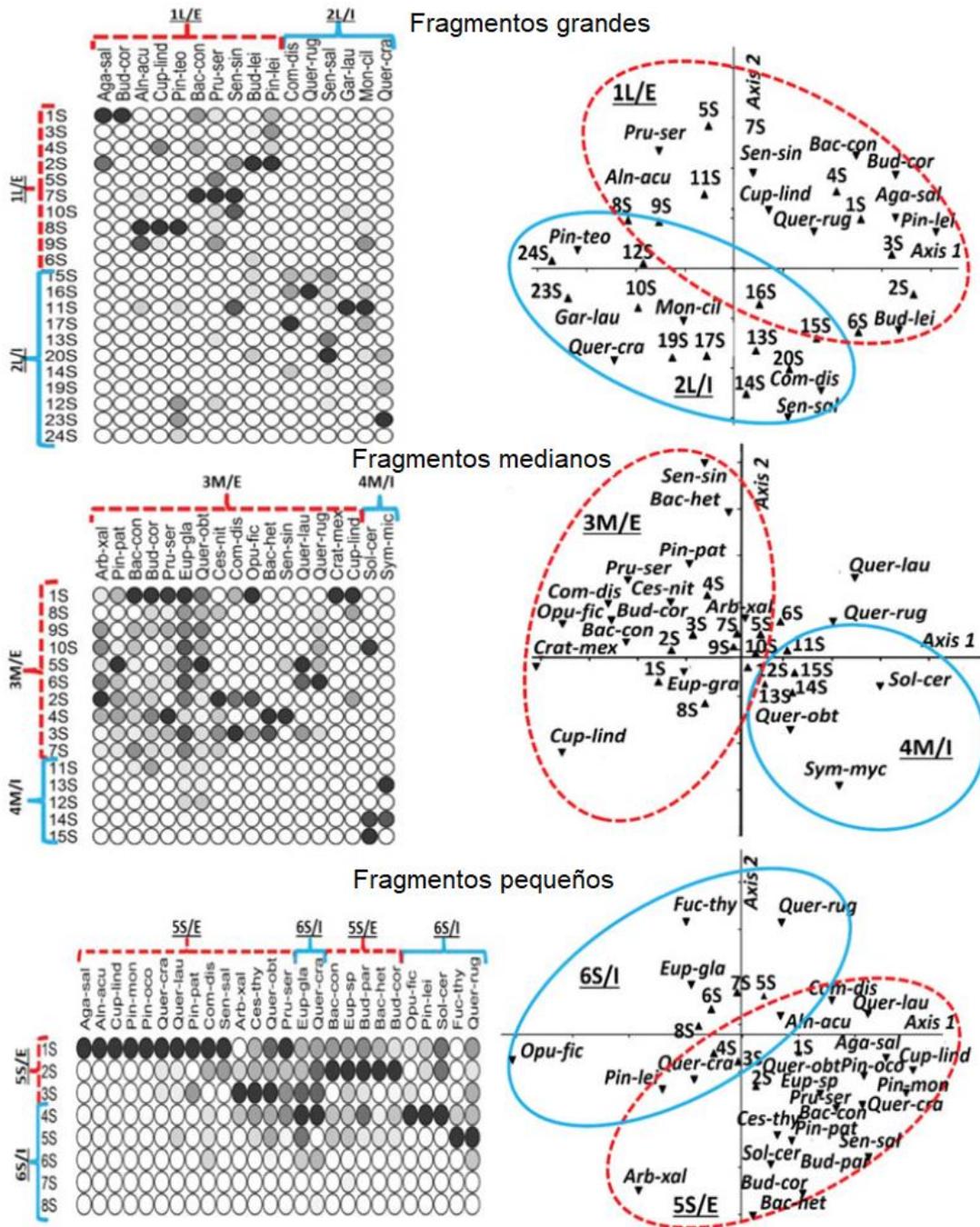


Figura 3.2 Resultados del análisis TWINSpan (izquierda) y el análisis de correspondencia suspendida (derecha). Las líneas continuas indican el grupo de especies interiores y las líneas discontinuas indican el grupo de especies en el borde del fragmento en cada caso (vea el Apéndice S3 para las abreviaturas de especies). 1L / E = grupo funcional borde; 2L / I = grupo funcional interior; 3M / E = grupo funcional borde; 4M / I = grupo funcional interior; 5S / E = grupo funcional borde; 6S / I = grupo funcional interior.

3.3.2 Vulnerabilidad de las especies al efecto borde

Los índices de vulnerabilidad para las especies variaron a lo largo del gradiente borde-interior (Figura 3.3). Para fragmentos grandes, seis de las diez especies de borde (*Buddleia cordata*, *Agave salmiana*, *Pinus leiophylla*, *Baccharis conferta*, *Cupressus lindleyi* y *Alnus acuminata*) tuvieron valores de cobertura óptimos, confirmando así su preferencia por las áreas de borde. Por otro lado, *Prunus serotina*, *Senecio sinuatus*, *Buddleia cordata* y *Pinus teocote* tuvieron distribuciones más amplias, algunas incluso alcanzando el interior del fragmento (como *Buddleia cordata* and *Pinus teocote*). Sin embargo, como su cobertura óptima se produjo cerca del borde, también se consideran típicos de los sectores de borde. Además, seis especies (*Monnina ciliolata*, *Garrya laurifolia*, *Senecio salignus*, *Comarostaphylis discolor*, *Quercus rugosa* and *Q. crassipes*) mostraron una cobertura óptima que confirmó su preferencia por los hábitats interiores.

En fragmentos de tamaño mediano, *Crataegus mexicana*, *Opuntia ficus-indica*, *Comarostaphylis discolor*, *Baccharis heterophylla*, *Quercus laurina* y *Senecio sinuatus* tenían una distribución estrecha restringida al borde del fragmento. Por otro lado, *Baccharis conferta*, *Buddleia cordata*, *Cupressus lindleyi*, *Arbutus xalapensis*, *Prunus serotina* y *Pinus patula* también fueron características de los bordes del fragmento, pero mostraron una distribución más amplia. Las especies *Eupatorium glabratum* y *Quercus obtusata* mostraron una distribución muy amplia que abarca todo el gradiente borde-interior, pero la ubicación de su cobertura óptima sugiere que las condiciones del borde cumplieron mejor con los requisitos ambientales de estas especies. Para solo dos especies (*Solanum cervantesii* and *Symphoricarpos microphylla*) la ubicación de su cobertura óptima confirmó su preferencia por los hábitats interiores.

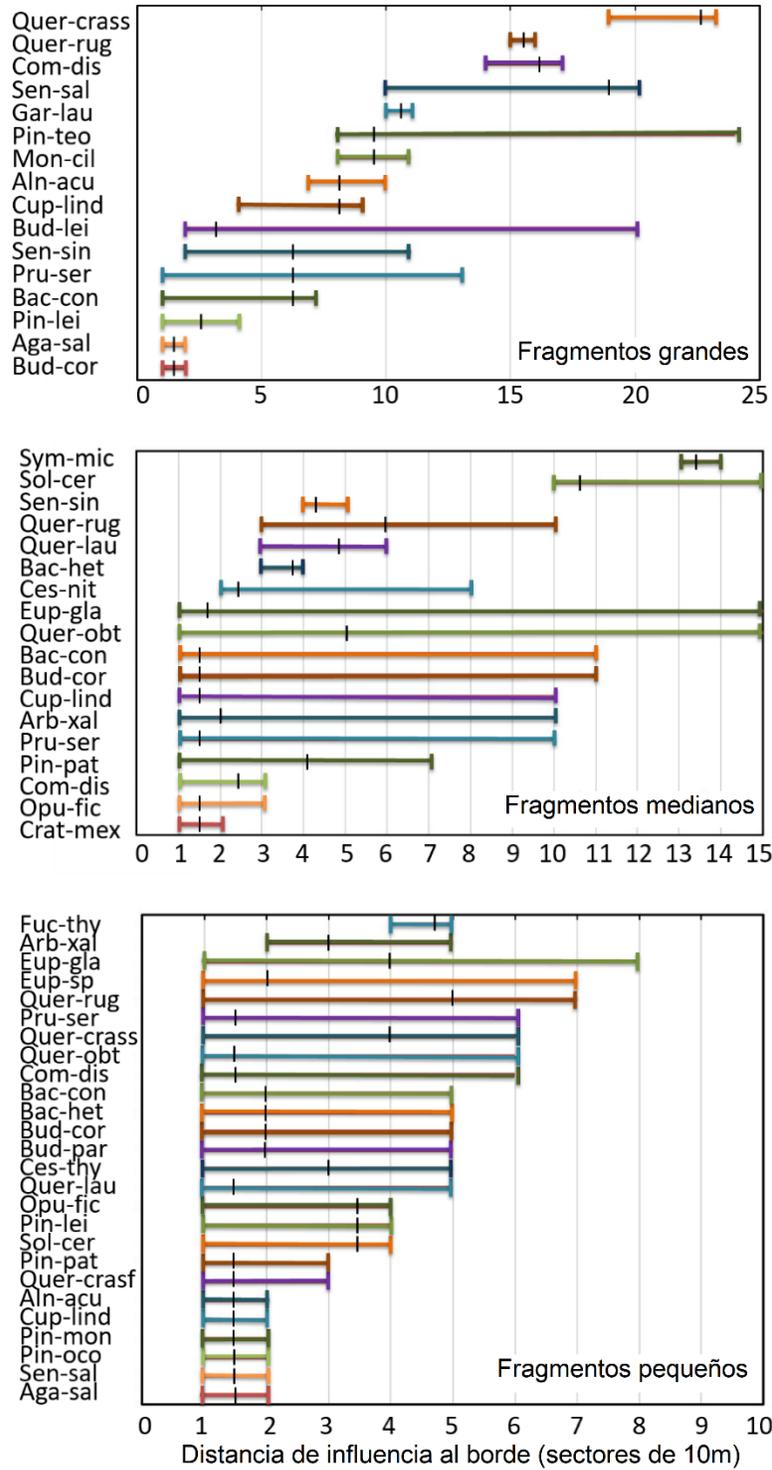


Figura 3.3 Índices de vulnerabilidad de las especies a lo largo del gradiente borde-interior.

En fragmentos pequeños, *Agave salmiana*, *Senecio salignus*, *Pinus teocote*, *Pinus montezumae*, *Cupressus lindleyi* y *Alnus acuminata* mostraron una distribución muy estrecha, restringida totalmente al primer sector. Por otro lado, *Quercus crassifolia*, *Q. laurina*, *Q. obtusata*, *Pinus patula*, *Cestrum thyrsoideum*, *Buddleja parviflora*, *B. cordata*, *Baccharis heterophylla*, *B. conferta*, *Comarostaphylis discolor*, *Prunus serotina*, *Eupatorium* spp y *Arbutus xalapensis* mostraron una distribución más amplia, aunque sus coberturas óptimas se ubicaron cercanas al borde de los fragmentos (sectores 1–3). Finalmente, las especies *Solanum cervantesii*, *Pinus leiophylla*, *Opuntia ficus-indica*, *Quercus crassipes*, *Q. rugosa*, *Eupatorium glabratum* y *Fuchsia thymifolia* fueron especies generalizadas, pero su cobertura óptima se ubicó hacia el interior del fragmento.

3.3.3 Grupos funcionales de respuesta

La ordenación de CCA mostró sectores, especies y variables ambientales que varían entre los tamaños de fragmentos (Figura 3.4). Los valores propios (eigenvalores) de los tres primeros ejes fueron los siguientes: para fragmentos grandes, eje 1= 0,76, eje 2= 0,52, eje 3= 0,44; varianza acumulada= 40%; para fragmentos medios, eje 1= 0,82, eje 2= 0,43, eje 3= 0,21; varianza acumulada= 64%; y para fragmentos pequeños, eje 1= 0,67, eje 2= 0,49, eje 3= 0,27; varianza acumulada= 77%. Para cada tamaño de fragmento, la ordenación proporcionó una representación significativa de la distribución de especies y las variables ambientales registradas (prueba de permutación de Monte Carlo, $p < 0.05$).

Para fragmentos grandes, el grupo funcional 1L / E se relacionó con las aberturas del dosel, el factor de sitio global, la temperatura del suelo y el porcentaje de cobertura vegetal (Figura 3.4). El grupo funcional 2L / I estaba relacionado con la pendiente y la profundidad de la cama y la cobertura, para fragmentos medianos, el grupo funcional 3M / E se relacionó con la humedad, la humedad del suelo, la temperatura del aire, el factor de sitio global, el porcentaje de cobertura vegetal, la pendiente y la cobertura de hojarasca (Figura 3.4). Por otro lado, el grupo funcional 4M / I se relacionó principalmente con la profundidad de la basura y la temperatura del suelo. Para fragmentos pequeños, el grupo funcional 5S / E se relacionó con la humedad, la humedad del suelo y la apertura de la cubierta. El grupo funcional 6S / I estaba relacionado principalmente con la temperatura del aire, el factor del sitio global y la pendiente (Figura 3.4).

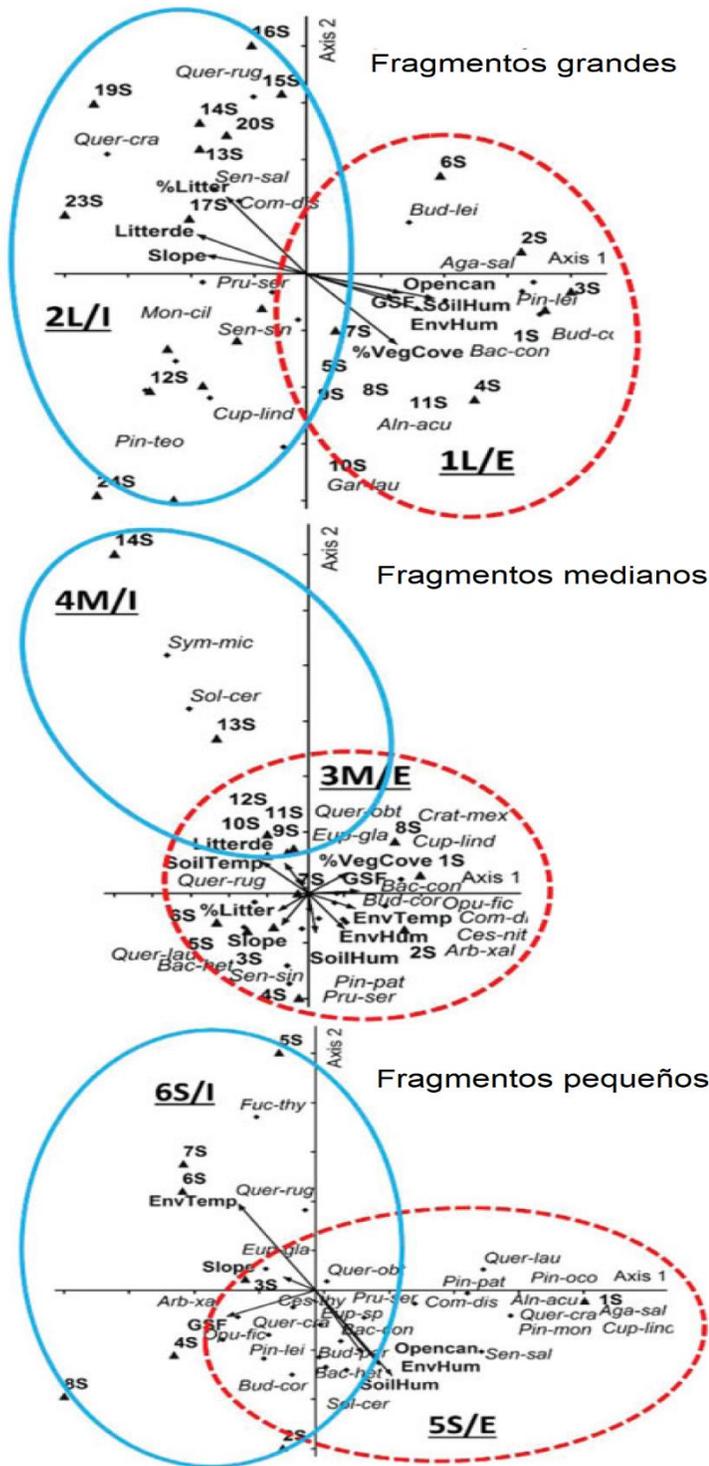


Figura 3.4 Diagramas de análisis de correspondencia canónica de sectores, especies y variables ambientales para fragmentos grandes, medianos y pequeños. Las líneas continuas indican el grupo de especies interiores y las líneas discontinuas indican el grupo de especies en el borde del fragmento en cada caso (consulte el Apéndice S3 para las abreviaturas de especies).

EnvHum = humedad del aire; SoilHum = humedad del suelo; EnvTemp = temperatura del aire; SoilTemp = temperatura del suelo; Opencan = apertura del dosel; GSF = factor de sitio global; Litterde = profundidad de la hojarasca; % Litter = porcentaje de cobertura de la hojarasca; % VegCove = porcentaje de cobertura vegetal; % BareSoil = porcentaje de suelo desnudo; 1L / E = grupo funcional borde; 2L / I = grupo funcional interior; 3M / E = grupo funcional borde; 4M / I = grupo funcional interior; 5S / E = grupo funcional borde; 6S / I = grupo funcional interior.

3.4 DISCUSIÓN

El efecto del borde en la composición y estructura de la vegetación fue influenciado por el tamaño del fragmento. A pesar de la alta heterogeneidad biótica dentro del fragmento, la exclusión de especies raras y cosmopolitas reveló que los fragmentos comparten especies según el tamaño, lo que indica que prevalecen condiciones ecológicas similares en fragmentos de tamaño similar (Saunders *et al.* 1991; Stenhouse 2004).

En cuanto al número de especies, al índice de diversidad y al de equitatividad, las tres clases de tamaño de fragmentos no mostraron diferencias. Este resultado no concuerda con los hallazgos de otros estudios similares que concluyeron que el tamaño del fragmento puede ser un buen predictor de la riqueza de especies (Saunders *et al.* 1991; Tilman *et al.* 1994; Santos y Tellería 2006; Pincheira-Ulbrich *et al.* 2009). Sin embargo, según la teoría de la metapoblación, las áreas más pequeñas pueden tener una mayor diversidad debido al aumento de la heterogeneidad y las tasas de colonización (Ceccon 2013). Por ejemplo, Saunders *et al.* (1991) señalaron que una colección de pequeños fragmentos puede abarcar una gama más amplia de hábitats que un solo fragmento grande. En contraste, los análisis de diversidad β revelaron diferencias sustanciales en las composiciones de especies entre fragmentos de diferentes tamaños, ya que solo hubo un 60% de similitud entre los fragmentos según se evaluó a través de los índices de Jaccard y Morisita.

El hecho de que los gradientes ambientales en fragmentos de diferentes tamaños resulten en diferentes grupos funcionales implica múltiples factores subyacentes. A diferencia de los fragmentos medianos y grandes, los fragmentos pequeños tienen bordes abruptos y estrechos (30 m) que pueden ser el resultado de múltiples interferencias de la matriz externa. Por ejemplo, están más expuestos a la entrada de luz y calor (Mitchell *et al.* 2014), así como a condiciones climáticas extremas y cambiantes (Asbjornsen *et al.* 2004). Además, la estructura del hábitat en

fragmentos pequeños tiende a ser más simple, mientras que la conectividad se reduce, lo que afecta no solo a la diversidad de recursos para el establecimiento de diferentes especies en áreas interiores (Pincheira-Ulbrich *et al.* 2009), sino también la dispersión de semillas provenientes de fragmentos adyacentes (Porensky y Young 2016).

Todos estos cambios conducen a diferentes propiedades y dinámicas que, con el tiempo, afectan la conectividad funcional, el potencial de reproducción sexual y la supervivencia de algunas especies que son sensibles a los bordes de los fragmentos (Tilman *et al.* 1994; Fahrig 2003; Santos y Tellería 2006), lo que conduce a una reducción en el tamaño de sus poblaciones y a un mayor riesgo de extinción (Fletcher 2005).

Por otro lado, la distribución de las especies en relación con el borde del fragmento varió entre los tamaños del fragmento. El efecto de borde se notó en los primeros 100m del borde en fragmentos grandes y medianos (1L / E y 3M / E). Por el contrario, en fragmentos pequeños, hubo un grupo de especies (5S / E) que respondieron al efecto de borde solo en los primeros 30 metros del borde. Tales respuestas diferentes pueden deberse al nivel de contraste entre la matriz circundante y el hábitat fragmentado (Sánchez *et al.* 2003). Por ejemplo, aquí observamos que los fragmentos más pequeños tenían un borde altamente contrastante, lo que causaba una clara diferenciación en la composición de las especies en los primeros sectores del transecto, lo que puede estar relacionado con una alta heterogeneidad a lo largo del borde del fragmento (Saunders *et al.* 1991; Ries *et al.* 2004).

Estos cambios en la composición de las especies pueden explicarse por los distintos tipos de respuesta de las especies a los bordes (Murcia 1995; Cayuela 2006). Según Ries *et al.* (2004), una especie puede mostrar una respuesta positiva, negativa o neutral, según el tipo de borde encontrado. Encontramos que algunas especies mostraron una respuesta neutral al borde (especies con amplias distribuciones a lo largo del gradiente borde-interior), mientras que las especies que mostraron una respuesta positiva o negativa a los bordes constituyeron los grupos de especies con preferencias de hábitat contrastantes (borde vs interior).

Los bordes del fragmento (1L / E, 3M / E y 5S / E) mostraron consistentemente una mayor riqueza de especies en relación con los hábitats interiores, lo que concuerda con la hipótesis de la perturbación intermedia, que establece que la mayor diversidad de especies se alcanza en la perturbación de intensidad media; es decir, cuando los agentes de mortalidad actúan con intensidad moderada, impidiendo que las especies más competitivas excluyan a las demás

(Sánchez *et al.* 2003). En este caso, sería importante examinar las estrategias de vida de las especies en la zona de borde para determinar si predomina la vegetación nativa, secundaria, malezas, especies de plantas exóticas o invasoras y examinar su papel en la dinámica de la comunidad.

El análisis de vulnerabilidad identificó la preferencia de las especies por los hábitats de borde o de interior. La vulnerabilidad de las especies fue generalmente baja, ya que ocho especies mostraron preferencia por el hábitat de interior en fragmentos grandes, dos en fragmentos medianos y uno en fragmentos pequeños. Estos resultados son relevantes para identificar especies que pueden servir como indicadores de bordes o perturbaciones o, a la inversa, de hábitats bien conservados (Lindenmayer *et al.* 2005; Goosem 2007; Ries y Sisk 2010). La identificación de especies que son particularmente vulnerables al efecto borde proporciona una herramienta para prevenir, en la medida de lo posible, la desaparición de especies en paisajes fragmentados (Patterson y Atmar 1986; Cadenasso y Pickett 2000; Fahrig 2003). La preferencia de estas especies por uno u otro hábitat fue impulsada por factores ambientales (Saunders *et al.* 1991).

El CCA reveló que los factores ambientales más estrechamente con la preferencia de las especies vegetales por hábitats de borde fueron la humedad del aire, la humedad del suelo y la penetración de la luz (apertura del dosel y el factor del sitio global), los cuales fueron utilizados para determinar la presencia de grupos funcionales de borde (1L / E, 3M / E y 5S / E) en fragmentos de diferentes tamaños. Estos resultados son consistentes con los de Saunders *et al.* (1991), quienes caracterizaron los bordes con mayor insolación y evaporación, lo que lleva a la pérdida de humedad del suelo y al aumento de la exposición al viento, lo que a su vez afecta negativamente a la vegetación nativa. Varios estudios han demostrado que el aumento en la radiación de calor puede detectarse hasta los 100 m del borde al interior del fragmento (Ceccon 2013).

Por otra parte, la cobertura y la profundidad de la hojarasca, la pendiente y la temperatura del suelo y del aire fueron los principales factores asociados con la presencia de grupos funcionales en hábitats de interior (2L / I, 4M / I y 6S / I), lo cual es consistente con otros estudios que demostraron que el viento y una mayor exposición a los elementos aumentan hacia el borde; esto conduce a una mayor acumulación de hojarasca en el centro del fragmento (Geiger 1965),

retiene la humedad del suelo y mantiene una mayor densidad y actividad de los microorganismos del suelo responsables de la descomposición de la hojarasca (Saunders *et al.* 1991).

Nuestro estudio se centró en la respuesta combinada de grupos funcionales, pero al mismo tiempo enfatizó la respuesta individual única de cada especie a los cambios en el paisaje, la pérdida de hábitat y los efectos de borde (Lindenmayer y Franklin 2002). El estudio detallado de la respuesta de una sola especie puede no dilucidar significativamente el patrón general de cambio en grupos de plantas, pero la identificación de patrones generales que involucran a muchas especies puede ser particularmente útil para el manejo y la conservación.

3.5 CONCLUSIÓN

Encontramos que fragmentos de diferentes tamaños tenían una riqueza y diversidad de especies similares, pero diferían en la composición de las especies y otras características. En fragmentos pequeños, el efecto de borde fue detectable en los primeros 30 m a lo largo del gradiente borde-interior, pero en fragmentos medianos y grandes, este efecto se pudo observar en los primeros 100 m. En todos los tamaños de fragmentos, se encontraron dos grupos distintos de plantas que respondieron al efecto de borde. La presencia de estos grupos funcionales se asoció con factores ambientales particulares: el ensamblaje funcional de las especies de borde se asoció con gradientes de humedad del suelo y del aire, así como la insolación (apertura del dosel y el factor del sitio global), mientras que el ensamblaje funcional de las especies de interior se asoció, principalmente, con profundidad y cobertura de hojarasca, pendiente y temperatura del aire y del suelo.

Estos hallazgos son útiles como indicadores de perturbación y de la vulnerabilidad de las especies vegetales a los efectos de borde en ambientes fragmentados.

3.6 REFERENCIAS

- Arzac, A., Chacón-Moreno, E., Llambí, L. D. y Dulhoste, R. (2011) Distribución de formas de vida de plantas en el límite superior del ecotono bosque paramo en los andes tropicales. *Ecotrópicos* 24(1): 26–46.
- Asbjornsen, H., Ashton, M. S., Vogt, D. J. y Palacios, S. (2004) Effects of habitat fragmentation on the buffering capacity of Edge environments in a seasonally dry tropical oak forest ecosystem in Oaxaca, Mexico. *Agriculture, Ecosystems y Environment* 103(3): 481–495.

- Bolger, D. T., Alberts, C. A. y Soule, M. E. (1991) Occurrence patterns of bird species in habitat fragments: Sampling, extinction and nested species subset. *The American Naturalist* 137(2): 155–166.
- Cadenasso, M. L. y Pickett, S. (2000) Linking forest edge structure to edge function: Mediation of herbivore damage. *Journal of Ecology* 88: 31–44.
- Casanoves, F., Pla, L. y Di Rienzo, J. (eds.) (2011) Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos [www document]. URL <http://www.nucleodiversus.org/uploads/file/Casanoves%20et%20al%202011%20Serie%20Tecnica%20CATIE.pdf>
- Cayuela, L. (2006) Deforestación y fragmentación de bosques tropicales montanos en los Altos de Chiapas, México. Efectos sobre la diversidad de árboles. *Ecosistemas* 15(3): 192–198.
- Ceccon, E. (2013) Restauracion en Bosques Tropicales: Fundamentos Ecológicos, Prácticos y Sociales. México D. F., Mexico: Ediciones Díaz de Santos.
- Fahrig, L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34(1): 487–515.
- Farina, A. (2007) Principles and Methods in Landscape Ecology. Dordrecht, The Netherlands: Springer.
- Fisher, J. y Lindenmayer, D. B. (2007) Landscape modification and habitat fragmentation: A synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16: 265–280.
- Fletcher, R. J. (2005) Multiple edge effects and their implications in fragmented landscapes. *Journal of Animal Ecology* 74(2): 342–352.
- Fu, B. J., Liu, S. L., Ma, K. M. y Zhu, Y. G. (2004) Relationships between soil characteristics, topography and plant diversity in a heterogeneous deciduous broad-leaved forest near Beijing, China. *Plant and Soil* 261(1): 47–54.
- Galicia, L., García-Romero, A., Gómez-Mendoza, L. y Ramirez, M. I. (2007) Cambio de uso de suelo y degradación ambiental. *CIENCIA Academia Mexicana de Ciencias* 58: 50–59.
- Geiger, R. (1965) *The Climate Near the Ground*. Cambridge, MA, USA: Harvard University Press.
- Godefroid, S. y Koedam, N. (2003) Distribution pattern of the flora in a peri-urban forest: An effect of the city–forest ecotone. *Landscape and Urban Planning* 65(4): 169–185.

- Gomez-Mendoza, L., Galicia, L. y Aguilar-Santelises, R. (2008) Sensibilidad de grupos funcionales al cambio climático en la Sierra Norte de Oaxaca. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM* 67: 76–100.
- Goosem, M. (2007) Fragmentation impacts caused by roads through rainforests. *Current Science* 93(11): 1587–1595.
- Granados, C., Serrano, D. y García-Romero, A. (2014) Efecto de borde en la composición y en la estructura de los bosques templados en la Sierra de Monte Alto, Centro de México. *Caldasia* 36(2): 269–287.
- Hill, M. O. (1994) DECORANA and TWINSpan for Ordination and Classification of Multivariate Species Data: A New Edition, Together with Supporting Programs, in FORTRAN 77. Huntingdon, UK: Institute of Terrestrial Ecology.
- Hooper, D. U., Solan, M., Symstad, A., Díaz, S. y Gessner, M. O. (2002) Species diversity, functional diversity, and ecosystem functioning. In: *Biodiversity and Ecosystem Functioning – Synthesis and Perspectives*, eds. M. Loreau, S. Naeem y P. Inchausti, pp. 195–208. New York, NY, USA: Oxford University Press.
- Kerr, J. T. y Deguise, I. (2004) Habitat loss and the limits to endangered species recovery. *Ecology Letters* 7: 1163–1169.
- LaPaix, R. y Freedman, B. (2010) Vegetation structure and composition within urban parks of Halifax Regional Municipality, Nova Scotia, Canada. *Landscape and Urban Planning* 98(2): 124–135.
- Lavorel, S. y Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545–556.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. y Forbes, T. D. A. (1997) Plant functional classifications: From general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12(12): 474–478.
- Lindenmayer, D. B., Fischer, J. y Cunningham, R. B. (2005) Native vegetation cover thresholds associated with species responses. *Biological Conservation* 124(3): 311–316.
- Lindenmayer, D. B. y Franklin, J. F. (2002) *Conserving Forest Biodiversity: A Comprehensive Multiscaled Approach*. Washington, DC, USA: Island Press.

- Liu, S., Dong, Y., Deng, L., Liu, Q., Zhao, H. y Dong, S. (2014) Forest fragmentation and landscape connectivity change associated with road network extension and city expansion: A case study in the Lancang River Valley. *Ecological Indicators* 36: 160–168.
- López-Barrera, F., Armesto, J. J., Williams-Linera, G., Smith-Ramírez, C. y Manson, R. H. (2007) Fragmentation and edge effects on plant-animal interactions, ecological processes and biodiversity. In: *Biodiversity Loss and Conservation in Fragmented Forest Landscapes: The Forests of Montane Mexico and Temperate South America*, ed. A. C. Newton, pp. 69–101. Dorset, UK: CAB International.
- Luck, G. W., Ricketts, T. H., Daily, G. C. y Imhoff, M. (2004) Alleviating spatial conflict between people and biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101(1): 182–186.
- Matteucci, S. D. y Colma, A. (1982) *Metodología para el Estudio de la Vegetación*. Washington, DC, USA: Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos.
- McCune, B. y Mefford, M. J. (2006) *PC-ORD – Multivariate Analysis of Ecological Data*, Version 5.10. Depoe Bay, OR, USA: MjM Software.
- Mitchell, M. G., Bennett, E. M. y Gonzalez, A. (2014) Forest fragments modulate the provision of multiple ecosystem services. *Journal of Applied Ecology* 51: 909–918.
- Montenegro, A. L. y Vargas, O. (2008) Caracterización de bordes de bosque altoandino e implicaciones para la restauración ecológica en la Reserva Forestal de Cogua (Colombia). *International Journal of Tropical Biology* 56: 1543–1556.
- Murcia, C. (1995) Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58–62.
- Patterson, B. D. y Atmar, W. (1986) Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society* 28(1–2): 65–82.
- Pincheira-Ulbrich, J., Rau, J. R. y Peña-Cortés, F. (2009) Tamaño y forma de fragmentos de bosque y su relación con la riqueza de especies de árboles y arbustos. *Phyton, International Journal of Experimental Botany* 78: 121–128.
- Porensky, L. M. y Young, T. P. (2016) Development of edge effects around experimental ecosystem hotspots is affected by hotspot density and matrix type. *Landscape Ecology* 31: 1663–1680.

- Primack, R. (1993) *Essentials of Conservation Biology*. Sunderland, MA, USA: Sinauer Associates.
- Ries, L., Fletcher, R. J., Battin, J. y Sisk, T. D. (2004) Ecological responses to habitat edges: Mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35(1): 491–522.
- Ries, L. y Sisk, T. D. (2010) What is an edge species? The implications of sensitivity to habitat edges. *Oikos* 119(10): 1636–1642.
- Romero-Torres, M. y Varela-Ramírez, A. (2011) Efecto de borde sobre el proceso de descomposición de hojarasca en bosque nublado. *Acta Biológica Colombiana* 16(2): 155–174.
- Rozzi, R., Primack, R., Feinsinger, P., Dirzo, R. y Massardo, F. (2001) What is conservation biology? In: *Fundamentals of Conservation Biology, Latin American Perspectives*, eds. R. Primack, R. Ruiz, P. Feinsinger, R. Dirzo y F. Massardo, pp. 35–43. Mexico City, Mexico: Economic Culture Fund.
- Sánchez, O., Vega, E., Peters, E. y Monroy-Vilchis, O. (2003) *Conservación de Ecosistemas Templados de Montaña en México*. Mexico City, Mexico: Instituto Nacional de Ecología.
- Santos, T. y Tellería, J. L. (2006) Pérdida y fragmentación del hábitat: Efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas* 15(2): 3–12.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J. y Margules, C. R. (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology* 5(1): 18–32.
- Stenhouse, R. N. (2004) Fragmentation and internal disturbance of native vegetation reserves in the Perth metropolitan area, Western Australia. *Landscape and Urban Planning* 68(4): 389–401.
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C. L. y Nowak, M. A. (1994) Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65–66.
- Westoby, M. y Leishman, M. (1997) Categorizing plant species into functional types. In: *Plant Functional Types*, eds. T. M. Smith, H. H. Shugart y F. I. Woodward, pp. 104–121. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Wilson, J. B. (1999) Guilds, functional types and ecological groups. *Oikos* 86(3): 507–522.
- Williams, M. (2003) *Deforesting the Earth*. Chicago, IL, USA: University of Chicago Press.

Woodward, F. I. (1993) Howmany species are required for functional ecosystem? In: Biodiversity and Ecosystem Function, eds. S. Ernst-Detlef yH. A. Mooney, pp. 215–228. Berlin, Germany: Springer-Verlag.

CAPÍTULO 4

EVALUACIÓN DE LAS DINÁMICAS MULTICAUSALES DE LAS ÁREAS DE BORDE

4 EVALUACIÓN DE LAS DINÁMICAS MULTICAUSALES DE LAS ÁREAS DE BORDE

4.1 INTRODUCCIÓN

La fragmentación es un fenómeno a escala de paisaje definido como un cambio en la configuración, continuidad y tamaño del hábitat (Fischer y Lindemayer 2007; Mitchell *et al.* 2014). Un proceso que surge de la fragmentación del bosque es la creación de áreas de borde en el límite de los hábitats adyacentes (fragmentos de bosque y la matriz circundante), que modifican las condiciones ambientales dentro del perímetro del fragemento (Matlack 1993). Este proceso se conoce como efecto borde (Fahrig 2003; Harper *et al.* 2005; Tabarelli *et al.* 1999; Zheng y Chen 2000) y afecta directamente a la biodiversidad al modificar la riqueza de especies y los patrones de abundancia, lo que provoca cambios en la composición, estructura y procesos (productividad, descomposición e interacciones ecológicas) del ecosistema (Ewers *et al.* 2007; Fahrig 2003; Harper *et al.* 2005).

En bosques fragmentados por actividades humanas, los fragmentos forestales suelen estar rodeados por una matriz de pastizales, tierras de cultivo o vegetación secundaria de baja biomasa, homogénea y estructuralmente simple. Tales diferencias en la complejidad estructural y la biomasa dan como resultado áreas de borde con diferencias microclimáticas importantes (Murcia 1995); derivado de una mayor incidencia de luz, temperaturas diarias muy fluctuantes, presencia de viento, mayor erosión del suelo, baja humedad y alta compactación del suelo. Las áreas de borde suelen ser favorables para el establecimiento de especies de crecimiento rápido y tolerantes al estrés (Collinge 1996; Grez y Bustamante 1995). El ambiente del bosque en las áreas interiores de los fragmentos, por el contrario, es más frío, húmedo y homogéneo. Estas diferencias microclimáticas entre las zonas de interior y de borde generalmente resultan en gradientes de borde-interior. Dando como resultado variaciones en la temperatura y humedad del aire, el déficit de presión de vapor (VPD), la humedad del suelo y la intensidad de la luz entre el borde y las áreas de interior. Concentrando gran parte de estos cambios en los primeros

50 metros dentro del fragmento (Murcia 1995). En respuesta a tales condiciones de microclima en el borde, algunas especies de plantas forestales muestran densidades más bajas o están completamente ausentes cerca del borde, mientras que otras se presentan en densidades más altas o permanecen sin cambios (Spies 1998). Por otro lado, las especies que dependen de las características del hábitat interno de los fragmentos pueden quedar excluidas en fragmentos de menor tamaño debido a la incidencia de efectos físicos relacionados con el borde.

Al examinar la fragmentación desde la perspectiva de la configuración de los fragmentos, esta juega un papel fundamental en la estructura y composición de las comunidades naturales que contiene, un ejemplo de ello es el tamaño del fragmento, el cual influye el número total de especies que puede contener; ya que, fragmentos con mayor superficie ofrecen más espacio, recursos y heterogeneidad ambiental (suelo, relieve y microclima) aspectos necesarios para soportar y mantener más especies que fragmentos de menor superficie (Collinge 1996; Pincheira-Ulbrich *et al.* 2009). De la misma manera, la forma del fragmento también puede afectar la intensidad de los efectos de la fragmentación; por ejemplo, los efectos de borde pueden ser más débiles en fragmentos regulares (con formas casi circulares), mientras que el hábitat interno de fragmentos con formas irregulares se ve más fuertemente afectado por las condiciones de la matriz, al generar una mayor superficie de contacto. La conectividad de los fragmentos también juega un papel importante en la comprensión de los efectos negativos de la fragmentación (Collinge 1996; Grez y Bustamante 1995; Mitchell *et al.* 2014). El aislamiento influirá negativamente en el número total de especies y funciones ecológicas que los fragmentos pueden contener; debido a que poblaciones más pequeñas en fragmentos aislados tienden a obstaculizar el entrecruzamiento genético y facilitar la endogamia (Collinge 1996; Grez y Bustamante 1995). Por lo tanto, el efecto de borde puede ser más pronunciado a medida que los fragmentos de alejan más debido a la llegada de inmigrantes que colonizan las zonas internas de los fragmentos aislados.

Las consecuencias del efecto de borde también dependen de la matriz circundante. Las condiciones de la matriz pueden penetrar fácilmente en fragmentos pequeños debido a la falta de hábitat interno, lo que lleva a condiciones estresantes para las especies locales y fomenta la competencia para limitar los recursos. En fragmentos de mayor tamaño, este efecto puede disiparse derivado de una mayor heterogeneidad ambiental, logrando no dar alcance al hábitat interno (Collinge 1996). Los ambientes altamente antropizados, como los campos de cultivo,

los pastizales y las áreas urbanas, son sitios altamente perturbados que muestran erosión y compactación del suelo, condiciones inadecuadas para el establecimiento de especies de nativas. Tales condiciones estresantes a menudo facilitan la entrada de especies invasoras o malezas que proliferan en ambientes perturbados y, en ausencia de competidores, pueden reproducirse y dispersarse con éxito (Castro-Díez *et al.* 2004; Collinge 1996; Hoffmeister *et al.* 2005).

La literatura sobre ecología del paisaje documenta la relación entre los parámetros ecológicos en los fragmentos de hábitat (por ejemplo, la riqueza y composición de las especies) y los factores ambientales, como la heterogeneidad de los microhábitats, los cuales, son modificados por las alteraciones antropogénicas y las características espaciales de los fragmentos (López-Barrera *et al.* 2007; Saunders *et al.* 1991; Stenhouse 2004). Los factores ambientales se pueden agrupar en tres clases distintas: (a) variación microambiental, incluyendo microclima (Harper *et al.* 2005), suelo y topografía (Ewers *et al.* 2007); (b) presión antropogénica, incluida la estructura de la vegetación en la matriz adyacente (Grau 2004; Ries *et al.* 2004), la edad de los hábitats de borde (Cadenasso *et al.* 2003) y el régimen de incendios y disturbios (Cochrane y Laurance 2002; Gascon *et al.* 2000); y (c) características del paisaje, como el tamaño del fragmento (Ewers *et al.* 2007), la forma y la conectividad (Laforteza *et al.* 2010). La comprensión de las interacciones entre los factores ecológicos y ambientales ha sido limitada, ya que cuanto más variables espaciales y temporales y sus efectos sobre las especies se consideran, más complejo y dinámico se vuelve el problema, lo que lleva a múltiples interpretaciones de los cambios en la composición del borde (Ewers *et al.* 2007; Fletcher 2005; Matlack 1993; Saunders *et al.* 1991). La identificación de las dinámicas multicausales responsables de los cambios en la composición de los bordes en varias escalas espaciales y la respuesta de las especies individuales, son particularmente importantes para extrapolar o predecir los efectos de bordes en paisajes fragmentados (Laurance 2000). Dicha información proporciona las bases de un modelo predictivo para ayudar en el desarrollo de estrategias de manejo y conservación, particularmente en paisajes que cambian rápidamente (Laurance 2000).

En conjunto, los factores ecológicos y ambientales definen la capacidad de los bordes resultantes para amortiguar las fluctuaciones microambientales extremas que ocurren en la matriz circundante, su resistencia después de una perturbación (Asbjornsen *et al.* 2004) y su capacidad para fomentar o restringir la sucesión ecológica (Harper *et al.* 2005; Williams-Linera 1990; Williams-Linera *et al.* 2002). A pesar de la importancia de estos factores para comprender

la variabilidad florística en entornos de borde, hay pocos estudios disponibles que abordan sus efectos combinados (Cadenasso *et al.* 2003; Ferro y Morrone 2014), ya que los enfoques tradicionales se han centrado en analizar los factores individuales y por separado (Zheng y Chen 2000). La complejidad de analizar esta variabilidad florística (derivada de la naturaleza de escala múltiple de los factores causales) ha llevado al uso de métodos multivariados para estimar la magnitud del efecto de los factores causales en la formación de diferentes tipos de borde de composición y su relación con la respuesta diferencial de la vegetación en hábitats de borde (Podani 2000).

Uno de estos métodos estadísticos multivariantes es el modelo de ecuaciones estructurales (SEM's), que se ha utilizado ampliamente en ecología para evaluar la fuerza de las relaciones causales entre múltiples variables (Fan *et al.* 2016). Por ejemplo, en Gazol *et al.* (2012) se utilizaron estos modelos para comprender cómo la riqueza de especies de plantas está directa o indirectamente relacionada con las condiciones del paisaje y los factores ambientales locales. En Santibáñez-Andrade *et al.* (2015) se construyeron SEM's para incluir indicadores de paisaje en un modelo de presión-estado-respuesta en bosques templados.

Por lo tanto, si consideramos que la variación microambiental, las presiones antropogénicas y las características del paisaje conducen a variaciones florísticas en los bordes de los fragmentos (Romero-Torres y Ramírez 2011; Varela *et al.* 2002), entonces es necesario el uso de diseños estadísticos de múltiples causales para responder preguntas tales como: ¿Las especies responden de manera diferente; es decir, con cambios en la composición, en bordes de diferentes fragmentos rodeados por una matriz homogénea?, ¿Cuáles son los factores microambientales, antropogénicos o del paisaje que determinan la composición de las comunidades de borde en fragmentos? o ¿cómo se relacionan entre sí estos factores causales que operan a diferentes escalas?

Para abordar estas preguntas, se realizó un estudio en un bosque periurbano en la Ciudad de México. Estudios previos sobre los bosques templados en esta zona no han evaluado los efectos directos de los cambios ambientales en la distribución de las especies de plantas. En este estudio, se examinó la presencia de diferentes tipos de composición de bordes, caracterizados por diferencias en la composición y la asociación de especies vegetales, en un bosque fragmentado. Usando métodos de ordenación y clasificación multivariable, se identificaron y caracterizaron los patrones florísticos existentes en los bordes de diferentes fragmentos del bosque templado.

Finalmente, se utilizaron modelos de ecuaciones estructurales para analizar los efectos directos e indirectos de las propiedades del paisaje, las presiones antropogénicas y las variaciones microambientales en el desarrollo de bordes de distintas composiciones florísticas.

A todo esto, se propuso que: (a) las especies de borde mostrarían respuestas diferenciales (expresadas como cambios de composición) a la presencia de diferentes gradientes ambientales de borde interior, lo que llevará a la existencia de diferentes tipos de borde de composición, (b) los factores que operan a mayor escala; como la presión antropogénica, pero específicamente las propiedades de configuración del paisaje (tamaño, forma o conectividad) podrían lograr efectos significativos en la composición de las especies de los bordes y (c) los factores de mayor escala afectarían indirectamente a los que operan a una escala más pequeña; como la variación microambiental, que a su vez afecta directamente la composición de la vegetación de borde.

4.2 METODOLOGÍA

4.2.1 Muestreo

Se seleccionaron 29 fragmentos de bosque de origen antropogénico y homogéneos en términos de fisonomía, tipo de vegetación y topografía (Strayer *et al.* 2003). Todos ellos frente campos agrícolas destinados al cultivo anual de maíz, frijoles y hortalizas (López-Barrera *et al.* 2007; Ries *et al.* 2004; Strayer *et al.* 2003). Sobre la base de la información previamente disponible para el área de estudio, se determinó que la edad de los fragmentos forestales era de 40 ± 5 años desde que se produjo la deforestación a principios de la década de 1970 causada por la expansión de la frontera agrícola (Granados *et al.* 2014). Debido a su estado fragmentado y la variabilidad de las condiciones microambientales y la presión antropogénica continua de la agricultura, los fragmentos de bosque templado en el área de estudio fueron un sitio apropiado para estudiar los cambios en la composición de las especies de plantas en respuesta a la intervención humana.

4.2.2 Obtención de variables

En cada uno de los 29 fragmentos de bosque, se colocó un transecto borde-interior de 50m de largo por 2m de ancho. Cada transecto se dividió en parcelas de muestreo contiguas de 10m x 2m (20m²) las cuales se denominaron ‘segmentos’, se registraron la abundancia y la especie de todos los individuos arbóreos (> 5cm dap) y arbustivos en cada parcela (Figura 4.1). Usando

Sistema de Información Geográfica y el software FRAGSTAT ver-4 (McGarigal *et al.* 2012), se evaluaron las variables que describen las propiedades de los fragmentos del paisaje, incluido el tamaño del fragmento, la forma del fragmento y la distancia al fragmento de mayor tamaño más cercano (índice de conectividad).

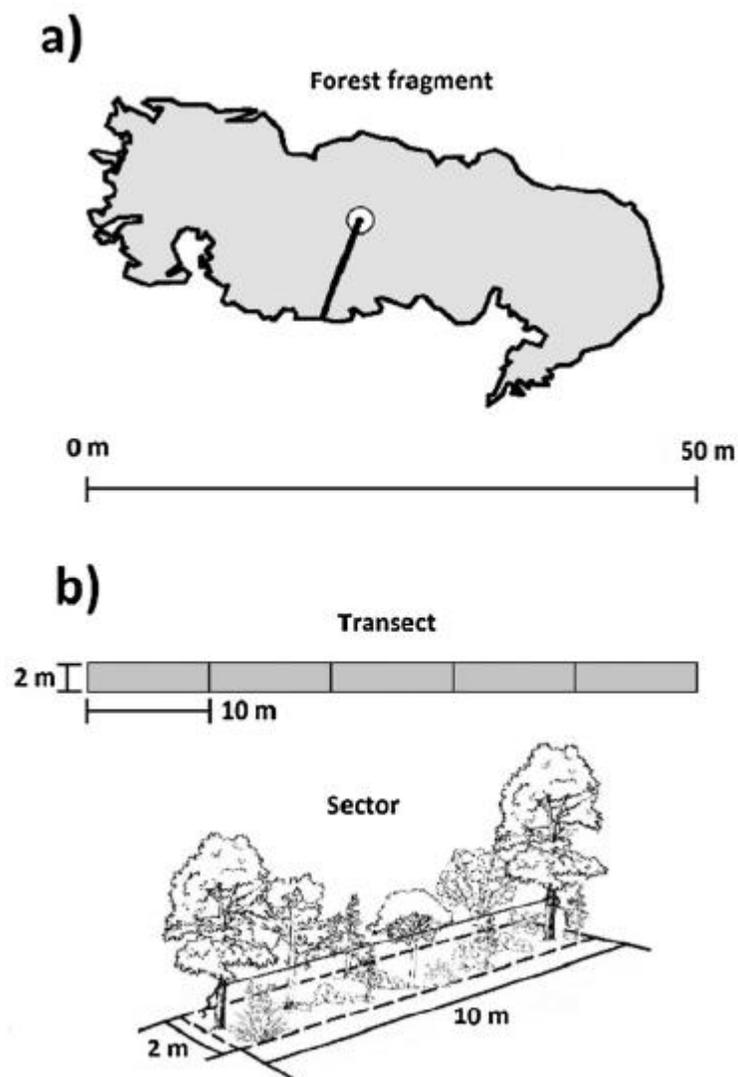


Figura 4.1 Transecto borde-interior de 50m de largo. a) Ubicación del transecto en el fragmento. b) Parcelas de muestreo contiguas de 10m x 2m (20m²).

Las variables que describen las presiones antropogénicas se registraron a lo largo del transecto borde-interior. Para evaluar el impacto del pastoreo, se registró el número de plantas ramoneadas y la presencia y el ancho de los senderos de ganado. Para describir el impacto relacionado con el entorno del fragmento, se registró la naturaleza de la matriz adyacente

(agricultura, pastos o bosques plantados). Para evaluar el impacto de la tala, se registró el número de árboles macheteados y tocones. Finalmente, para evaluar el impacto de las actividades humanas, también se registraron el número de senderos, la intensidad de la perturbación en relación con el ancho y el tipo de sendero (pavimentada / no pavimentada) próximo al fragmento.

En el centro de cada parcela, se registró la información sobre variables microambientales clave, las cuales incluyeron: la temperatura del aire, la temperatura del suelo, la humedad relativa, la humedad relativa del suelo, la apertura de la cubierta, el factor del sitio global (GSF), compactación del suelo (en m/pulgada cuadrada), el espesor de la capa de hojarasca, el porcentaje de suelo cubierto por hojarasca, el porcentaje de cobertura de vegetación viva, el porcentaje de suelo desnudo y la pendiente del terreno (en grados). La temperatura y la humedad relativa (HR) se registraron utilizando termómetros digitales a prueba de agua a 50 cm por encima del nivel del suelo en el aire y con 15 cm de profundidad para el suelo. La apertura del dosel y GSF se estimaron a partir de fotografías hemisféricas utilizando el software *gap light analyzer*. La compactación del suelo se midió empleando el compactador de suelo DICKEY-John®. La cobertura de la hojarasca, la vegetación viva y el suelo desnudo se calcularon en relación con la parcela.

4.2.3 Determinación de tipos composicionales de borde

Se construyó una matriz primaria que contenía datos de abundancia para cada una de las 39 especies registradas en el borde de los fragmentos (primeros 50 m) (Laurance 2000). Para reconocer los diferentes tipos composicionales de borde (Fletcher 2005), los fragmentos se clasificaron según la composición y abundancia de sus especies en respuesta a condiciones ambientales similares / diferentes, utilizando un análisis de especies de dos vías (TWINSPAN) (Hill 1994). Los resultados se resumieron en un dendrograma que muestra grupos de fragmentos que representan diferentes tipos composicionales de bordes, con las especies características en cada grupo. La riqueza de especies, el índice de diversidad de Shannon-Wiener, el índice de dominancia de Simpson y la equitabilidad de cada tipo composicionales de borde se calcularon utilizando el software ForecastS ver-8 (Colwell 2006).

Se realizó un análisis de ordenación indirecto utilizando un Análisis de Correspondencia Detenida (DCA) para determinar si la composición de especies de los tipos de borde responde

a la presencia de gradientes ambientales y, por lo tanto, confirmar que la agrupación de fragmento es similar a la agrupación obtenida en TWINSpan (McCune y Mefford 2006).

4.2.4 Evaluación de los causales en los tipos composicionales de borde

Para examinar el efecto de las propiedades del paisaje, la presión antropogénica y las variables microambientales en los tipos composicionales de borde identificados, se llevó a cabo un análisis de ordenación directa utilizando el Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) (Jongman *et al.* 1995; ter Braak 1987). CCA es una técnica de análisis de gradiente directo que busca relaciones entre la variación florística (en términos de composición de especies y datos de abundancia) en las comunidades analizadas y las variables que conducen a dicha variación (Vogiatzakis *et al.* 2003). Posteriormente, se llevó a cabo una prueba de permutación de Monte Carlo para explorar la importancia estadística de los resultados ($P < 0.05$).

Para evitar los efectos de la colinealidad (Jongman *et al.* 1995; ter Braak 1987), las variables utilizadas se sometieron primero a un análisis de correlación utilizando el coeficiente de correlación de Pearson. Para el análisis solo se usó una variable de cada par de variables altamente correlacionadas ($r > 0.7$; $P < 0.01$). Así, la matriz secundaria incluyó seis variables microclimáticas, cinco variables antropogénicas y dos variables que describen la configuración espacial. Se utilizó una prueba de Monte Carlo para explorar la importancia de la correlación entre matrices. Todas las pruebas estadísticas se realizaron con el software SPSS versión 2015. Los análisis de clasificación y ordenación se realizaron en PC-ORD ver-5.10 (McCune y Mefford 2006). Con estos resultados, se identificaron las posibles interrelaciones (correlaciones entre variables explicativas) y se utilizaron como información a priori para respaldar el modelo estructural y explorar la dinámica de la multicausal.

Además, para revisar la ausencia de autocorrelación espacial de los datos, la prueba estadística del I de Moran se aplicó utilizando los residuales de los modelos CCA, a través del paquete *vegan* en el software R-ver-3.3.3. Para identificar la cantidad de varianza explicada por cada grupo de variables explicativas, así como sus efectos combinados, se realizó una partición de varianza (Borcard *et al.* 1992) utilizando R² ajustado en la ordenación de análisis de redundancia (RDA) en el paquete *vegan*.

4.2.5 Evaluación de la dinámica multicausal de los efectos de borde

Finalmente, para evaluar la dinámica multicausal y la intensidad de las relaciones entre las variables en los tipos composicionales de borde identificados, se construyó un modelo *a priori* de relaciones hipotéticas utilizando un modelo de ecuaciones estructurales (SEM). El SEM es un método para evaluar hipótesis complejas que involucran múltiples vías causales entre variables (Curran 2003; Mehta y Neale 2005; Kline 2015). La relación propuesta entre las variables latentes y observadas utilizadas en este análisis en base a conocimientos teóricos se muestra en la figura 4.2. Este modelo parte del supuesto de que los factores que operan a una escala mayor (propiedades del paisaje y presión antropogénica) afectan indirectamente a los que operan a escalas más pequeñas (variación microambiental), y estos últimos, a su vez, determinan la composición de los tipos de borde.

Para la elaboración del modelo general, se seleccionaron aquellas variables que explicarían la variación en la composición florística, utilizando los resultados de CCA. Solo se probaron seis relaciones utilizando el SEM. El método eliminó aquellas relaciones que se consideraron no significativas en función de sus índices críticos (CR) y agregó aquellas relaciones que mejorarían el ajuste del modelo (Byrne 2013) en función del índice de modificación (MI). La bondad de ajuste del modelo resultante se evaluó con los siguientes índices: Chi-cuadrada (χ^2) y su nivel de probabilidad asociado; la raíz significativa del error cuadrado de aproximación (RMSEA) y el índice de ajuste comparativo (CFI). Los valores RMSEA por debajo de 0.06 y los valores de CFI por encima de 0.90 son indicativos de un modelo que se ajusta bien (Byrne 2013). Este análisis se realizó utilizando el software AMOS ver-4.0, dentro del paquete estadístico SPSS (Arbuckle 2007).

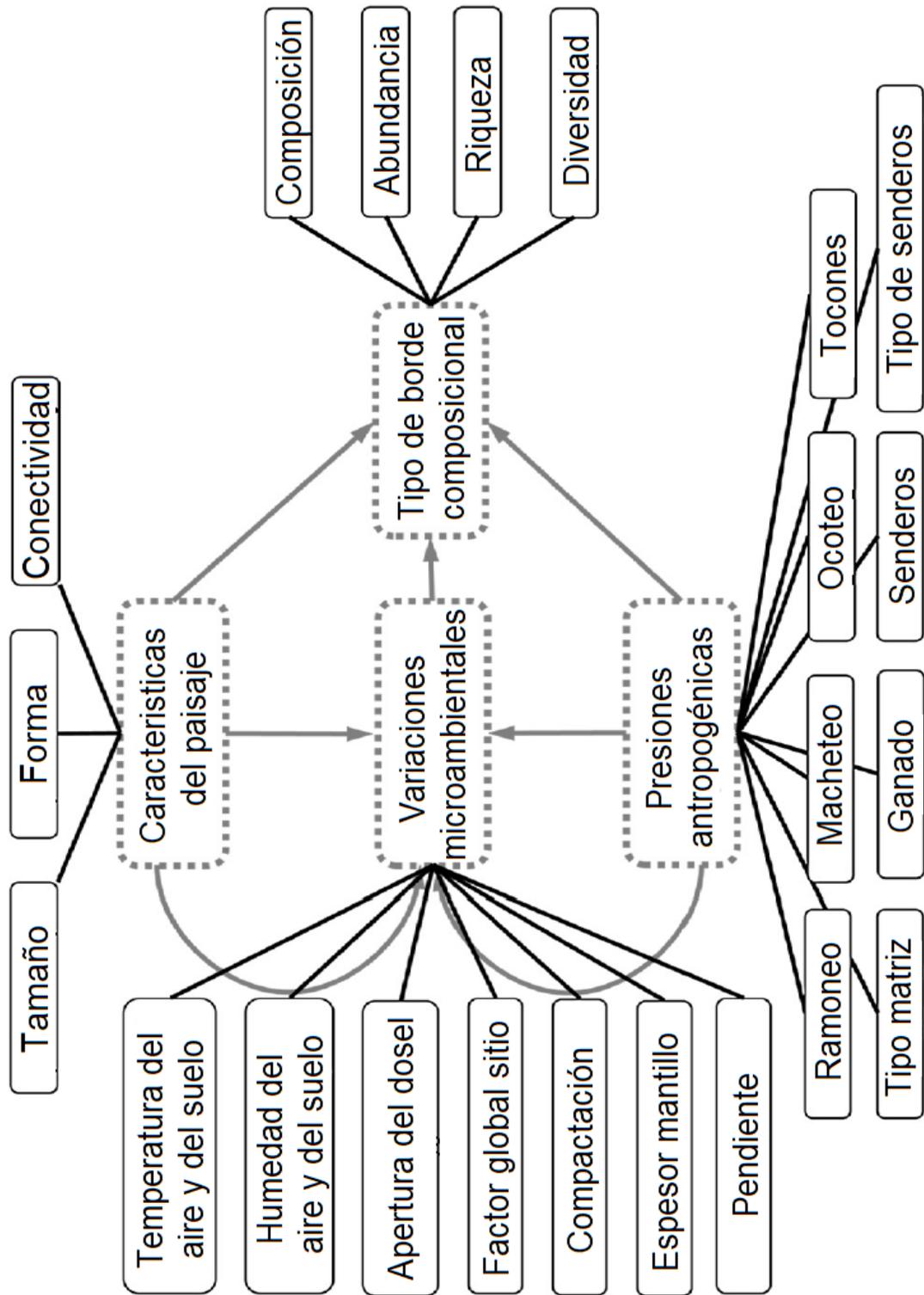


Figura 4.2 Relaciones hipotéticas entre variables latentes y observadas utilizadas en el modelo de ecuaciones estructurales. Cajas con marcos discontinuos = variables latentes; cajas con marcos sólidos = variables observadas.

4.3 RESULTADOS

4.3.1 Tipos composicionales de borde

TWINSPAN identificó tres grupos diferentes tipos de borde según la composición y abundancia de las especies (Figura 4.3). Once de las 39 especies fueron identificadas como malezas, y algunas de ellas fueron características de los tipos de borde de composición (Tabla 4.1).

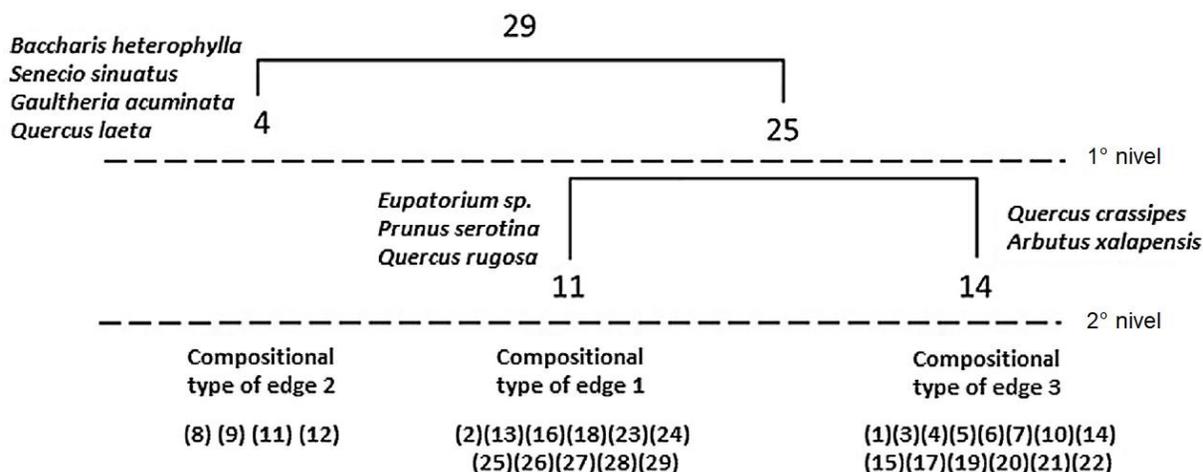


Figura 4.3 Resultados del análisis de especies de indicador de dos vías (TWINSPAN) para 29 fragmentos de bosque. Los números entre paréntesis representan los fragmentos individuales; las especies características de cada grupo están enlistadas.

Tabla 4.1 Características de la composición de especies de los tres tipos composicionales de borde identificados con los 29 fragmentos de bosque de pino-encino.

Tipo de borde	Número de fragmentos	Abundancia de especies	Riqueza de especies	Diversidad de Shannon-Wiener	Diversidad de Simpson	Equitatividad	Riqueza de malezas	Abundancia de malezas
1	4	413	28	1.18	0.9	0.81	6	60
2	14	515	30	1.07	0.85	0.72	10	102
3	11	469	23	1.12	0.88	0.82	7	106

La riqueza de especies mostró pequeñas variaciones entre los tres tipos de borde de composición; el tipo 2 tuvo la mayor riqueza de especies y el tipo 3 el más bajo. Se debe de tomar en cuenta que la riqueza de especies del tipo 1 fue muy similar a la del tipo 2, aunque el tipo 1 solo estuvo representado por cuatro fragmentos. Sin embargo, esos cuatro fragmentos fueron los más grandes en la muestra examinada, y esta podría ser la razón por la que tenían una riqueza de especies comparable a la encontrada en los once y los catorce fragmentos del tipo 3. La diversidad de especies (los índices de Shannon-Wiener y Simpson) también han sido muy similar en los tres tipos compositivos de ventaja. Las características fisionómicas y la composición de especies de los tipos de borde (agrupaciones) identificadas por TWINSpan se describen a continuación.

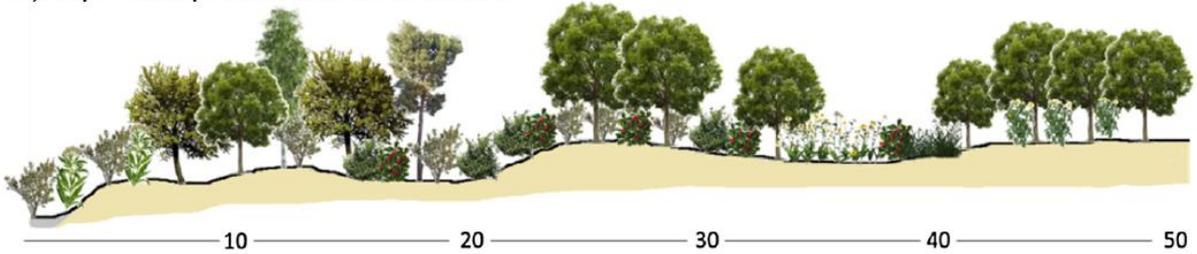
Tipo composicional de borde 1, se caracterizó por ser un tipo de borde de bajo contraste con un sotobosque denso (Figura 4.4a). El sotobosque estuvo compuesto por *Gaultheria acuminata*, *Baccharis heterophylla* y *Senecio salignus*; las especies que son exclusivas de este grupo son *Cestrum nitidum*, *Gaultheria acuminata*, *Monnina ciliolata* y *Senecio sinuatus*. Las especies de malezas encontradas incluyen *Agave salmiana* (2 individuos), *Baccharis conferta* (1), *Buddleia cordata* (20), *Pinus patula* (2), *Prunus serotina* (5) y *Senecio salignus* (30) (Figura 4.5). Las malezas representaron el 14.53% de la abundancia total de todas las especies.

Tipo composicional de borde 2, se caracterizó por ser un tipo de borde de alto contraste con madroños y encinos, sin sotobosque (Figura 4.4b). Tuvo una fuerte asociación entre *Arbutus xalapensis* y *Quercus crassipes*, sin sotobosque. *Crataegus mexicana* se presentó únicamente es de este grupo. El borde tipo 2 incluye el mayor número de especies de malezas: *Agave salmiana* (1 individuo), *Baccharis conferta* (29), *Bouvardia termifolia* (1), *Buddleia cordata* (10), *Buddleia parviflora* (1), *Crataegus mexicana* (4), *Pinus montezumae* (19), *Pinus patula* (24), *Prunus serotina* (10) y *Solanum cervantesii* (3) (Figura 4.5). Las malezas representaron el 19.81% de la abundancia total de todas las especies.

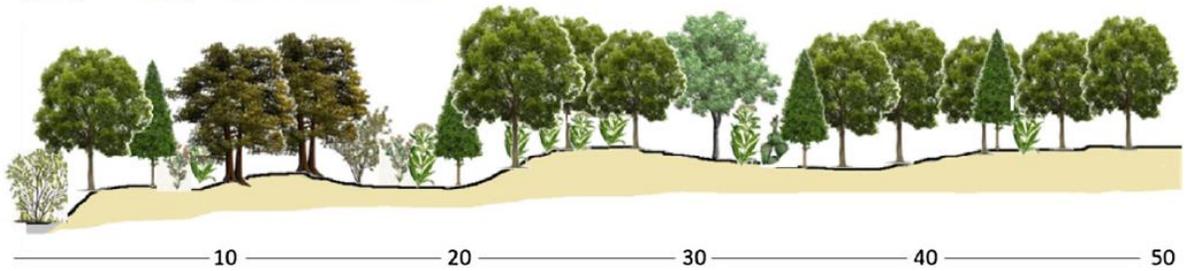
Tipo composicional de borde 3, se caracterizó por ser un tipo de borde de bajo contraste con un sotobosque incipiente (Figura. 4.4c). Definido por un sotobosque compuesto por *Eupatorium glabratum* y árboles jóvenes de *Prunus serotina* y *Quercus rugosa*. Las especies únicas de este grupo son *Cestrum thyrsoides*, *Fuchsia thymifolia* y *Pinus pseudostrobus*. Siete especies de malezas aparecen en el borde tipo 3: *Baccharis conferta* (32 individuos), *Buddleia cordata* (10), *Buddleia parviflora* (6), *Pinus patula* (4), *Prunus serotina* (49), *Senecio salignus* (4) y *Solanum*

cervantesii (2) (Figura 4.5). Las malezas representaron el 22,60% de la abundancia total de todas las especies.

a) Tipo composicional de borde 1



b) Tipo composicional de borde 2



c) Tipo composicional de borde 3

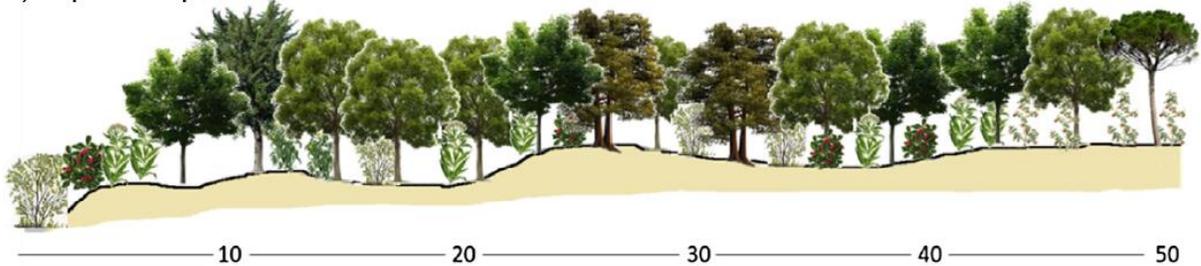


Figura 4.4 Perfil de vegetación de los tipos de borde de composición identificados por el TWINSpan a lo largo de un transecto de borde interior de 50 m.

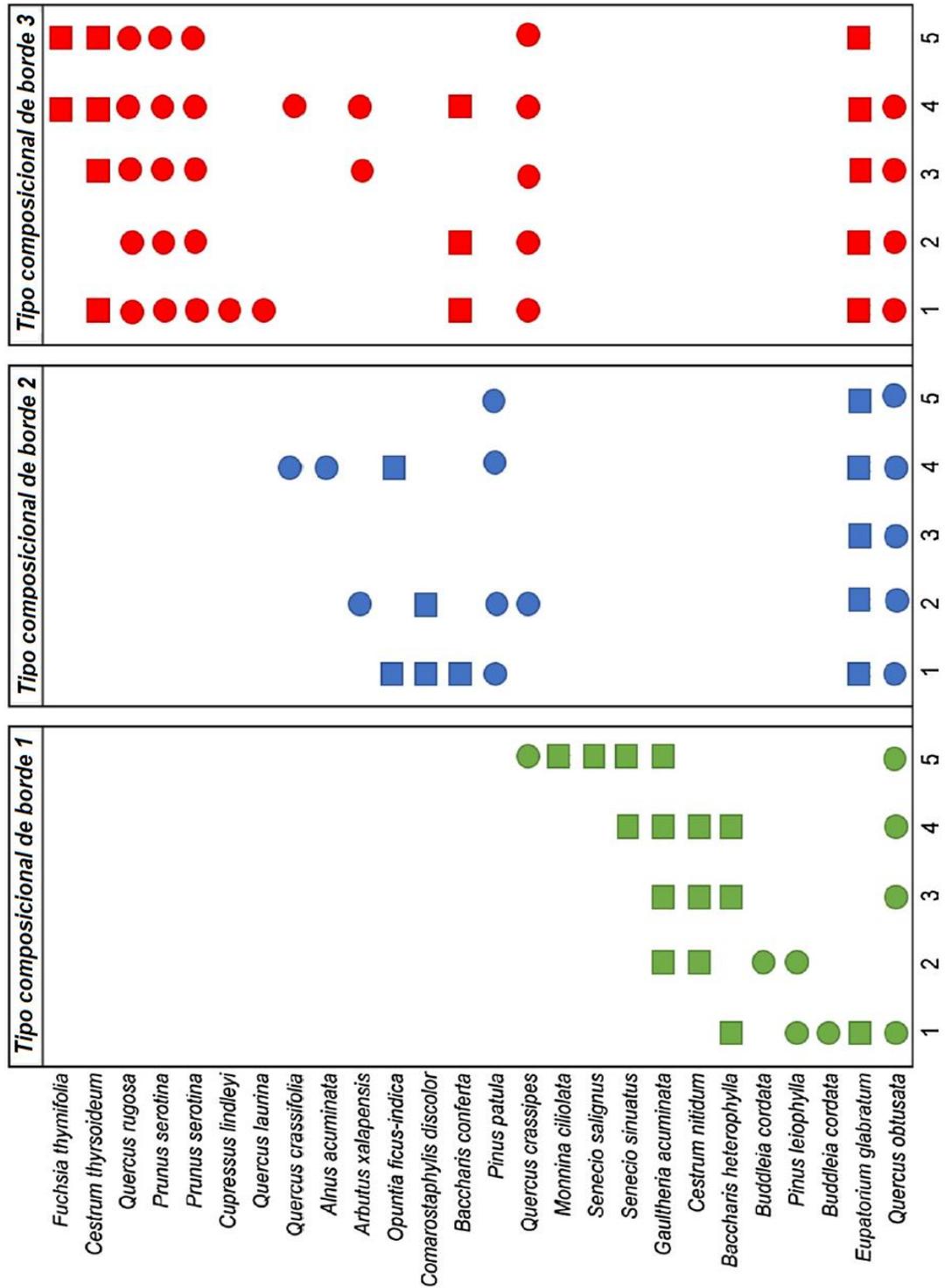


Figura 4.5 Presencia de especies y diferencias en los tipos composicionales de borde identificados por un TWINSpan en 29 fragmentos de bosque de pino-encino. Árbol (círculo) y arbusto (cuadrado). El eje x muestra secciones de 10 m a lo largo de un transecto de borde interior de 50 m.

4.3.2 Causales en los tipos de composicionales de borde

El DCA identificó gradientes ambientales correlacionados con la configuración espacial de la especie a lo largo de los ejes de ordenación, agrupándolos en tres grupos de especies correspondientes a los tres tipos composicionales de borde.

La figura 4.6a, muestra el diagrama de ordenación DCA de fragmentos y especies; para una referencia más fácil, los grupos identificados en TWINSpan se superponen en este diagrama. Los valores propios correspondientes a los dos primeros ejes de ordenación fueron 0.45 y 0.24. La disposición espacial de los fragmentos mostró una agrupación según la composición de su especie, que también coincide con los grupos obtenidos en TWINSpan. Por otro lado, este análisis muestra que los diferentes tipos composicionales de borde identificados están relacionados con la presencia de gradientes ambientales.

Los resultados del CCA de las propiedades del paisaje (Figura 4.6b) no fueron estadísticamente significativos (valor propio del eje 1 = 0,4, eje 2 = 0,3; varianza representada = 28,5%, correlación de Pearson entre especies y medio ambiente = 0,87; prueba de Monte Carlo: $P = 0,33$). Las tres variables examinadas, es decir, la forma del fragmento, el tamaño del fragmento y la conectividad, fueron determinantes de los tipos composicionales de borde: la forma y el tamaño del fragmento se correlacionaron con la presencia del tipo 1, mientras que la conectividad se relacionó con la presencia de los tipos 2 y 3.

Los resultados del CCA de las variables antropogénicas (Figura 4.6c) no fueron estadísticamente significativos (valor propio del eje 1 = 0,4, eje 2 = 0,3; varianza representada = 30,8%; correlación de Pearson entre especies y medio ambiente = 0,89; prueba de Monte Carlo: $P = 0,25$). Solo dos variables se correlacionaron con la presencia de tipos composicionales de borde el registro se relacionó con el tipo 1; el ramoneo, como un indicador de pastoreo, se correlacionó con la presencia del tipo 2.

Por el contrario, los resultados del CCA de las variables microambientales (Figura 4.6d) fueron estadísticamente significativos (valor propio del eje 1 = 0.5, eje 2 = 0.3; varianza representada = 60.7%; correlación de Pearson entre especies y medio ambiente = 0.98; prueba de Monte Carlo: $P = 0.01$). La luz y la temperatura fueron las variables más estrechamente relacionadas con la disposición de los fragmentos en la ordenación. La apertura del dosel se correlacionó con la presencia del tipo composicional de borde 1, mientras que la temperatura del aire y el suelo se correlacionaron con los tipos 2 y 3 en menor grado.

Los residuos de los modelos de CCA analizados por el Índice de Moran mostraron que los transectos están dispersos espacialmente. Aunque algunos transectos aparentemente están agrupados, la prueba estadística indica que los principales grupos florísticos del área están dispersos espacialmente. Los resultados del Índice de Moran se aplicaron a los residuos de los modelos de CCA de las propiedades del paisaje (observado = -0.0079 , esperado = -0.0018 , $sd = 0.0007$, $P = 0.000$), el CCA de las variables antropogénicas (observado = -0.0084 , esperado = -0.0018 , $sd = 0.0007$, $P = 0.000$) y el CCA de las variables microambientales (observado = -0.0106 , esperado = -0.0018 , $sd = 0.0007$, $P = 0.000$). Los valores observados cercanos a 0 y el valor de P estadísticamente significativo indican que los transectos de muestreo están más dispersos espacialmente de lo que se esperaría si los procesos espaciales subyacentes fueran aleatorios.

La prueba de partición de la varianza mostró que las variables microambientales explican el 20% de la varianza, las variables del paisaje explican el 18%, mientras que el efecto combinado de los tres grupos explica el 13% de la varianza. Finalmente, las variables antropogénicas solo explican el 1% de la varianza.

4.3.3 Evaluación de la dinámica multicausal de los efectos de borde

El modelo mejor ajustado ordenó las causas y los efectos como se muestra en la figura 4.7. La bondad del ajuste del modelo final fue aceptable, de acuerdo con los tres índices utilizados ($AIC = 10.17$, $RMSEA = 0.053$, $GFCI = 0.995$; $\chi^2 = 12.179$, $df = 11$, $P = 0,350$). Las relaciones entre las variables latentes delineadas en la hipótesis inicial no se mantuvieron, ya que las propiedades del paisaje fueron las únicas variables que tuvieron un efecto significativo (coeficiente de trayectoria $r = 0.6$) en las variaciones microambientales y en los tipos de borde (Figura 4.7). A su vez, la variación microambiental fue la variable latente con el mayor efecto en la composición de especies de los bordes.

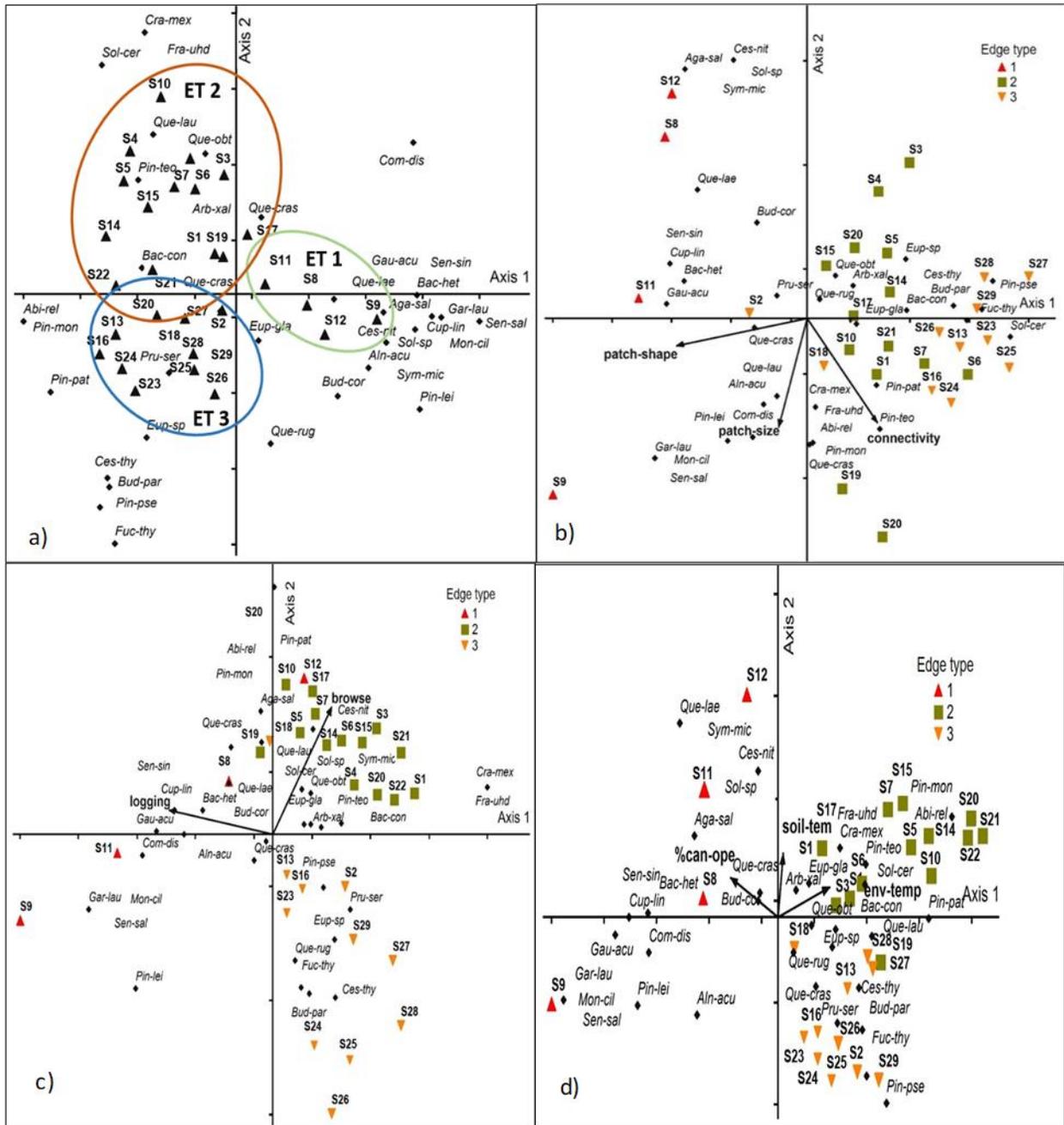


Figura 4.6 Resultados del análisis de correspondencia de especies y tipos composicionales de borde en 29 fragmentos de bosque de pino-encino. (a) Análisis de correspondencia degradada (DCA), (b) Análisis de correspondencia canónica (CCA) de variables del paisaje, (c) CCA de las variables de presión antropogénica, y (d) CCA de las variables ambientales.

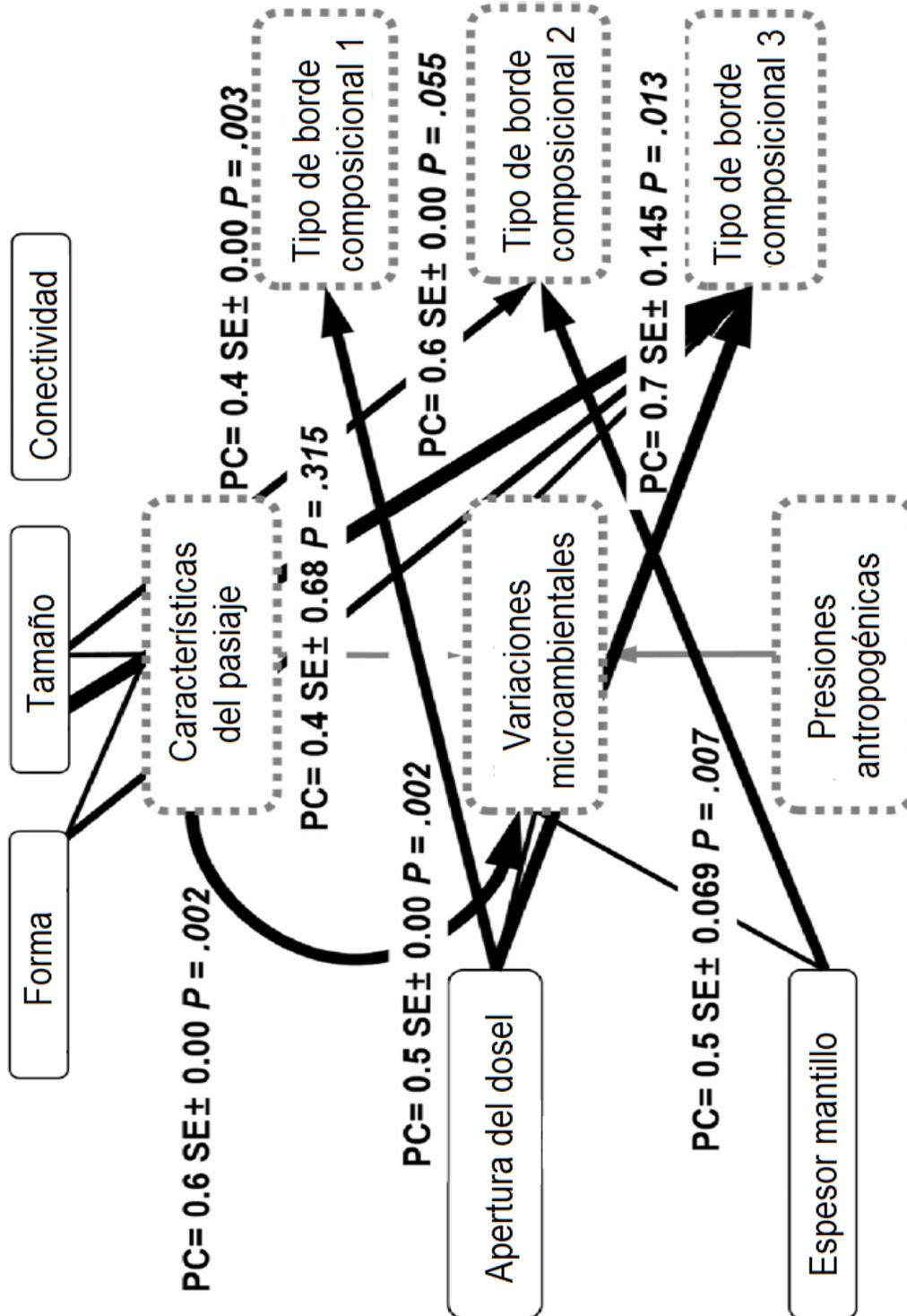


Figura 4.7 Modelo final de mejor ajuste que describe las relaciones del paisaje, la presión antropogénica y las variables microambientales con los tipos compositionales de borde. El grosor de la flecha denota la magnitud, PC = coeficientes de trayectoria (r) y SE = error estándar entre variables.

Con respecto a los efectos independientes de las variables en los tipos composicionales de borde, de las propiedades del paisaje probadas, solo la forma y el tamaño del fragmento mostraron un efecto estadísticamente significativo en los tipos 2 y 3; siendo el efecto del tamaño del fragmento mayor en el tipo de borde 3 ($r = 0.6$). En cuanto a las variables microambientales probadas, solo la apertura del dosel y la cantidad de hojarasca tuvieron efectos significativos en los tipos compositivos de borde. La apertura del dosel tuvo el mayor efecto en los tipos 1 y 3 ($r = 0.5$ y $r = 0.6$ respectivamente); la cantidad de hojarasca influyó en el tipo 2 ($r = 0.5$).

4.4 DISCUSIÓN

El análisis de la vegetación de borde en fragmentos de bosque de pino-encino México llevó a la identificación y caracterización de tres tipos composicionales de borde. Las diferencias florísticas entre las comunidades, debido a sus diferentes condiciones ambientales también se correlacionaron con las diferencias en la composición y abundancia de las especies. Dichos contrastes en la composición y abundancia de las especies también sugieren diferencias en la dinámica de las comunidades o fragmentos resultantes del proceso de fragmentación (Asbjornsen *et al.* 2004; Harper *et al.* 2005). La presencia de especies de malezas en los diferentes tipos composicionales de borde también puede denotar el nivel de degradación del bosque (Hansen y Clevenger 2005). Las malezas fueron más abundantes en el tipo de composición del borde 2, seguido de los tipos 3 y 1.

Según Granados *et al.* (2014), los bosques templados de la ladera norte de la Sierra de Monte Alto tienen áreas centrales que se extienden a más de 50 m del borde de los fragmentos. En esa transición, los valores de composición (diversidad, riqueza y abundancia) disminuyen, así como la abundancia de especies de madera dura en relación con las coníferas. Aunque el presente estudio no incluye datos para el interior de los fragmentos, es notable que las especies de árboles que se encuentran en nuestros tipos composicionales de bordes coincidan con las especies de madera dura que muestran preferencia por los ambientes de bordes (*Arbutus xalapensis*, *Crataegus mexicana*, *Quercus crassipes*, *Q. rugosa* y *Prunus serotina*), y con pinos cultivados ampliamente distribuidos (*Pinus patula*) (Granados *et al.* 2014). Por lo anterior, el tipo composicional de borde 2 (borde de alto contraste con madroño y robles, sin sotobosque) correspondería a una calidad ecológica inferior, ya que incluye el mayor número de especies

consideradas como indicadores de borde ambiental, además de incluir el mayor número de especies de malezas, que representaron el 19.81% de la abundancia total de todas las especies.

Para explorar si estos patrones de vegetación se deben a variaciones en los factores ambientales, se realizó un DCA. Este análisis identificó de manera efectiva los gradientes ambientales correlacionados con los tres tipos composicionales de borde. La identificación de las variables que más contribuyen a explicar la variación de los datos requirió la evaluación de sus efectos independientes a través de un análisis de correspondencia canónica, así como un análisis integrado de sus efectos por medio de un modelo de ecuaciones estructurales que incluye todas las variables registradas.

Aunque los resultados del CCA de las propiedades del paisaje no fueron estadísticamente significativos, las tres variables utilizadas se correlacionaron con la presencia de los diferentes tipos composicionales de borde. La conectividad fue un factor importante para los tipos de borde 2 y 3, ya que los fragmentos incluidos en ellos eran más pequeños que los incluidos en el tipo de borde 1. La conectividad ayuda a prevenir la erosión del suelo, además de favorecer un flujo constante de materia orgánica asociada con áreas con capas densas de material vegetal que aumentan la humedad en el hábitat interior (Grez y Bustamante 1995; Mitchell *et al.* 2014). Los tipos de composición del borde 2 y 3 fueron, también, aquellos en los que se registró la mayor cantidad de basura.

Por otro lado, la forma y el tamaño del fragmento fueron las variables más estrechamente correlacionadas con la composición de especies y la abundancia de fragmentos incluidos en el tipo de borde 1, el cual concentra los fragmentos de mayor tamaño. Esto coincide con referencias en la literatura que señalan que un fragmento grande tendrá una mayor capacidad para soportar y mantener más especies que uno pequeño (Collinge 1996; Pincheira-Ulbrich *et al.* 2009). Con respecto al CCA de las variables de presión antropogénica, se debe tener en cuenta que tales variables no produjeron el efecto esperado, tal vez debido a las fuertes presiones que el sistema soporta en toda el área de estudio. Solo el ocoteo estuvo correlacionado con el tipo composicional de borde 1, y el ramoneo (como indicador de la presencia de ganado) con el tipo de borde 2. Ninguna de las variables consideradas tuvo un efecto estadísticamente significativo en la composición del tipo de borde 3. Las relaciones identificadas a través del análisis canónico de presión antropogénica, las variables habrían sido más informativas si el objetivo del análisis hubiera sido examinar el nivel de perturbación en cada tipo de borde y relacionarlo con la

presencia de malezas (como indicadores de perturbación). Sin embargo, el efecto de estas variables fue débil, lo que restringió la identificación de estos efectos (Saunders *et al.* 1991; Cadenasso y Pickett 2000; Pauchard y Alaback 2006; Saunders *et al.* 1991).

En el CCA de variables microambientales, solo tres de las siete variables consideradas mostraron un efecto estadísticamente significativo en la composición de los tipos de borde. En general, la insolación (medida por la apertura del dosel) estuvo fuertemente relacionada con el tipo composicional de borde 1 debido a la fisonomía de este grupo de fragmentos, en los que el sotobosque predomina sobre la capa del árbol. Por lo tanto, las plantas en estos fragmentos están sujetas a temperaturas más altas junto con una menor humedad del aire y del suelo (Oosterhoorn y Kapelle 2000). Por otro lado, la temperatura del suelo y del aire fue un factor determinante para las especies en el tipo de borde 2; esto concuerda con la fisonomía de este grupo, donde la capa de árbol predomina sobre el sotobosque, fomentando condiciones más frías. De manera similar en este análisis, ningún factor tuvo un efecto estadísticamente significativo en la composición del borde tipo 3. Vale la pena mencionar que otros estudios han demostrado que la mayoría de las variables microclimáticas incluidas en este análisis tienen efectos significativos sobre la cobertura vegetal. Sin embargo, tales variables pueden no tener el mismo efecto en la composición de los diferentes tipos composicionales de borde (Matlack 1993).

El uso de modelos de ecuaciones estructurales fue clave para identificar los efectos directos e indirectos de los factores causales del efecto de borde en diferentes escalas. El modelo integral de dinámica multicausal construido en este estudio dio lugar a resultados que confirmaron los obtenidos por el análisis de los efectos independientes de las variables en la composición de especies de los tipos de borde. Por ejemplo, los resultados del CCA de las variables de presión antropogénicas fueron solo marginalmente significativos, mientras que los efectos de estas variables fueron nulos en el SEM. Estos resultados son contrarios a otros estudios que sugieren que el tipo de matriz circundante (agricultura, pastizales o plantaciones forestales) determina en gran medida el tipo de borde (Fahrig 2003; Pauchard y Alaback, 2006; Ries *et al.* 2004; Williams-Linera *et al.* 2002), sin embargo estos resultados concuerdan con un estudio realizado por Santibáñez-Andrade y col. (2015), quienes encontraron que las presiones antropogénicas solo tuvieron un efecto débil en la composición, estructura y función del ecosistema para los bosques en el sur de la Ciudad de México.

Por otra parte, las variables microambientales resultaron fuertemente correlacionadas con los tipos composicionales de borde, en particular la apertura del dosel y la presencia de hojarasca. Esto concuerda con los resultados obtenidos por Matlack (1993) y Marchand y Houle (2006), donde al muestrear bordes anchos y recientemente expuestos, demostraron que el aumento de la radiación solar controlaba el microclima en sus ecosistemas forestales; además, varios estudios han demostrado que los gradientes físicos dependen de la disponibilidad de luz. En relación con los resultados de CCA, vale la pena destacar que la temperatura no fue un factor determinante; por el contrario, la cantidad de basura, que no se consideró inicialmente, fue una de las variables explicativas incluidas en el SEM final.

La hipótesis propuesta sobre la relación entre las condiciones ecológicas de los fragmentos (composición biológica) y los factores ambientales a escala local (como la heterogeneidad del hábitat), fue aceptada parcialmente, ya que las condiciones ecológicas de los fragmentos se vieron afectados por factores que actúan a escalas paisajísticas, como los atributos espaciales de los fragmentos y las alteraciones antropogénicas (Saunders *et al.* 1991).

Debido a esto, uno de los resultados esperados del análisis multivariado y el SEM era que los factores que actúan a escala paisajística (es decir, factores indirectos) tendrían algún efecto sobre los factores que actúan a una escala local (es decir, factores directos). En otras palabras, esperábamos que los atributos espaciales de los fragmentos y los factores de presión antropogénicos afecten las características ambientales y, en consecuencia, la composición florística de los bordes (Fischer y Lindemayer 2007). Sin embargo, esta relación no se observó claramente en nuestro modelo.

Las variables microambientales (principalmente la apertura del dosel y el espesor hojarasca) fueron los impulsores más directos de la composición de la vegetación. Los atributos espaciales de los fragmentos (tamaño y forma de los fragmentos) lo fueron a escala paisajística (Collinge 1996; Pincheira-Ulbrich *et al.* 2009), estos deben entenderse como factores indirectos significativos de la dinámica de borde, debido al control que ejercen sobre las variables microambientales. Por otro lado, el control esperado por las variables antropogénicas no fue claro, probablemente porque, aunque las diversas actividades humanas tienen un gran impacto en el ecosistema, no se producen a través de un gradiente del borde interior.

Finalmente, comprender los efectos de la fragmentación del hábitat requiere comprender los efectos de borde para tener en cuenta las variaciones regionales en la sensibilidad de las especies

a la fragmentación, donde es probable que la importancia relativa de los factores analizados varíe según la escala del estudio (Fletcher 2005; Laurance 2000).

4.5 CONCLUSIONES

El uso de métodos estadísticos multivariados nos permitió tener una comprensión más profunda de la dinámica de los efectos de borde en fragmentos de bosques templados en la periferia de la Ciudad de México. Los resultados estadísticos de TWINSpan de la composición de especies en los entornos de borde permitió diferenciar tres tipos composicionales de borde. Una de las ventajas de usar las áreas de borde y evaluar los impactos del cambio de hábitat es que pueden utilizarse en el diseño de estrategias de conservación y la planificación de corredores ecológicos (Sisk *et al.* 2002). Los factores microambientales, como la apertura del dosel y el porcentaje de hojarasca, tuvieron un efecto significativo en los tipos composicionales de borde; entre las propiedades del paisaje, el tamaño del fragmento y la forma también tuvieron un efecto estadísticamente significativo. Sin embargo, ninguno de los factores de presión antropogénicos registrados mostró algún efecto significativo en la composición de especies de los bordes. La hipótesis propuesta, que los factores que operan a mayor escala (propiedades del paisaje y presión antropogénica) afectan indirectamente a los que operan a menor escala (la variación microambiental, que a su vez afecta directamente la composición de la vegetación de borde) fue parcialmente correcta. Sin embargo, solo las propiedades del paisaje tuvieron un efecto indirecto sobre la variación microambiental.

Cabe hacer mención, que son pocos los estudios que han abordado el efecto general de todos estos factores en ambientes de borde, ya que los enfoques tradicionales se han centrado en analizar cada factor individual por separado. La complejidad del análisis de esta variabilidad florística (derivada de la naturaleza de las múltiples escalas de los factores involucrados) llevó al uso de modelos multivariados para evaluar con mayor precisión el efecto de los factores causales en la formación de diferentes tipos de borde y su relación con la respuesta diferencial de la vegetación (Podani 2000). El modelo final aquí obtenido se puede utilizar como una herramienta para la implementación de estrategias de manejo y conservación en bosques fragmentados, identificando las causas directas e indirectas que ejercen el mayor impacto en la variación florística.

4.6 REFERENCIAS

- Arbuckle, J.L., 2007. Amos 16.0 User's Guide. SPSS, Chicago, USA.
- Asbjornsen, H., Ashton, M., Vogt, D., Palacios, S., 2004. Effects of habitat fragmentation on the buffering capacity of edge environments in a seasonally dry tropical oak forest ecosystem in Oaxaca, Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 193, 481-495.
- Byrne, B.M., 2013. Structural equation modeling with AMOS: Basic concepts, applications, and programming. Routledge, New York.
- Borcard, D., Legendre, P., y Drapeau, P. (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73(3), 1045-1055.
- Cadenasso, M.L., Pickett, S., 2000. Linking forest edge structure to edge function: mediation of herbivore damage. *Journal of Ecology* 88, 31-44.
- Cadenasso, M.L., Pickett, S.T.A., Weathers, K.C., Jones, C.G., 2003. A framework for a theory of ecological boundaries. *BioScience* 53, 750-758.
- Castro-Díez, P., Valladares, F., Alonso, A., 2004. La creciente amenaza de las invasiones biológicas. *Revista Ecosistemas* 13.
- Cochrane, M.A., Laurance, W.F., 2002. Fire as a large-scale edge effect in Amazonian forests. *Journal of Tropical Ecology* 18, 311-325.
- Colwell, R.K., 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples (Version 8.0.0).
- Collinge, S.K., 1996. Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. *Landscape and Urban Planning* 36, 59-77.
- Ewers, R.M., Thorpe, S., Didham, R.K., 2007. Synergistic interactions between edge and area effects in a heavily fragmented landscape. *Ecology* 88, 96-106.
- Fahrig, L., 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34, 487-515.
- Ferro, I., Morrone, J., 2014. Biogeographical transition zones: a search for conceptual synthesis. *Biological Journal of the Linnean Society* 113, 1-12.
- Fischer, J., Lindemayer, D.B., 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology y Biogeography* 16, 265-280.
- Fletcher, R.J., 2005. Multiple Edge Effects and Their Implications in Fragmented Landscapes. *Journal of Animal Ecology* 74, 342-352.

- Gascon, C., Williamson, G.B., Fonseca, G.A.B., 2000. Receding edges and vanishing reserves. *Science* 288, 1356–1358.
- Gazol, A., Tamme, R., Takkis, K., Kasari, L., Saar, L., Helm, A., Pärtel, M., 2012. Landscape- and small-scale determinants of grassland species diversity: direct and indirect influences. *Ecography* 35, 944-951.
- Godefroid, S., Koedam, N., 2003. Distribution pattern of the flora in a peri-urban forest: an effect of the city–forest ecotone. *Landscape and Urban Planning* 65, 169-185.
- Goosem, M., 2007. Fragmentation impacts caused by roads through rainforests. *Current Science* 93, 1587-1595.
- Granados, C., Serrano, D. y García-Romero, A. (2014) Efecto de borde en la composición y en la estructura de los bosques templados en la Sierra de Monte Alto, Centro de México. *Caldasia* 36(2): 269–287.
- Grau, H.R., 2004. Landscape context and local-scale environment influence regeneration of pioneer tree species in treefall gaps. *Biotropica* 36, 52-59.
- Grez, A.A., Bustamante, R., 1995. Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. *Revista Ambiente y Desarrollo* 11, 58-63.
- Harper, K.A., MacDonald, S.E., Burton, P.J., Chen, J., K.D., B., Sauners, S.C., E.S., E., Roberts, D., Jaiteh, M.S., Esseen, P., 2005. Edge Influence on Forest Structure and Composition in Fragmented Landscapes. *Conservation Biology* 19, 768-782.
- Hill, M.O., 1994. DECORANA and TWINSpan for ordination and classification of multivariate species data: a new edition, together with supporting programs, in FORTRAN 77. Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon, England.
- Hoffmeister, T.S., Vet, L.E.M., Biere, A., Holsinger, K., Filser, J., 2005. Ecological and Evolutionary Consequences of Biological Invasion and Habitat Fragmentation. *Ecosystems* 8, 657-667.
- Jongman, R.H.G., ter Braak, C.J.F., van Tongeren, O.F.R., 1995. Data analysis in community and landscape ecology, Cambridge.
- Lafortezza, R., Coomes, D.A., Kapos, V., Ewers, R.M., 2010. Assessing the impacts of fragmentation on plant communities in New Zealand: scaling from survey plots to landscapes. *Global Ecology and Biogeography*.

- Laurance, W.F., 2000. Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends Ecol Evol* 15, 134-135.
- López-Barrera, F., Armesto, J.J., Williams-Linera, G., Smith-Ramírez, C., Manson, R.H., 2007. Fragmentation and edge effects on plant-animal interactions, ecological processes and biodiversity, In *Biodiversity loss and conservation in fragmented forest landscapes: The forests of montane Mexico and temperate South America*. ed. A.C. Newton, pp. 69-101. CAB International.
- Marchand, P., Houle, G., 2006. Spatial patterns of plant species richness along a forest edge: What are their determinants? *Forest Ecology and Management* 223, 113-124.
- Matlack, G.R., 1993. Microenvironment variation within and among forest edge sites in the eastern united states. *Biological Conservation* 66, 185-194.
- McCune, B., Mefford, M.J., 2006. *PC-ORD - Multivariate Analysis of Ecological Data*, Version 5.10. MjM Software, Oregon, U.S.A - Gleneden Beach.
- Mitchell, M.G., Bennett, E.M., Gonzalez, A., 2014. Forest fragments modulate the provision of multiple ecosystem services. *Journal of Applied Ecology* 51, 909-918.
- Murcia, C., 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10, 58-62.
- Oosterhoorn, M., Kapelle, M., 2000. Vegetation structure and composition along an interior-edge-exterior gradient in a Costa Rican montane cloud forest. *Forest Ecology and Management* 126, 291-307.
- Pauchard, A., Alaback, P.B., 2006. Edge type defines alien plant species invasions along *Pinus contorta* burned, highway and clearcut forest edges. *Forest Ecology and Management* 223, 327-335.
- Pincheira-Ulbrich, J., Rau, J.R., Peña-Cortés, F., 2009. Tamaño y forma de fragmentos de bosque y su relacion con la riqueza de especies de árboles y arbustos. *Phyton, International Journal of Experimental Botany* 78, 121-128.
- Podani, J., 2000. *Introduction to the exploration of multivariate biological data*. Backhuys Publishers, Leiden.
- Ries, L., Fletcher, R.J., Battin, J., Sisk, T.D., 2004. Ecological Responses to Habitat Edges: Mechanisms, Models, and Variability Explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35, 491-522.

- Romero-Torres, M., Ramírez, A.V., 2011. Efecto de borde sobre el proceso de descomposición de hojarasca en bosque nublado. *Acta Biológica Colombiana* 16, 155-174.
- Rubio-Licona, L., Romero-Rangel, S., Rojas-Zenteno, E.C., 2011. Estructura y composición florística de dos comunidades con presencia de *Quercus* (Fagaceae) en el estado de México. *Revista Chapingo* 17, 77-90.
- Santibáñez-Andrade, G., Castillo-Argüero, S., Vega-Peña, E.V., Lindig-Cisneros, R., Zavala-Hurtado, J.A., 2015. Structural equation modeling as a tool to develop conservation strategies using environmental indicators: The case of the forests of the Magdalena river basin in Mexico City. *Ecological Indicators* 54, 124-136.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J., Margules, C.R., 1991. Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review *Conservation Biology* 5, 18-32.
- Spies, T.A., 1998. Forest structure: a key to the ecosystem. *Northwest Science* 72, 34-39.
- Stenhouse, R.N., 2004. Fragmentation and internal disturbance of native vegetation reserves in the Perth metropolitan area, Western Australia. *Landscape and Urban Planning* 68, 389-401.
- Tabarelli, W., Mantovavani, A., Peres, C., 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91, 119-127.
- ter Braak, C.J.F., 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio* 69, 69-77.
- Varela, A., Barriga, P., Ahumada, J.A., 2002. Comparación de factores abióticos relacionados con la descomposición de hojarasca entre fragmentos y no fragmentos de bosque alto andino nublado (Sabana de Bogotá, Colombia). *Ecotrópicos* 15, 185-193.
- Vogiatzakis, I.N., Griffiths, G.H., Mannion, A.M., 2003. Environmental factors and vegetation composition Lefka Ori massif, Crete, S. Aegean. *Global Ecology y Biogeography* 12, 131-146.
- Williams-Linera, G., 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panamá. *Journal of Ecology* 78, 356-373.
- Williams-Linera, G., Manson, R., Isunza, E., 2002. La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques* 8, 73-89.

Zheng, D., Chen, J., 2000. Edge effects in fragmented landscapes: a generic model for delineating area of edge influences *Ecological Modelling* 132, 175-190.

CAPÍTULO 5

IMPLICACIONES DEL EFECTO BORDE EN EL RECLUTAMIENTO DEL ENCINO

5 IMPLICACIONES DEL EFECTO BORDE EN EL RECLUTAMIENTO DEL ENCINO

5.1 INTRODUCCIÓN

La fragmentación forestal produce fragmentos de bosque que son cada vez más pequeños y aislados, generando amplias áreas de borde haciendo de este hábitat el más dominante en el paisaje (Laurance *et al.* 2007). Los bordes del bosque están expuestos a las condiciones que prevalecen en la matriz circundante, modificando procesos ecológicos inherentes a los ecosistemas forestales (Murcia 1995; Fagan *et al.* 1999; Sarlöv 2001). Algunas especies encuentran que las condiciones en los bordes del bosque no son adecuadas para la reproducción o la supervivencia, incluidas las especies de árboles con limitaciones de reclutamiento (Lawesa *et al.* 2007; Zhang *et al.* 2016). En contraste, otras especies pueden beneficiarse del borde del bosque, generando cierta tolerancia al borde, principalmente en bosques tropicales caducifolios y templados (Fonderflick *et al.* 2013; Edwards *et al.* 2014). Por lo tanto, el efecto de borde varía considerablemente entre las especies, dependiendo de los atributos de las especies, los procesos ecológicos y las propiedades del ecosistema.

Los bosques templados están particularmente amenazados por la pérdida, la fragmentación y la degradación del hábitat, lo que tiene un fuerte impacto en la estructura demográfica y genética de las poblaciones de encino (Valencia 2004; Vakkari *et al.* 2006; Costa *et al.* 2014; Block y Meave 2015; Ortego *et al.* 2015). Se sabe que el efecto de borde influye en el reclutamiento y la dinámica de los bosques templados de encinos (*Quercus spp.*) (López-Barrera y Manson 2006), al disminuir la dispersión de semillas y aumentar la depredación en los remanentes forestales, además de enfrentar una disminución en la supervivencia y el crecimiento de plántulas, brinzales y adultos (Condeso y Meentemeyer 2007; Lhotka y Stringer 2013; Maldonado-López *et al.* 2015; Moran-López *et al.* 2015).

Los estudios en bosques templados de encinos sugieren un aumento de la germinación de las semillas de encino, así como la supervivencia y el crecimiento de las plántulas (López-Barrera

y Manson 2006), cerca de los bordes de fragmentos de bosque rodeados por una matriz abierta (García-Romero 2001). Aunque estos estudios han descrito un mayor reclutamiento de encinos a lo largo de los bordes del bosque, una comprensión profunda del efecto del borde en un bosque fragmentado dominado por encinos requiere evaluar cómo este efecto interactúa con múltiples características del paisaje (Harper *et al.* 2005; Ewers y Didham 2006; Laurance *et al.* 2007). La fragmentación de los bosques dominados por encinos causa una variación considerable en las condiciones del hábitat a lo largo del paisaje, y el reclutamiento de encinos depende de la capacidad de los brotes y las plántulas para soportar fluctuaciones microclimáticas extremas debido a la exposición del borde a la matriz externa, así como a su resiliencia a eventos de perturbación forestal (Asbjornsen *et al.* 2004). Aunque algunos estudios han abordado la importancia de los factores a escala del paisaje para favorecer o retrasar la regeneración del encino en bosques templados (Williams-Linera 1990; Harper *et al.* 2005), pocos estudios han abordado la base mecanicista del efecto del borde en el reclutamiento del encino desde una perspectiva del paisaje (Cadenasso *et al.* 2003; Villaseñor *et al.* 2015; Ruffell y Didham 2016). De hecho, la abundancia de árboles jóvenes de encino a lo largo de los bordes del bosque puede depender de varias características a escala del paisaje:

Geometría del fragmento

El efecto de borde puede variar con el tamaño y la forma de los fragmentos (Mancke y Gavin 2000; Collinge y Palmer 2002). A medida que disminuye el tamaño del fragmento, el efecto de borde puede verse influido cada vez más por los fenómenos ecológicos que prevalecen en fragmentos pequeños, como las condiciones climáticas fluctuantes y el mayor riesgo de extinción de la población (Fletcher *et al.* 2007), que puede ser particularmente perjudicial para las plántulas de encino (Asbjornsen *et al.* 2004). En los fragmentos de forma compleja, el efecto de borde podría reforzarse por la proximidad a múltiples límites (Porensky y Young 2016).

Conectividad de fragmentos

Las especies sensibles a los bordes pueden experimentar una conectividad funcional reducida en paisajes fragmentados (Tischendorf y Fahrig 2000; Zurita *et al.* 2012). Sin embargo, la influencia de la conectividad del paisaje sobre el efecto de borde varía entre las especies y los procesos ecológicos (Pe'er *et al.* 2011). Por ejemplo, para las especies de árboles más tolerantes,

la magnitud del efecto de borde puede aumentar la cantidad de semillas dispersadas que reciben de fragmentos vecinos (Nascimento *et al.* 2006; Porensky y Young 2016). En el caso de los encinos, el gran tamaño de las bellotas hace que la dispersión de larga distancia dependa de los animales que se dispersan sus semillas (Battaglia *et al.* 2008) como los pequeños mamíferos y aves, cuyo movimiento puede estar restringido en fragmentos no conectados (Ramos-Palacios *et al.* 2014; García-Hernández *et al.* 2016). Además, una matriz dominada por hábitats alterados o tierras de uso intensivo podría restringir el movimiento de agentes dispersantes (Haynes y Cronin 2006; Öckinger *et al.* 2012), lo que afectaría la dispersión de semillas y la herbivoría (López-Barrera y Manson 2006), y la fuerza del efecto de borde en el reclutamiento del encino (Lhotka y Stringer 2013). Por ejemplo, las áreas agrícolas abiertas pueden ser percibidas como un hábitat hostil por los animales que dispersan bellotas (Hansson 1998), pero también pueden aumentar las tasas de remoción de bellotas en los bordes del bosque por parte de animales generalistas del hábitat (Lopez-Barrera *et al.* 2005).

Composición del paisaje

La cantidad de bosque en el paisaje y el tipo de hábitats (matriz) que rodean los fragmentos de bosque pueden influir en el efecto de borde a través de sus impactos en la dispersión, la disponibilidad de recursos y el ambiente abiótico (Benítez-Malvido *et al.* 2014; Porensky y Young 2016). A medida que la cantidad de bosque disminuye en el paisaje, la importancia de algunos impulsores bióticos o abióticos del efecto borde puede aumentar o disminuir, como los depredadores generalistas de nidos o los dispersores de semillas dependientes del bosque, respectivamente (Vergara *et al.* 2010). Por otro lado, las tasas de movimiento y la abundancia de la población tienden a aumentar a medida que la matriz antropogénica se vuelve más diversa, promoviendo así "límites suaves" adecuados y permeables (López-Barrera *et al.* 2005; Watling *et al.* 2011; Granados *et al.* 2014). Los organismos generalmente responden de manera no lineal a todos estos aspectos de la composición del paisaje, en particular a la pérdida de hábitat, mostrando umbrales críticos asociados con rasgos específicos de la especie, como la capacidad de dispersión o la sensibilidad del borde (Swift y Hannon 2010; Santibañez- Andrade *et al.* 2018).

En este estudio, se evaluó el efecto de borde en el reclutamiento de seis especies de encino (*Q. crassifolia*, *Q. crassipes*, *Q. laeta*, *Q. laurina*, *Q. obtusata*, *Q. rugos*) en fragmentos de bosque en la periferia de la Ciudad de México. Los bosques de encinos que rodean la Ciudad de México han experimentado una fragmentación acelerada debido a la sustitución de bosques nativos por tierras agrícolas y, más recientemente, por áreas periurbanas y otros usos del suelo (García-Romero 2001; Rzedowski y Rzedowski 2005). Los fragmentos de bosques encinos exhiben una estructura de vegetación contrastante, con la presencia de un ecotono distintivo en los primeros 50 a 100 m desde el borde, que se caracteriza por comunidades más diversas y densas, aunque con la menor abundancia de especies nativas de ambientes de interior menos alterados (Granados *et al.* 2014; Santibañez- Andrade *et al.* 2018). Se exploró cuantitativamente la relación entre el efecto de borde en brinzales de encino y la geometría y conectividad de los fragmentos forestales, así como la composición del paisaje en general.

5.2 METODOLOGÍA

5.2.1 Muestreo

El efecto de borde en brinzales de las seis especies de encino se analizó en 29 fragmentos de bosque con un tamaño de 1.8 a 111.8 ha. Cada fragmento fue homogéneo en la fisonomía y composición de la vegetación. Se utilizaron un sistema de información geográfica y el software FRAGSTATS v.4 (McGarigal *et al.* 2012) para estimar las propiedades de la geometría del fragmento (tamaño y forma), la conectividad del fragmento y la composición del paisaje (cobertura forestal y diversidad de matriz).

Para la expresión de la forma del fragmento utilizó el índice de forma de Patton, adaptado por Laurance y Yensen (1991). Esto cuantifica la complejidad de la forma del fragmento cuando se compara con un fragmento circular del mismo tamaño; los valores más grandes del índice de forma de Patton indican una mayor complejidad de la forma (Figura 5.1). La conectividad del fragmento se estimó como la distancia euclidiana al fragmento de bosque de mayor tamaño más cercano (es decir, >31 ha), bajo el supuesto de que los fragmentos grandes actúan como fuentes de inmigrantes o influyen en los procesos ecológicos en fragmentos más pequeños (Figura 5.1). El porcentaje de cobertura forestal se estimó dentro de un búfer circular de 250m centrado en la intersección entre cada transecto borde-interior y el borde del fragmento (Figura 5.1). Para controlar los efectos de las actividades humanas en el entorno de los fragmentos, cuantificamos

la distancia de las parcelas de muestreo desde el asentamiento más cercano y la carretera pavimentada. Además, cada fragmento se caracterizó en términos de altitud media, pendiente media del terreno y exposición a la pendiente.

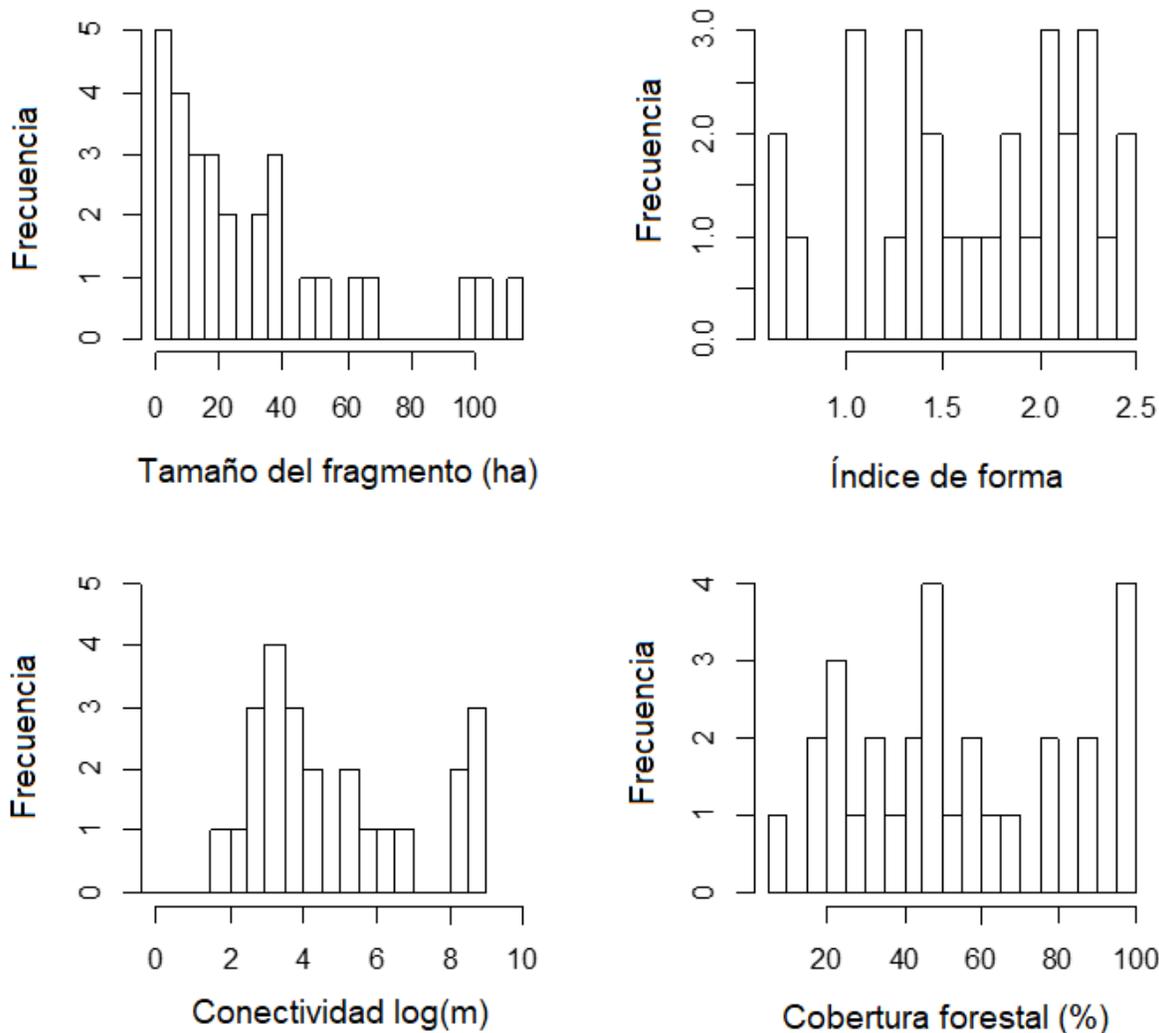


Figura 5.1 Histogramas de frecuencia para el tamaño, índice de forma, conectividad y cobertura forestal de los 29 fragmentos de bosque templado dominado por encinos.

Tabla 5.1 Geometría de fragmentos (tamaño y forma), conectividad de fragmentos y composición del paisaje (cobertura forestal y diversidad de matriz), en 29 fragmentos de bosque templado.

Fragmento	Tamaño (ha)	Índice de forma de Patton	Conectividad (m)	Cobertura forestal (%)	Diversidad de matriz
1	38.9	1.39	76.9	53.5	2
2	39.6	2.43	0.0	40.6	2
3	30.2	1.58	663.5	56.3	3
4	2.8	0.67	7252.1	29.7	3
5	6.3	2.15	6850.8	30.2	4
6	15.5	1.33	13.3	78.7	2
7	21.7	1.92	0.1	95.8	3
8	104.8	2.06	6467.1	86.4	2
9	66.2	2.23	3850.2	21.5	3
10	20.6	1.40	0.1	95.1	2
11	99.5	0.79	0.1	88.8	2
12	62.6	0.69	22.1	100.0	1
13	1.8	1.07	38.2	17.7	3
14	17.6	1.06	12.7	75.2	4
15	14.3	2.08	185.4	5.9	2
16	7.2	1.88	192.4	17.3	3
17	2.1	1.76	12.7	42.2	2
18	17.1	1.32	272.4	48.9	2
19	3.2	1.01	8.9	45.9	2
20	111.8	2.17	0.1	100.0	1
21	32.1	2.22	6.5	56.4	2
22	9.9	2.08	34.6	22.7	2
23	3.3	1.40	39.8	22.1	2
24	37.3	2.24	3050.5	63.6	2
25	14.9	2.50	28.9	66.7	2
26	54.5	1.84	931.4	46.2	2
27	7.4	1.30	22.1	35.0	2
28	46.0	2.30	25.2	46.1	2
29	10.8	1.69	64.9	35.0	2

En cada fragmento de estudio, se estableció un transecto borde-interior (29 transectos en total), perpendicular al borde del bosque, desde el borde hasta el centroide del fragmento. Dependiendo de la forma y el tamaño del fragmento, las longitudes de los transectos variaron entre 50 y 250 m (Tabla 5.1). A lo largo de cada transecto, establecimos parcelas de 10 m x 2 m (20 m²), con un número de parcelas por transecto que varía de 5 a 25, dependiendo de la longitud del transecto (un total de 325 parcelas). Cada parcela de muestreo a lo largo de un transecto se consideró como una observación independiente para fines de análisis estadístico. La

introducción de un término espacialmente autorregresivo en los modelos nos permitió explicar la independencia entre parcelas vecinas. En cada parcela de muestreo, se cuantificó la estructura de la vegetación y la regeneración de las especies de encino. La regeneración de las especies de *Quercus* se midió contando el número de brinzales presentes en la parcela; es decir, tallos de 5 m de altura y 10 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP), según lo propuesto por Peña-Ramírez *et al.* (2013). Cuando fue necesario, se identificaron brinzales de encino a nivel de especie mediante comparación con especímenes de herbario. En cada parcela, también medimos el área basal (m^2 / ha), la cobertura del dosel (%) y la densidad de los árboles (n / ha) porque estas variables estructurales podrían afectar el reclutamiento de árboles al modificar la temperatura, el régimen de luz y las propiedades del suelo.

5.2.2 Análisis de los datos

Se utilizaron Modelos Aditivos Generalizados (GAM) para evaluar el efecto del borde en la abundancia de brinzales de encino. Los GAM proporcionan un marco flexible para tratar relaciones no lineales y suaves entre la respuesta y los predictores, cuyas aplicaciones incluyen la evaluación de un gradiente borde-interior para cada taxón (Hofmeister *et al.* 2013; Justino *et al.* 2016). La abundancia de brinzales de encino se modeló como una regresión Poisson inflado con ceros (Zero Inflated Poisson, ZIP) en vista de los altos números de conteos cero (> 50% de las parcelas no tenían brinzales; Tabla 5.2). Los modelos ZIP corrigieron los problemas de exceso de cero considerando los conteos de cero como posibles realizaciones de dos variables latentes independientes: la abundancia media de brinzales en cada parcela i (λ_i) y la probabilidad de presencia potencial de brinzales en cada parcela (p_i) (Zuur *et al.* 2009). Sin embargo, no se pudo modelar la abundancia de especies de encinos individuales con una distribución ZIP porque el número de brinzales era bajo (Tabla 5.2). Exploramos los posibles problemas de sobredispersión al estimar el parámetro de dispersión (θ) de los modelos de Cero-inflado Binomial Negativa, como está disponible en el paquete R glmmTMB v. 0.2.0 (Brooks *et al.* 2017). El parámetro θ se puede interpretar como una medida inversa de la agregación en los datos del recuento biológico, con $\theta < 1$ que indica que los conjuntos de datos están muy sobredispersados y proporcionan un argumento en contra del uso de la regresión de Poisson (White y Bennetts 1996). Por lo tanto, estos modelos utilizaron el número total de brinzales de encino en cada parcela como variable de respuesta (Tabla 5.2).

Tabla 5.2. Distribución de brinzales en parcelas y transectos, incluyendo frecuencia (5) y abundancia (número de brinzales / parcelas).

Especies	Frecuencia (%)		Abundancia
	Transectos (n= 29)	Parcelas (n= 330)	
<i>Q. crassifolia</i>	27.59	15.57	0.10
<i>Q. crassipes</i>	20.69	11.32	0.07
<i>Q. laeta</i>	10.34	3.30	0.02
<i>Q. laurina</i>	20.69	3.77	0.02
<i>Q. obtusata</i>	51.72	56.13	0.36
<i>Q. rugosa</i>	24.14	9.91	0.06

Los GAM se corrieron con el paquete mgcv (Wood 2017) de R 3.4.2 (R Core Team 2017) y ajustaron la opción “ziplss”. Se utilizó variables a nivel de parcela de la estructura del hábitat para modelar la presencia de brinzales de encinos porque estas variables podrían influir en el reclutamiento dentro de fragmentos independientemente de la distancia al borde (Santibañez-Andrade *et al.* 2018). Por lo tanto, especificamos p_i como una función del Modelo Logit de variables de nivel de parcela, incluyendo área basal, cobertura de dosel y densidad de árboles. Se modeló λ como una función de enlace exponencial de la interacción entre la distancia de borde y las variables a nivel de paisaje (Tabla 5.3). El modelo global que contiene todos los predictores se puede escribir como:

$$\log(\lambda_i) = \beta_0 + \sum_{j=1}^J \beta_j Y_j + s(E_i) + \sum_{k=1}^K s(E_i) \times X_k + \omega N_i$$

donde β_0 es un intercepto; β_j es un coeficiente para los efectos lineales de las variables J asociadas con las actividades humanas; $s(E_i)$ es una función suave no paramétrica de la distancia al borde en la parcela i ajustada como un eje de regresión cúbica. Los términos de interacción $s(E_i) \times X_k$ representan funciones uniformes independientes (aditivas) de la distancia al borde, pero evaluadas para cada nivel k^{th} de las variables del paisaje, X_k , hipotetizado como una

influencia en el efecto de borde. Para facilitar la interpretación de los términos de interacción, las variables a nivel de paisaje se discretizaron en dos y tres categorías, evitando así complejos gráficos de interacción (Wood 2017). La forma (Shape Index) y el tamaño del fragmento (Size), la cubierta forestal (Forest cover) y la diversidad de la matriz (matrix diversity) se discriminaron según su distribución en cuartiles a nivel del fragmento (Tabla 5.3). La determinación de la conectividad (Connectivity) de los fragmentos como conectados o desconectados se basó en la media de una distribución exponencial ajustada de los datos de distancia (Tabla 5.3). La elección entre distinguir dos o tres niveles se realizó al comparar el rendimiento de los modelos con estas dos opciones. Por lo tanto, obtuvimos un análisis equilibrado, con niveles de factores que tienden a estar representados por igual en los fragmentos (Tabla 5.3). Si bien estos niveles de conectividad, forma y tamaño del fragmento fueron arbitrarios y dependían del paisaje, sus interacciones significativas con el efecto de borde se interpretaron en términos reales (es decir, la probabilidad de que el efecto de borde se produzca cuando se produce un cambio en el tamaño, la forma o conectividad). Aunque el paquete *mgcv* no ofrece la opción de incluir estructuras de error en los modelos ZIP, incluimos un parámetro autorregresivo de primer orden (ω) que representa el efecto de la densidad media de brinzales [es decir, la media (N_j), para $j = i$] en las parcelas vecinas (Figura 5.2). La autocorrelación espacial positiva y significativa de los residuos (medida por el estadístico I de Moran) entre las parcelas vecinas disminuyó y se volvió no significativa ($p > 0.20$) cuando el término autocovariable se incluyó en el modelo (Figura 5.3).

Tabla 5.3 Variables de configuración y composición del paisaje y sus respectivas categorías utilizadas para tener en cuenta los efectos de borde en el reclutamiento de brinzales de encino.

Variable	Categoría 1	Rango	n	Categoría 2	Rango	n	Categoría 3	Rango	n
Size (ha)	Chicos	1.8–31.0	17	Grandes	31.0–111.8	12			
Shape Index	Regulares	0.7–1.7	14	Irregulares	1.7–2.5	15			
Connectivity	Conectados	10.0–1038.7	23	Desconectados	1038.7–6850.8	6			
Forest cover (%)	Bajo	5.8–30.2	8	Medio	30.2–75.2	8	Alto	75.2–100	13

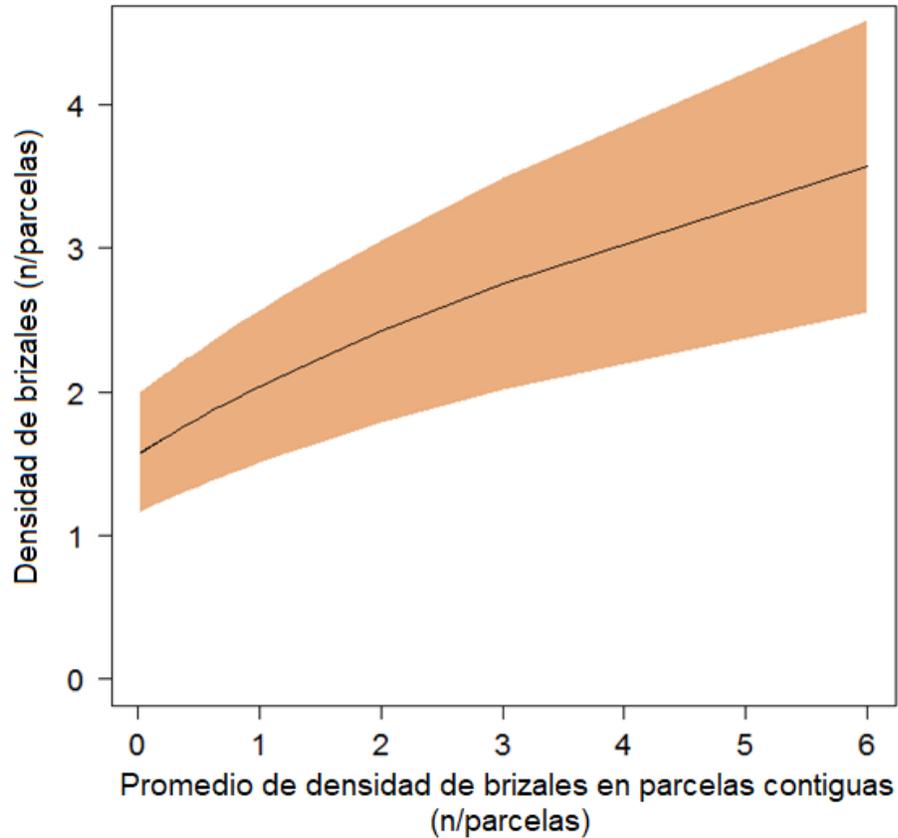


Figura 5.2 Densidad de brinzales de encino (n/parcela) en función de un término autocovariado que cuantifica el número medio de brinzales en parcelas vecinas de primer orden. Este efecto espacial (transformado logarítmicamente) se incluyó como una función uniforme en los Modelos de aditivos generalizados (GAM), lo que explica la dependencia espacial en la densidad de brinzales.

Los modelos se evaluaron de acuerdo con el criterio de información de Akaike (AIC). La estimación de la efectividad de los grados de libertad de suavizar las funciones de spline utilizó el criterio de validación cruzada generalizada (GCV). Se estableció el parámetro de dimensión de base (k) en 6 para limitar los grados de libertad y evitar el sobreajuste. Para cada función suavizada, se informó los grados de libertad efectivos (edf), que reflejan la cantidad de curvatura permitida en la spline, con valores ~ 1.0 que indican que la función suave es lineal. La bondad de ajuste de cada GAM se evaluó en función de la desviación explicada ($R^2 = 1 - \text{desviación residual} / \text{desviación nula}$), las estadísticas de Chi cuadrado que verificaron las diferencias de desviación con el modelo nulo y las gráficas de residuos (Figura 5.4). Para reducir la

multicolinealidad, no se incluyeron las variables explicativas correlacionadas ($r > 0,60$) en el mismo modelo y se excluyeron las variables con factores de variación inflada > 4 (Tabla 5.4). La selección del modelo tenía cuatro pasos. Primero, se construyeron un conjunto de modelos no lisos para obtener la densidad media (λ) de brinzales, cada modelo contenía una combinación única de variables lineales, incluida la distancia desde el asentamiento más cercano y la carretera pavimentada, así como las variables físicas de los fragmentos. En este paso, también se especificó la probabilidad de presencia (p) en función de las variables estructurales de la vegetación. Las variables de predicción incluidas en estos modelos mejor admitidos ($\Delta AIC < 2$) fueron conservándose en los modelos posteriores. En segundo lugar, se modeló la densidad media de brinzales (λ) utilizando una función spline de suavizado univariable de la distancia al borde, $s(E_i)$. Dicho modelo no interactivo se interpretó como evidencia de un efecto de borde independientemente de la configuración y composición del paisaje. En tercer lugar, se desarrolló un conjunto de modelos candidatos que combinan posibles interacciones por pares de funciones de distancia al borde con variables a escala de paisaje, $s(E) \times X$, pero que también incluyen la función no interactiva explicada anteriormente. Finalmente, se interpretó visualmente las propiedades espaciales del efecto de borde (forma, conectividad y extensión) (Strayer et al. 2003) a partir de los GAM mejor soportados utilizando gráficos de residuales parciales, que son apropiados para modelos complejos con múltiples predictores (Jones y Wrigley 1995).

5.3 RESULTADOS

Los GAM que explican la densidad de los brinzales de encino soportaron un efecto de borde no lineal y mediado por el paisaje, incluidas las interacciones de la distancia al borde con la conectividad, la forma y el tamaño del fragmento (Tabla 5.5). El modelo mejor soportado mostró valores reducidos de GCV, desviaciones significativamente más bajas que el modelo nulo y un peso AIC sumado de 0.95 (Tabla 5.4). Además, el parámetro de dispersión (θ) para este GAM mejor soportado fue de 1.58, lo que indica que no hay sobredispersión. En contraste, el modelo que contiene el efecto no interactivo de la distancia al borde ($\Delta AIC = 29.59$) tenía un peso AIC cercano a 0, mientras que el modelo que contenía el efecto no lineal de la distancia al borde ($\Delta AIC = 128.21$) también tenía un peso AIC cercano a 0 (Tabla 5.5).

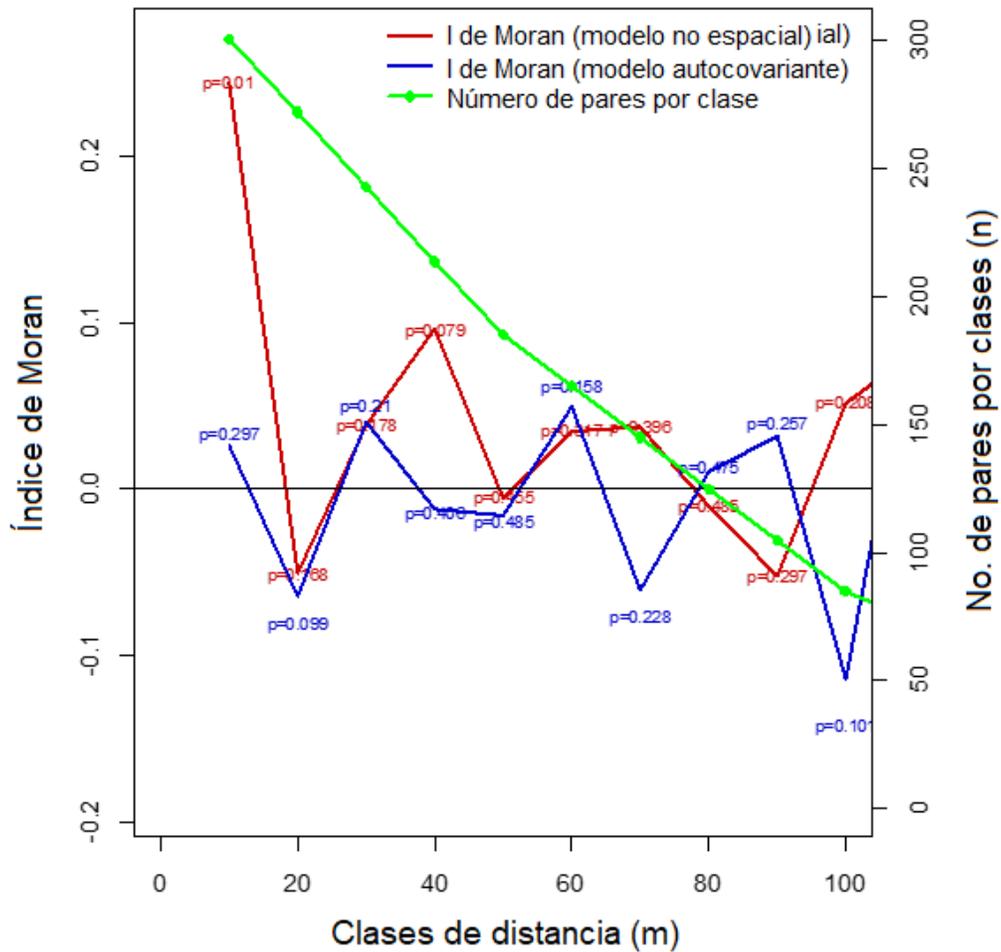


Figura 5.3 Correlogramas (I de Moran) de los residuos de los GAM no espaciales y autocovariantes informados en la Tabla 5.4. El nivel de significación de la I de Moran se obtuvo a partir de 1000 permutaciones aleatorias de los datos.

La densidad de árboles brinzales también respondió a las variables locales de hábitat a nivel de parcela. La densidad de brinzales se asoció de manera positiva y significativa con la distancia al asentamiento / carretera pavimentada más cercana (coeficiente \pm SE, 0.0002 ± 0.000 ; $p=0.001$;) y cobertura de robles adultos (1.80 ± 0.42 ; $p=0.001$; Tabla 5.5), mientras que de manera negativa se asoció al área basal del encino (-7.86 ± 1.59 ; $p=0.001$; Tabla 5.5). La probabilidad (p) de presencia de brinzales aumentó significativamente al aumentar la cobertura de encinos en la parcela (0.45 ± 0.19 ; $p=0.001$), pero también disminuyó con el área basal de encinos en la parcela (-1.65 ± 0.78 ; $p=0.005$).

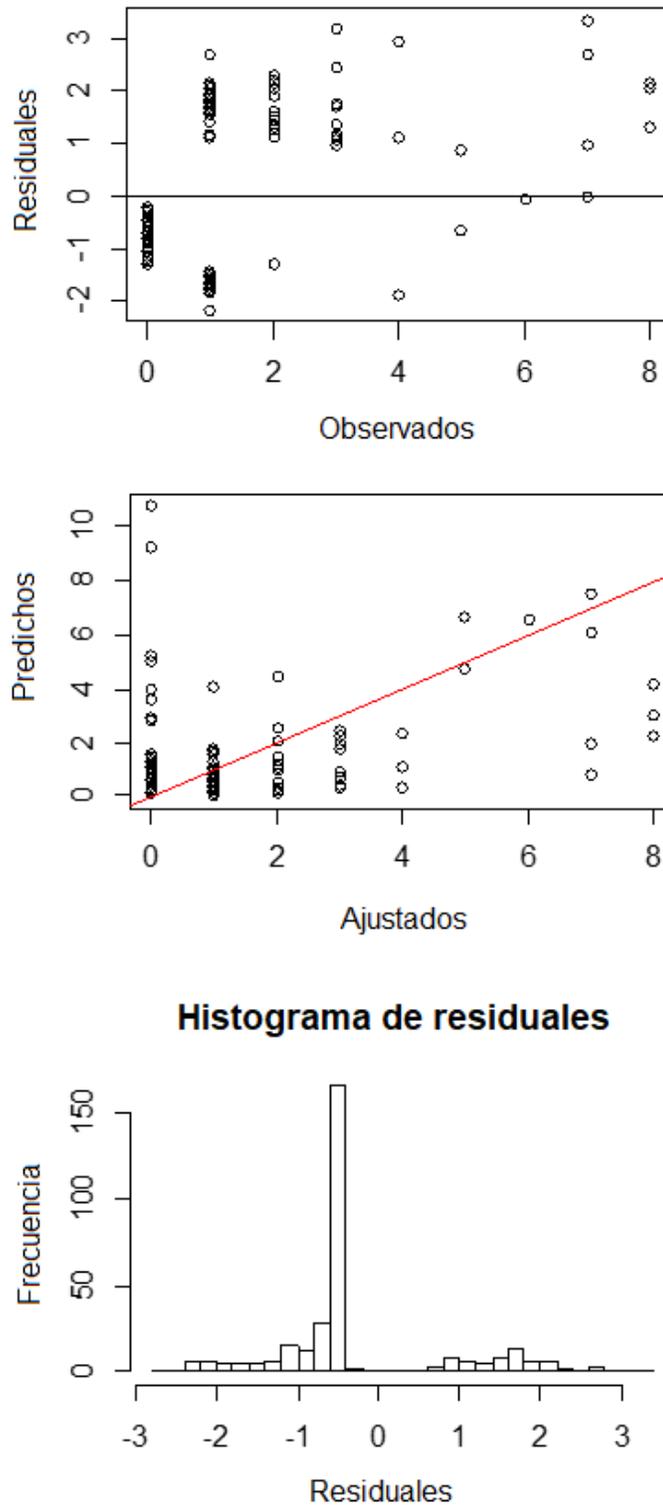


Figura 5.4 Diagramas de diagnóstico para el GAM con el mejor soporte en la Tabla 3, incluidos los datos de residuos versus datos observados, valores predichos vs. ajustados e histograma de frecuencia de residuos.

Tabla 5.4 Factores de variación inflada y correlaciones de Spearman por pares entre los predictores de GAM.

	Distancia al borde	Forma	Conectividad	Cobertura forestal	Diversidad de matriz	Dosel arbóreo	Área basal	Distancia al camino	VIF
Distancia al borde	1								1.09
Forma	-0.06	1							1.17
Conectividad	-0.08	0.45	1						1.16
Cobertura forestal	0.34	-0.44	-0.61	1					1.24
Diversidad de matriz	-0.27	0.08	0.26	-0.59	1				1.18
Dosel arbóreo	-0.4	-0.13	-0.09	-0.13	-0.04	1			3.43
Área basal	-0.4	-0.13	-0.09	-0.13	-0.04	0.56	1		3.42
Distancia al camino	-0.49	-0.37	0.18	-0.45	0.43	-0.16	-0.16	1	1.31

VIF= Factores de variación inflada.

Tabla 5.5 Conjunto de GAM candidatos que representan la densidad de brinzales de encino, con un peso acumulado del 99%. Las interacciones entre el efecto de borde y la configuración de paisaje y las variables de composición se especifican mediante funciones suaves multiplicadas por cada variable.

Modelos	GCV	AIC	ΔAIC	R^2	Weight ^a
$s(Dist) \times Shape + s(Dist) \times Connec + s(Dist) \times Size + CV + BA + DRS$	308.14	581.03	0.00	0.47	95.49***
$s(Dist) \times Forest + s(Dist) \times Diversity + CV + BA + DRS$	303.61	589.89	8.86	0.45	1.14***
$s(Dist) \times Connec + s(Dist) \times Shape + CV + BA + DRS$	311.32	590.4	9.37	0.45	0.88***
$s(Dist) \times Shape + s(Dist) \times Forest + s(Dist) \times Size + CV + BA$	311.06	590.52	9.49	0.45	0.83***
$s(Dist) \times Shape + s(Dist) \times Connec$	309.12	590.84	9.81	0.44	0.71***
$s(Dist) + CV + BA + DRS + SLP$	323.15	601.14	20.11	0.42	0.00*
$Dist + CV + BA + DRS + SLP$	362.13	708.32	127.29	0.28	0.00

GCV valor de validación cruzada generalizada, AIC criterio de información de Akaike, ΔAIC diferencia del AIC del mejor modelo, R^2 desviación explicada (%), Weight peso del AIC.

Predictores: $s(Dist)$ efecto de borde con respecto a las variables de paisaje “ $s(E_i)$ ”, $Dist$ distancia al borde, $Shape$ índice de forma del fragmento, $Connec$ conectividad del fragmento, $Size$ tamaño del fragmento, CV cobertura arbórea en la parcela, BA área basal en la parcela, DRS distancia al asentamiento más cercano y camino pavimentado, SLP pendiente del terreno.

Significancia de la prueba de Chi cuadrado que compara la desviación del modelo con la desviación nula.

0 ‘***’ 0,001 ‘**’ 0,01 ‘*’ 0,05 ‘.’ 0,1 ‘’

La interacción significativa entre la distancia al borde y el tamaño del fragmento (es decir, $s(Dist) \times Size$; Tabla 5.6) reveló que la densidad de brinzales tenía un patrón espacial relativamente similar entre fragmentos pequeños y grandes dentro de los primeros 50 m desde el borde, en ambos casos exhibiendo un máximo local a 50 m desde el borde, con densidades más bajas en el límite (Figura 5.5). Los fragmentos grandes mostraron una reducción constante en la densidad de brinzales hacia el interior del fragmento, mientras que la densidad de retoños en fragmentos pequeños tuvo una tendencia a aumentar a distancias mayores de 100 m desde el borde (Figura 5.5). La interacción significativa ($s(Dist) \times Shape$) proporcionó evidencia del efecto de borde solo en fragmentos de forma simple (Tabla 5.6), con una densidad de brinzales que aumenta linealmente hacia el interior de los fragmentos (Figura 5.5). La interacción significativa entre la distancia de borde y la conectividad (es decir, $s(Dist) \times Connec$) reveló que la densidad de brinzales en fragmentos conectados aumentó no linealmente hacia el interior del fragmento (Figura 5.5; Tabla 5.6). Específicamente, la densidad de brinzales fue más baja en el límite del fragmento, mostrando un aumento de la pendiente de los bordes a las parcelas interiores; la densidad de brinzales alcanzó un máximo local y se estabilizó a ca. 70 m desde el borde, pero aumentado en las parcelas interiores de los fragmentos (>150 m desde el borde) (Figura 5.5). Sin embargo, la incertidumbre de los modelos predictivos tendió a aumentar hacia áreas internas (>150 m desde el borde) de fragmentos grandes, de forma simple y conectados, como se evidencia en las regiones de confianza de la Figura 5.5.

Tabla 5.6 Funciones suavizadas incluidas en el modelo de abundancia del mejor GAM soportado reportado en la Tabla 5.5, incluyendo los grados efectivos de libertad (edf) y los p -value de χ^2 .

Funciones suavizadas	edf	χ^2	p
$s(Dist) \times$ Fragmentos pequeños	4.1	24.66	0.000***
$s(Dist) \times$ Fragmentos largos	2.3	19.18	0.000***
$s(Dist) \times$ Fragmentos de forma simple	0.9	11.20	0.000***
$s(Dist) \times$ Fragmentos de forma compleja	0.0	0.00	0.355
$s(Dist) \times$ Fragmentos conectados	4.1	18.91	0.000***
$s(Dist) \times$ Fragmentos desconectados	0.0	0.00	0.249

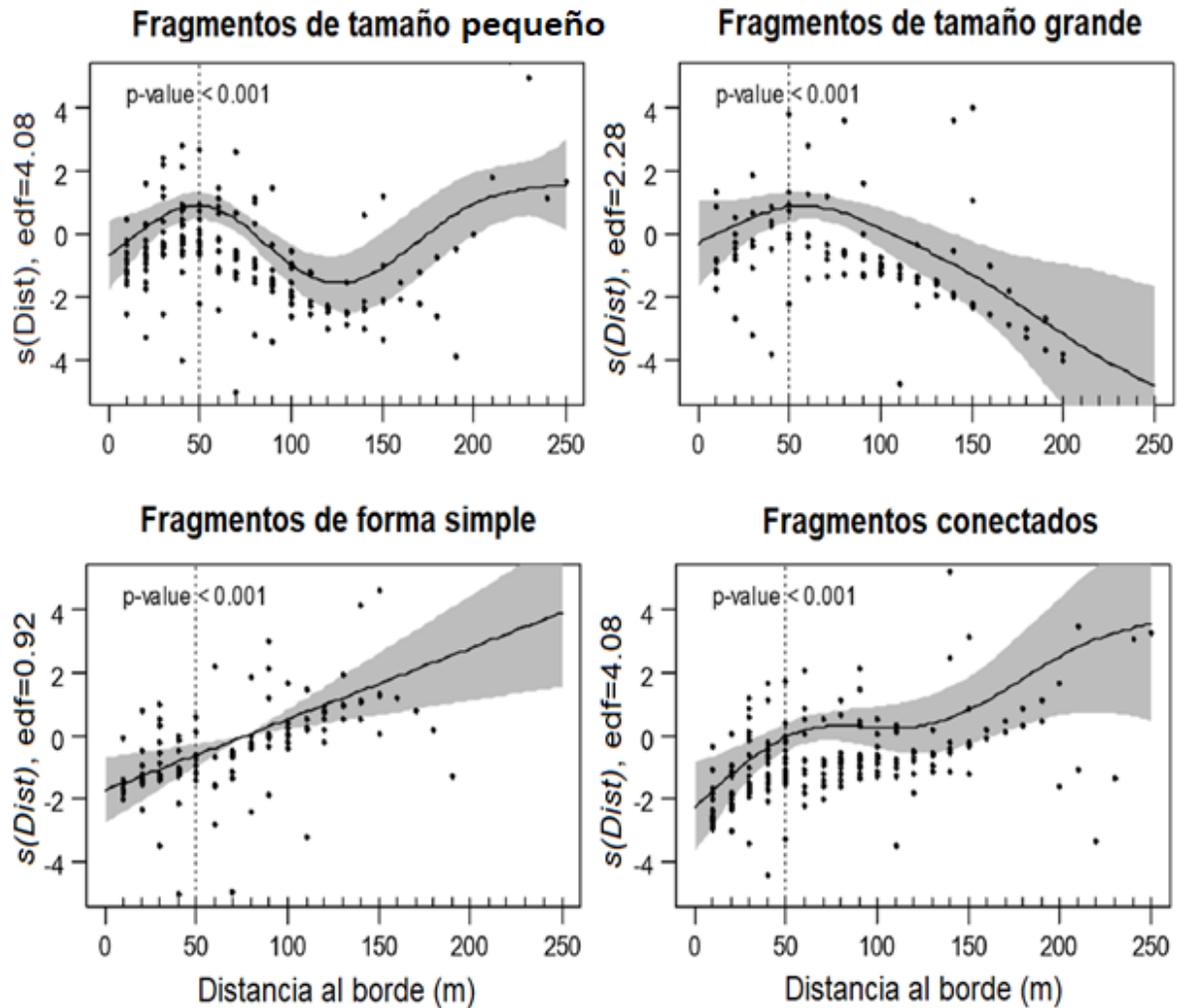


Figura 5.5 Diagrama de funciones suavizadas ajustadas (*Smooth*) de modelos aditivos generalizados multivariados (GAM) para el efecto de borde en la densidad de brinzales para fragmentos de tamaño pequeño, fragmentos de tamaño grande, fragmentos de forma simple y fragmentos conectados. Los residuos parciales de GAM para la densidad de brinzales están superpuestos. Las líneas continuas son el modelo predicho por GAM, el área sombreada representa el IC del 95%, la línea de trazos vertical representa los primeros 50 m de efecto de borde en la estructura de la vegetación mostrada por Granados et al. (2014), y más recientemente por Santibañez-Andrade et al. (2018).

5.4 DISCUSIÓN

Los resultados demostraron que el efecto de borde no es lineal, sino que surge de su interacción con los procesos ecológicos a escala del paisaje. Esto implica que el efecto de borde debe considerarse como una característica distintiva de ciertos tipos de fragmentos en lugar de generalizarse a todos los fragmentos en el paisaje. Los hallazgos son consistentes con otros estudios que muestran el efecto de borde como un fenómeno ecológico inherente a algunos tipos de fragmentos (Cadenasso y Pickett 2000; Fletcher et al. 2007; Laurance et al. 2007). En el presente estudio, los fragmentos de bosque no solo se diferían en la presencia o ausencia del efecto de borde, sino que también mostraban una forma y extensión distintivas y cambiantes según la geometría y la conectividad del fragmento. De hecho, las funciones suavizadas del GAM mejor soportado, predijeron que la densidad de brinzales de encinos muestra una tendencia creciente en los primeros 50–70 m desde el borde, con una disminución más allá de ese punto. Este hallazgo es similar al descrito para la composición del hábitat (Riqueza de especies) y estructura (Altura del árbol, DAP) (Cadenasso y Pickett 2000; Lopez-Barrera et al. 2005; Granados et al. 2014).

Aunque las especies de encinos muestran diferencias específicas de especies en la supervivencia y el crecimiento, se ha encontrado una respuesta positiva a las condiciones ambientales que prevalecen a 50 m del borde de varias especies de robles (Condeso y Meentemeyer 2007; Maldonado-López et al. 2015; Morán -López et al. 2015). En este estudio, describimos el efecto de borde para las seis especies de encinos más comunes presentes en un paisaje fragmentado, identificando los impulsores a escala del paisaje para el reclutamiento de estas especies o las dominantes, que pueden contribuir en gran medida a la recuperación de la cubierta del dosel, área basal o biomasa forestal en ecotones de borde (Fonderflick et al. 2013).

La concentración de brinzales de especies de encinos cerca de los bordes (~ 50 m) tanto en fragmentos de distintos tamaños, así como en fragmentos conectados, apoya la idea de que algunas especies obtienen beneficios de los cambios físico en los bordes del bosque (Murcia 1995; Fagan et al. 1999; Cadenasso y Pickett 2000). Esta situación es particularmente notable en el caso de algunas especies dominantes, como *Q. obtusata*, que aparentemente prefieren ambientes abiertos (López-Barrera et al. 2005; Granados et al. 2014). El aumento del reclutamiento de brinzales de *Q. obtusata* cerca de los bordes sugiere una tendencia en la predominancia de esta especie en los bordes del bosque.

Los bordes pueden ser particularmente adecuados para los brinzales de encino al proporcionarles una mayor exposición a la luz y al calor que entra por el borde (Lhotka y Stringer 2013; Mitchell *et al.* 2014). Este microclima particular en los bordes podría mejorar la supervivencia de las flores y las bellotas (Pérez-López *et al.* 2013), así como promover el establecimiento y el crecimiento de plantas de semillero y árboles jóvenes (Lopez-Barrera *et al.* 2005). Además, la cubierta densa del dosel cerca de los bordes podría proporcionar un refugio adicional para las semillas y las plántulas, protegiéndolas de las condiciones secas y al mismo tiempo suprimiendo el establecimiento de otras especies de plantas que compiten por la luz, el espacio, el agua o los nutrientes (Murcia 1995; Guevara *et al.* 2004; Pérez-López *et al.* 2013). A la inversa, las condiciones del hábitat que prevalecen en el interior de los fragmentos favorecerían a las especies tolerantes a la sombra, limitando el establecimiento de brinzales de encino. Considerando estos argumentos, los encinos pueden obtener ventajas competitivas en los bordes del bosque por su tolerancia a las condiciones de microclima que se encuentran allí, los altos niveles de producción de semillas (Zhang *et al.* 2016) y la pérdida de especies de plantas competidoras causada por el hombre que también son favorecidas por una mayor apertura del dosel (Buckley *et al.* 1998). Sin embargo, nuestros resultados sugieren que tales ventajas de acondicionamiento físico en los bordes dependen de los atributos del paisaje.

Nuestros resultados además de coincidir con estudios previos que muestran la importancia de la configuración y composición del paisaje para el reclutamiento de árboles en paisajes fragmentados (Asbjornsen *et al.* 2004; Montenegro y Vargas 2008; Pincheira-Ulbrich *et al.* 2009), van más allá de probar simplemente los efectos separados de la distancia al borde y las variables a escala del paisaje. Aquí, hemos presentado evidencia de interacciones sinérgicas del efecto de borde con el tamaño, la forma y la conectividad de los fragmentos de bosque. De hecho, el GAM que incluye las interacciones del efecto de borde con estos factores a escala del paisaje tuvo más apoyo y mejor ajuste que los modelos simples que incluyeron los efectos de borde lineal no interactivos (Tabla 5.4) (Ruffell y Didham 2016). Por lo tanto, sugerimos que el efecto de borde se debe entender como dependiente de los procesos ecológicos que ocurren en las escalas tanto a nivel del fragmento como del paisaje. En particular, la consideración de los mecanismos responsables de la modulación del efecto de borde por el tamaño, la forma y la conectividad de los fragmentos requiere inferencias sobre la dispersión de semillas, la supervivencia de semillas y la herbivoría en todo el paisaje.

Los fragmentos de mayor ofrecen condiciones de hábitat adecuadas para las especies sensibles al borde, a diferencia de los fragmentos de menor tamaño donde podemos encontrar especies tolerantes o beneficiadas por los hábitats borde (Saunders *et al.* 1991; Asbjornsen *et al.* 2004; Ewers y Didham 2006; Vergara y Hahn 2009). Tanto en los fragmentos grandes como los pequeños mayores a 30 ha, el GAM identificó un área de borde a ~ 50 m del borde, caracterizado por una alta densidad de brinzales de encino (Figura 5.2). La única diferencia entre ellos fue el efecto que las condiciones de las áreas de interior de los fragmentos forestales tuvieron sobre el reclutamiento de encinos, ya que en fragmentos grandes las áreas de interior produjeron condiciones favorables para los brinzales, mientras que las condiciones en los fragmentos pequeños, carentes de áreas de interior, resultaron inadecuadas para el establecimiento de los mismo. La interacción entre el efecto de borde y el tamaño del fragmento, como se muestra en este estudio, no contradice las conclusiones anteriores con respecto al efecto de borde, ya que los fragmentos pequeños de bosques tienden a degradarse más rápidamente por de la extracción de leña y la actividad ganadera. A la inversa, los fragmentos grandes tienden a proporcionar condiciones ambientales graduales y sin interrupciones para el reclutamiento del encino (Ries *et al.* 2004; López-Barrera *et al.* 2005). Además, dado que los fragmentos pequeños tienden a ser más heterogéneos que un solo fragmento grande (Saunders *et al.* 1991), estos tienden a proporcionar a los brinzales de encino condiciones de hábitat más variables, pero no necesariamente mejores.

El gradiente de reclutamiento presente en fragmentos de forma simple siguió una tendencia lineal positiva, con niveles de reclutamiento relativamente mayores a distancias > 70 m desde el borde. A diferencia de los fragmentos de formas complejas donde no se observó ningún patrón de reclutamiento, esto debido a que al estar más expuestos a los procesos bióticos y abióticos que prevalecen en la matriz derivado de una mayor superficie de contacto, genera que las condiciones del hábitat dentro de los fragmentos sean más homogéneas, sin un patrón de reclutamiento evidente. La prevalencia de "efectos de borde múltiple" ha sido reconocida como un fenómeno ecológico común que agrega complejidad a la comprensión de la persistencia de la vida silvestre en paisajes fragmentados (Porensky y Young 2016). En particular, la falta de un efecto de borde en fragmentos de formas complejas puede tener consecuencias importantes para la preservación de bosques dominados por encinos. A medida que los fragmentos de bosque se vuelven más pequeños y de formas más complejas, la regeneración de especies de encinos,

inclusive tolerantes a los bordes, puede no responder positivamente al aumento de áreas de bordes en el paisaje.

El GAM indicó un efecto de borde de contraste entre los fragmentos conectados y no conectados. Los fragmentos conectados tenían una baja densidad de brinzales en el límite del bosque con altas densidades en sus partes internas (> 150 m desde el borde). El efecto de borde de contraste entre fragmentos conectados y no conectados se encuentra en los mecanismos subyacentes. Para fragmentos conectados y de forma simple, el efecto de borde se asociaría con condiciones de microclima adecuadas en el interior del bosque, lo que promovería la supervivencia y germinación de las bellotas, y mejoraría el crecimiento de las plántulas y brinzales (Guevara *et al.* 2004; López-Barrera *et al.* 2005; Pérez-López *et al.* 2013). La interacción entre la conectividad y el efecto de borde puede reflejar el patrón de dispersión de las bellotas o el movimiento de los organismos que afectan directamente la supervivencia de las bellotas, las plántulas o los brinzales. El aislamiento de un fragmento reduce la velocidad a la que los organismos lo visitan o colonizan (Tischendorf y Fahrig 2000), incluidos los animales con dispersión de semillas cuyos servicios ambientales disminuyen con la fragmentación del hábitat (Herrmann *et al.* 2016). Dado que las bellotas son relativamente grandes, su dispersión suele depender de pequeños mamíferos y aves (Ramos-Palacios *et al.* 2014; García-Hernández *et al.* 2016). Si los animales que se dispersan por la bellota se comportan como especies sensibles a los bordes, con preferencias por el hábitat interior de los fragmentos de bosque, podrían mover las semillas hacia los sitios internos de los fragmentos conectados, y esto podría explicar el aumento en la densidad de brinzales a más de 150 m del borde (Figura 5.2). A la inversa, la reducción de las tasas de dispersión de semillas hacia fragmentos no conectados debería hacer que el reclutamiento se distribuya de manera homogénea en relación con el borde. El movimiento y la actividad de los depredadores de semillas o animales herbívoros también podrían explicar la interacción entre la conectividad y el efecto de borde. Algunos de estos animales tienden a aparecer con mayor frecuencia en los fragmentos conectados, donde su depredación de bellotas y la herbivoría de las plántulas pueden concentrarse en los bordes, como se ha observado en algunas especies de aves y mamíferos (Haynes y Cronin 2006; López-Barrera y Manson 2006; Öckinger *et al.* 2012).

Los hallazgos de este estudio sugieren que la restauración de bosques templados dominados por encinos en los paisajes periurbanos del centro de México requiere el conocimiento del efecto

del borde como un proceso ecológico mediado por la heterogeneidad del hábitat a escala del paisaje. Esto tiene implicaciones importantes para el manejo, ya que la variación del borde interior en el reclutamiento de encino no debe considerarse como independiente de los atributos de escala del fragmento (geometría y conectividad) (Lawesa *et al.* 2007). Por lo tanto, la restauración del bosque de encinos en fragmentos grandes debe centrarse en el hábitat del núcleo forestal (>100 m desde el borde), mientras que la restauración de bosques en fragmentos pequeños, de forma simple y conectados puede requerir el control de las malezas y la restricción del acceso del ganado en las áreas de borde. Por lo tanto, la planificación del paisaje destinada a restaurar el bosque de encino debe primero identificar los atributos de los fragmentos y luego distinguir las áreas de borde del hábitat de interior. Nuestros resultados resaltan la necesidad de aumentar la conectividad del paisaje para favorecer la regeneración del encino en el interior de los fragmentos, donde las condiciones ambientales estables permiten que los brinzales alcancen la madurez.

5.5 REFERENCIAS

- Asbjornsen H, Ashton MS, Vogt DJ, Palacios S (2004) Effects of habitat fragmentation on the buffering capacity of edge environments in a seasonally dry tropical oak forest ecosystem in Oaxaca, Mexico. *Agric Ecosyst Environ* 103(3):481–495.
- Battaglia LL, Pritchett DW, Minchin PR (2008) Evaluating dispersal limitations in passive bottomland forest restoration. *Restor Ecol* 16:417–424.
- Benítez-Malvido J, Gallardo-Vásquez JC, Alvarez-Añorve MY, Avila-Cabadilla LD (2014) Influence of matrix type on tree community assemblages along tropical dry forest edges. *Am J Bot* 101(5):820–829.
- Block S, Meave JA (2015) Structure and diversity of oak forests in the El Tepozteco National Park (Morelos, Mexico). *Bot Sci* 93:429–460.
- Brooks ME, Kristensen K, van Benthem KJ, Magnusson A, Berg CW, Nielsen A, Skaug HJ, Machler M, Bolker BM (2017) glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *R J* 9(2):378–400.
- Buckley DS, Sharik TL, Isebrands JG (1998) Regeneration of northern red oak: positive and negative effects of a competitor removal. *Ecology* 79:65–78.

- Cadenasso ML, Pickett STA (2000) Linking forest edge structure to edge function: mediation of herbivore damage. *J Ecol* 88:31–44.
- Cadenasso ML, Pickett STA, Weathers KC, Jones CG (2003) A framework for a theory of ecological boundaries. *Bioscience* 53:750–758.
- Collinge SK, Palmer TM (2002) The influences of patch shape and boundary contrast on insect response to fragmentation in California grasslands. *Landscape Ecol* 17(7):647–656.
- Condeso TE, Meentemeyer RK (2007) Effects of landscape heterogeneity on the emerging forest disease sudden oak death. *J Ecol* 95(2):364–375.
- Costa A, Madeira M, Santos JL, Plieninger T, Seixas J (2014) Fragmentation patterns of evergreen oak woodlands in Southwestern Iberia: identifying key spatial indicators. *J Environ Manage* 133:18–26.
- Edwards DP, Tobias JA, Sheil D, Meijaard E, Laurance WF (2014) Maintaining ecosystem function and services in logged tropical forests. *Trends Ecol Evol* 29(9):511–520.
- Ewers RM, Didham RK (2006) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biol Rev* 81(01):117–142.
- Fagan W, Cantrell R, Cosner C (1999) How habitat edges change species interactions. *Am Nat* 153:165–182.
- Fletcher RJ Jr, Ries L, Battin J, Chalfoun AD (2007) The role of habitat area and edge in fragmented landscapes: definitively distinct or inevitably intertwined? *Can J Zool* 85(10):1017–1030.
- Fonderflick J, Besnard A, Martin JL (2013) Species traits and the response of open-habitat species to forest edge in landscape mosaics. *Oikos* 122(1):42–51.
- García-Hernández MD, López-Barrera F, Vásquez-Reyes VM (2016) Microhabitat affects acorn removal in three sympatric and endangered Neotropical oak species. *Ecol Res* 31(3):343–351.
- García-Romero A (2001) Evolution of disturbed oak woodlands: the case of Mexico City's western forest reserve. *Geogr J* 167(1):72–82.
- Granados C, Serrano D, García-Romero A (2014) Efecto de borde en la composición y en la estructura de los bosques templados en la Sierra de Monte Alto, Centro de México. *Caldasia* 36:269–287.

- Guevara S, Laborde J, Sánchez-Ríos G (2004) Rain forest regeneration beneath the canopy of fig trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 36:99–108.
- Hansson L (1998) Local hot spots and their edge effects: small mammals in oak-hazel woodland. *Oikos* 81(1):55–62.
- Harper KA, Macdonald SE, Burton PJ, Chen J, Brososke KD, Saunders SC, Esseen PA (2005) Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conserv Biol* 19(3):768–782.
- Haynes JK, Cronin TJ (2006) Interpatch movement and edge effects: the role of behavioral responses to the landscape matrix. *Oikos* 113(1):43–54.
- Herrmann JD, Carlo TA, Brudvig LA, Damschen EI, Haddad NM, Levey DJ, Orrock JL, Tewksbury JJ (2016) Connectivity from a different perspective: comparing seed dispersal kernels in connected vs. unfragmented landscapes. *Ecology* 97(5):1274–1282.
- Hofmeister J, Hošek J, Brabec M, Hédl R, Modrý M (2013) Strong influence of long-distance edge effect on herb-layer vegetation in forest fragments in an agricultural landscape. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 15(6):293–303.
- Jones K, Wrigley N (1995) Generalized additive models, graphical diagnostics, and logistic regression. *Geogr Anal* 27(1):1–18.
- Justino CEL, Dos Santos EF, Noll FB (2016) Diversity of Tiphidae (Insecta: Hymenoptera) in the fragmented Brazilian semi-deciduous Atlantic Forest. *J Insect Conserv* 20(3):417–431.
- Laurance WF, Yensen E (1991) Predicting the effects of fragmented habitats. *Biol Conserv* 55:77–92.
- Laurance WF, Nascimento HEM, Laurance SG, Andrade A, Ewers RM, Harms KE, Riberio JE (2007) Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis. *PLoS ONE* 2(10):1–8.
- Lawesa MJ, Jouberta R, Griffithsa ME, Stephane Boudreaux S, Chapmanb CA (2007) The effect of the spatial scale of recruitment on tree diversity in Afromontane forest fragments. *Biol Conserv* 139:447–456.
- Lhotka JM, Stringer JW (2013) Forest edge effects on *Quercus* reproduction within naturally regenerated mixed broadleaf stands. *Can J For Res* 43(10):911–918.

- López-Barrera F, Manson RH (2006) Ecology of acorn dispersal by small mammals in montane forests of Chiapas, Mexico. In: Kappelle M (ed) Ecology and conservation of neotropical montane oak forests. Springer, Berlin Heidelberg, pp 165–176.
- López-Barrera F, Newton A, Manson R (2005) Edge effects in a tropical montane forest mosaic: experimental tests of postdispersal acorn removal. *Ecol Res* 20(1):31–40.
- Maldonado-López Y, Cuevas-Reyes P, Stone GN, Nieves-Aldrey JL, Oyama K (2015) Gall wasp community response to fragmentation of oak tree species: importance of fragment size and isolated trees. *Ecosphere* 6(3):1–15.
- Mancke RG, Gavin TA (2000) Breeding bird density in woodlots: effects of depth and buildings at the edges. *Ecol Appl* 10(2):598–611.
- McGarigal K, Cushman SA, Ene E (2012) FRAGSTATS v4: spatial pattern analysis program for categorical and continuous maps. University of Massachusetts, Amherst.
- Mitchell MG, Bennett EM, Gonzalez A (2014) Forest fragments modulate the provision of multiple ecosystem services. *J Appl Ecol* 51:909–918.
- Montenegro AL, Vargas O (2008) Caracterización de bordes de bosque alto andino e implicaciones para la restauración ecológica en la Reserva Forestal de Cagua (Colombia). *Int J Trop Biol* 56:1543–1556.
- Morán-López T, Fernández M, Alonso CL, Flores-Rentería D, Valladares F, Díaz M (2015) Effects of forest fragmentation on the oak–rodent mutualism. *Oikos* 124(11):1482–1491.
- Murcia C (1995) Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends Ecol Evol* 10:58–62.
- Nascimento HEM, Andrade A, Camargo J, Laurance WF, Laurance SG, Ribeiro JEL (2006) Effects of the surrounding matrix on tree recruitment in Amazonian forest fragments. *Conserv Biol* 20:853–860.
- Öckinger E, Bergman KO, Franze'n M, Kadlec T, Krauss J, Kuussaari M, Bommarco R (2012) The landscape matrix modifies the effect of habitat fragmentation in grassland butterflies. *Landscape Ecol* 27(1):121–131.
- Ortego J, Bonal R, Muñoz A, Espelta JM (2015) Living on the edge: the role of geography and environment in structuring genetic variation in the southernmost populations of a tropical oak. *Plant Biol* 17(3):676–683.

- Pe'er G, Henle K, Dislich C, Frank K (2011) Breaking functional connectivity into components: a novel approach using an individual-based model, and first outcomes. *PLoS ONE* 6(8): e22355.
- Pérez López P, López-Barrera F, García-Oliva F, Cuevas-Reyes P, González-Rodríguez A (2013) Procesos de regeneración natural en bosques de encinos: factores facilitadores y limitantes. *Biológicas* 1:18–24.
- Pincheira-Ulbrich J, Rau JR, Peña-Cortés F (2009) Tamaño y forma de fragmentos de bosque y su relación con la riqueza de especies de árboles y arbustos. *Phyton-Int J Exp Bot* 78:121–128.
- Porensky LM, Young TP (2016) Development of edge effects around experimental ecosystem hotspots is affected by hotspot density and matrix type. *Landscape Ecol* 31:1663.
- R Core Team (2017) R: a language and environment for statistical computing [Internet]. R Foundation for Statistical Computing 2016.
- Ramos-Palacios CR, Badano EI, Flores J, Flores-Cano JA, Flores-Flores JL (2014) Distribution patterns of acorns after primary dispersion in a fragmented oak forest and their consequences on predators and dispersers. *Eur J For Res* 133(3):391–404.
- Ries L, Fletcher RJ, Battin J, Sisk TD (2004) Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 35:491–522.
- Rubio-Licona L, Romero-Rangel S, Rojas-Zenteno EC (2011) Estructura y composición florística de dos comunidades con presencia de *Quercus* (Fagaceae) en el estado de México. *Revis Chapingo* 17:77–90.
- Ruffell J, Didham RK (2016) Towards a better mechanistic understanding of edge effects. *Landscape Ecol* 31:2205–2213.
- Rzedowski GC, Rzedowski J (2005) Flora fanerogámica del Valle de México. *Journal of Chemical Information and Modeling* (2a-ed-. 1 ed., Vol. 53). Instituto de Ecología y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Santibañez-Andrade G, Granados Peláez C, García-Romero A (2018) Defining functional groups and their vulnerability to edge effect in a peri-urban forest in Mexico City. *Environ Conserv* 20:1–10.
- Sarlöv HI (2001) Approaches to forest edges as dynamic structures and functional concepts. *Landsc Res* 26:27–43.

- Saunders DA, Hobbs RJ, Margules CR (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv Biol* 5:18–32.
- Strayer DL, Power ME, Fagan WF, Pickett ST, Belnap J (2003) A classification of ecological boundaries. *Bioscience* 53(8):723–729.
- Swift TL, Hannon SJ (2010) Critical thresholds associated with habitat loss: a review of the concepts, evidence, and applications. *Biol Rev* 85(1):35–53.
- Tischendorf L, Fahrig L (2000) On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* 90:7–19.
- Vakkari P, Blom A, Rusanen M, Raisio J, Toivonen H (2006) Genetic variability of fragmented stands of pedunculate oak (*Quercus robur*) in Finland. *Genética* 127(1–3):231–241.
- Valencia S (2004) Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Bol Soc Bot Mex* 75:33–53.
- Vergara PM, Hahn I (2009) Linking edge effects and patch size effects: importance of matrix nest predators. *Ecol Model* 220(9):1189–1196.
- Vergara PM, Smith C, Delpiano CA, Orellana I, Gho D, Vazquez I (2010) Frugivory on *Persea lingue* in temperate Chilean forests: interactions between fruit availability and habitat fragmentation across multiple spatial scales. *Oecologia* 164(4):981–991.
- Villaseñor NR, Blanchard W, Driscoll DA, Gibbons P, Lindenmayer DB (2015) Strong influence of local habitat structure on mammals reveals mismatch with edge effects models. *Landscape Ecol* 30(2):229–245.
- Watling JI, Nowakowski AJ, Donnelly MA, Orrock JL (2011) Meta-analysis reveals the importance of matrix composition for animals in fragmented habitat. *Global Ecol Biogeogr* 20(2):209–217.
- White GC, Bennetts RE (1996) Analysis of frequency count data using the negative binomial distribution. *Ecology* 77:2549–2557.
- Williams-Linera G (1990) Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *J Ecol* 78(2):356–373.
- Wood SN (2017) *Generalized additive models: an introduction with R*. CRC Press, Boca Raton.
- Zhang Y, Shi Y, Sichilima AM, Zhu M, Lu J (2016) Evidence on the adaptive recruitment of chinese cork Oak (*Quercus variabilis* BL): influence on repeated germination and constraint germination by food-hoarding animals. *Forests* 7(2):47.

- Zurita G, Pe'er G, Bellocq MI, Hansbauer MM (2012) Edge effects and their influence on habitat suitability calculations: a continuous approach applied to birds of the Atlantic forest. *J Appl Ecol* 49(2):503–512.
- Zuur A, Ieno N, Walker N, Saveliev A, Smith G (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with r statistics for biology and health*. Springer Science and Business Media, New York, pp 271–280.

CONCLUSIÓN GENERAL

CONCLUSIÓN GENERAL

La presente investigación abordó el diagnóstico del efecto de borde en los fragmentos de un bosque templado, sus consecuencias sobre la composición y estructura de la comunidad vegetal a través del gradiente borde-interior, la delimitación espacial de las estructuras de borde dentro de los fragmentos, y la identificación y caracterización de distintos tipos de borde que responden a la heterogeneidad ambiental en el paisaje. El interés por trabajar los bosques de pino-encino de la sierra Monte Alto, Estado de México, se debió a que son representativos de una problemática ambiental y social que es común a otras áreas forestales cercanas a grandes ciudades, donde los cambios de uso del suelo incentivan una intensa deforestación. Cabe resaltar que, no obstante, su cercanía con la Ciudad de México, los fragmentos forestales del área de estudio han permanecido intactos durante los últimos 30 años, razón por la cual se le ha considerado como un área que provee un ambiente ideal para el estudio de los cambios en la vegetación asociados al efecto borde.

Los bosques de pino-encino del área en estudio se caracterizan por presentar generalmente de 2 a 3 pisos de vegetación. El piso más alto está formado por árboles de 20 a 35 m y excepcionalmente más de 40 m, cuyas copas conforman un dosel cerrado. El siguiente piso es un sotobosque dominado por arbustos, el cual puede ser denso o insipiente en función del ingreso de luz. Dentro de este se presenta un tercer piso dominado por gramíneas. El estudio se enfocó en los dos primeros pisos ya que, si bien las especies de árboles y arbustos representan mucho menos del 50% del total de especies, estas constituyen la mayor parte de la biomasa del bosque y determinan en gran medida su estructura y funcionamiento.

El presente trabajo proporciona amplia evidencia respecto a la composición de la vegetación en las áreas de borde. Se demostró que, aun en los paisajes que han sido perturbados durante décadas, hay especies que se han adaptado a las nuevas condiciones, en tanto que otras especies son aún viables debido a la presencia de grandes masas forestales, con áreas de interior de gran calidad ecológica que permiten la movilidad entre y al interior de los fragmentos, y de una matriz

agrícola no tan agresiva, siendo estos dos elementos clave para el mantenimiento de la biodiversidad. En cuanto a los atributos espaciales de los fragmentos, tales como el tamaño, la forma y la distancia entre fragmentos de un mismo tipo, junto con criterios cualitativos de la matriz adyacente, resultaron ser buenos indicadores de los cambios en la vegetación relacionados con el efecto borde.

De especial interés en el estudio fue determinar los componentes de la comunidad que han mostrado mayor sensibilidad al efecto de borde. Los resultados revelaron que los cambios afectan principalmente las variables de la composición vegetal, en tanto que fueron poco significativos sobre las variables de la estructura. La distribución de las variables de la composición a lo largo del transecto borde-interior reflejaron la existencia de tres sectores de distinta composición florística: área de borde (≤ 50 m desde el borde de los fragmentos), área de transición (> 50 a 100 m) y área de núcleo (> 100 m). Los tres sectores tienen una similitud del 75%, pero el área de transición mostró una proximidad estadística del 93% con el área núcleo. Fue significativo encontrar que las variables de la composición se incrementan hacia el borde de los fragmentos, y que la abundancia de árboles latifoliados en el área de borde supera por mucho a la obtenida por los pinos en el interior de los fragmentos.

Con el objetivo de determinar como se distribuyen las especies a lo largo del transecto borde-interior, y de garantizar la continuidad espaciotemporal de la biodiversidad y de los procesos ecológicos, se aplicó un enfoque basado en la identificación de grupos funcionales de respuesta al efecto borde, a través del estudio de la composición, riqueza, diversidad y estructura de las comunidades. Se identificaron dos grupos de plantas que se diferencian por su respuesta funcional al efecto borde, y cuya distribución se asoció con factores ambientales específicos. Mientras que el ensamblaje funcional de las especies de borde se asoció principalmente con el gradiente de insolación (apertura del dosel y el factor del sitio global) y con la humedad del suelo y el aire, el ensamblaje funcional de las especies de interior se asoció principalmente con la profundidad y cobertura de hojarasca, la pendiente y la temperatura del aire y del suelo.

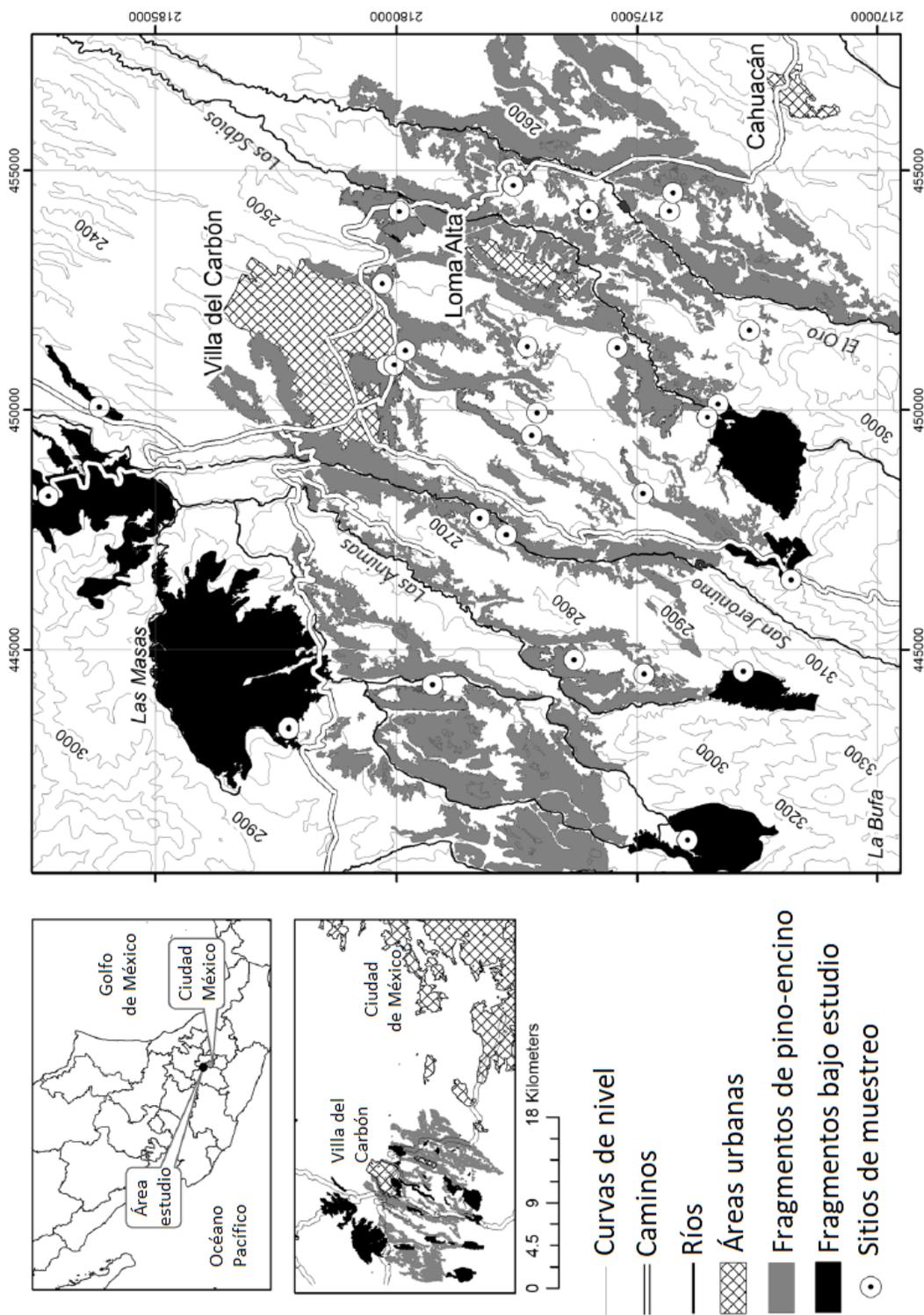
Otro de los resultados destacables fue la vinculación del diagnóstico de la magnitud y distribución del efecto borde en relación con los factores causales de índole natural y cultural. Los datos demostraron que algunos factores microambientales como la apertura del dosel y el porcentaje de hojarasca, así como algunas propiedades del paisaje como son el tamaño y la forma del fragmento, tuvieron un efecto significativo en la amplitud y características de las áreas

de borde. Mientras que, ninguno de los factores de presión antropogénica tuvo efectos significativos sobre la composición de especies en los bordes de los fragmentos. La hipótesis propuesta, de que los factores que operan a mayor escala (por ejemplo, las propiedades del paisaje y la presión antropogénica), afectan indirectamente a los que operan a menor escala (por ejemplo, la variación microambiental), fue parcialmente correcta, ya que solo las propiedades del paisaje tuvieron un efecto indirecto sobre la variación microambiental.

Los datos relativos a la regeneración de los encinos describen un sistema que se recupera muy lentamente y de acuerdo con un gradiente borde-interior, con un umbral ubicado a ~ 50 m del borde de los fragmentos. El área del borde presenta condiciones que generalmente favorecen el reclutamiento de brinzales de encino; sin embargo, esta situación varía con respecto a las condiciones ambientales. De las 10 variables ambientales analizadas, solo el tamaño, la forma y la conectividad de los fragmentos, además de la cantidad de bosque, fueron estadísticamente significativas en la distribución de los brinzales de encino. Por lo que, a excepción de los fragmentos conectados que se caracterizan por una mayor densidad de brinzales de encino en el interior, la densidad de brinzales siempre fue mayor en el borde de los fragmentos. Es importante señalar que al ser *Q. obtusata* una especie con preferencia por ambientes interiores, la regeneración de brinzales de esta especie en los bordes de los fragmentos es una muestra de la dinámica favorable que caracteriza los hábitats de borde en el sitio bajo estudio.

No obstante, la identificación y caracterización de áreas de borde, esto resulta insuficiente para saber si esto contribuye al mejoramiento de los procesos ambientales. Con el fin de diseñar estrategias adecuadas de conservación de ecosistemas forestales, en escenarios de fragmentación de hábitat, efecto de borde y cambio climático regional, deben ser evaluados otros atributos ecológicos de los fragmentos como el papel de la edafofauna presente, así mismo, considerar otras características espaciales y de la matriz circundante para determinar hasta qué grado los fragmentos estudiados conservan características estructurales y funcionales. Bajo el contexto de los procesos ecológicos y variables estudiados, se sugiere realizar acciones de manejo, como el uso de cercas, el favorecimiento de barreras de vegetación en los bordes y la educación ambiental a propietarios de bosques fragmentados respecto a sus beneficios ecológicos y productivos.

APÉNDICE S1



Localización del área bajo estudio en la ladera norte de la sierra de Monte Alto, próxima a la Ciudad de México.

APÉNDICE S2

Estimaciones realizadas de las medidas florístico-estructurales y de diversidad, por bloques de distancia.

Distancia	AAr	AOA	AP	RAr	ROA	RP	RT	DS	DSW	E
0 a 10	93	57	12	12	12	4	28	0.92	1.25	0.9
10 a 20	81	47	13	16	10	4	30	0.93	1.29	0.9
20 a 30	58	57	10	12	11	4	27	0.88	1.15	0.8
30 a 40	80	75	6	15	9	2	26	0.90	1.19	0.8
40 a 50	62	63	8	11	9	3	23	0.85	1.05	0.8
50 a 60	33	38	8	6	8	3	17	0.83	0.97	0.8
60 a 70	35	41	11	9	7	3	19	0.83	0.97	0.8
70 a 80	35	35	6	7	8	2	17	0.82	0.94	0.8
80 a 90	34	35	6	8	8	1	17	0.88	1.05	0.9
90 a 100	36	24	4	9	7	3	19	0.89	1.09	0.9
100 a 110	17	13	1	8	5	1	14	0.83	0.94	0.8
110 a 120	15	14	2	5	6	1	12	0.88	0.99	0.9
120 a 130	17	19	0	7	6	0	13	0.81	0.88	0.8
130 a 140	16	15	1	7	5	1	13	0.81	0.89	0.8
140 a 150	18	20	2	7	5	1	13	0.88	1	0.9
150 a 160	11	7	0	6	3	0	9	0.87	0.92	1
160 a 170	11	5	0	5	4	0	9	0.91	0.74	0.8
170 a 180	4	2	1	3	2	1	6	0.82	0.76	1
180 a 190	9	7	0	5	5	0	10	0.87	0.94	0.9
190 a 200	24	5	2	6	3	1	10	0.82	0.87	0.9
200 a 210	1	3	1	1	3	1	5	0.80	0.7	1
210 a 220	3	8	1	2	3	1	6	0.78	0.71	0.9
220 a 230	0	7	3	0	3	2	5	0.68	0.59	0.8
230 a 240	0	0	4	0	0	2	2	0.38	0.24	0.8
240 a 250	1	3	1	1	1	1	3	0.56	0.41	0.9

Continuación...

Distancia	AIAr	AIOA	AIP	AbAr	AbOA	AbP	CoAr	CoOA	CoP	PvsOA	AvsAr
0 a 10	1.338	7.33	12	0.01	0.058	0.09	28.14	56.36	15.5	3	1
10 a 20	1.419	6.37	16	0.011	0.171	0.19	33.18	44.39	22.4	3	1
20 a 30	1.544	7.73	11	0.014	0.038	0.08	24.61	61.91	13.5	3	1
30 a 40	1.417	3.19	14	0.013	0.018	0.18	38.41	49.71	11.9	5	1
40 a 50	1.477	6.75	10	0.015	0.066	0.47	26.85	62.7	10.4	3	1
50 a 60	1.248	7.83	9.1	0.013	0.061	0.03	20.08	62.76	17.2	3	2
60 a 70	1.586	2.12	6.4	0.015	0.007	0.03	36.68	36.57	26.8	2	1
70 a 80	1.511	4.39	12	0.014	0.017	0.2	28.55	53.73	17.7	4	1
80 a 90	2.323	6.18	4.9	0.008	0.043	0.01	33.11	59.14	7.76	8	1
90 a 100	1.831	8.45	20	0.014	0.061	0.08	30.84	50.08	19.1	2	1
100 a 110	1.506	7.93	24	0.007	0.058	0.18	25.86	61.1	13	5	1
110 a 120	1.407	9.94	14	0.008	0.078	0.38	16.4	61.08	22.5	6	1
120 a 130	1.339	5.52	0	0.005	0.045	0	21.14	78.86	0	0	1
130 a 140	1.004	3.87	16	0.008	0.027	0.01	31.92	56.88	11.2	5	1
140 a 150	0.894	3.56	11	0.001	0.018	0.05	18.43	63.19	18.4	5	1
150 a 160	1.395	6.24	0	7E-04	0.043	0	33.56	66.44	0	0	1
160 a 170	1.773	5.36	0	0.002	0.013	0	58.78	41.22	0	0	1
170 a 180	1.718	4.5	24	0.011	0.010	0.27	30.77	17.86	51.4	2	1
180 a 190	1.347	8.36	0	5E-04	0.040	0	21.26	78.74	0	0	1
190 a 200	1.57	12.9	17	0.002	0.161	0.29	35.11	39.64	25.3	3	1
200 a 210	2.13	4.33	30	0.028	0.082	0.24	8.456	49.01	42.5	3	4
210 a 220	1.383	5.11	19	0.014	0.005	0.05	18.67	52.97	28.4	3	2
220 a 230	0	6.79	18	0	0.021	0.08	0	43.85	56.2	2	0
230 a 240	0	0	20	0	0.000	0.07	0	0	100	0	0
240 a 250	1.88	7.33	21	0.024	0.006	0.06	13.51	34.14	52.4	1	2

APÉNDICE S3

Abreviación	Nombre científico
Abi-rel	<i>Abies religiosa</i> (Kunth) Schltdl. & Cham.
Aga-sal	<i>Agave salmiana</i> Otto ex Salm-Dyck
Aln-acu	<i>Alnus acuminata</i> Kunth
Arb-xal	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth
Bac-con	<i>Baccharis conferta</i> Kunth
Bac-het	<i>Baccharis heterophylla</i> Kunth
Bou-ter	<i>Bouvardia ternifolia</i> (Cav.) Schltdl.
Bud-cor	<i>Buddleia cordata</i> Kunth
Bud-par	<i>Buddleia parviflora</i> Kunth
Ces-nit	<i>Cestrum nitidum</i> M. Martens & Galeotti
Ces-thy	<i>Cestrum thyrsoideum</i> Kunth
Com-dis	<i>Comarostaphylis discolor</i> (Hook.) Diggs
Crat-mex	<i>Crataegus mexicana</i> Loudon
Cup-lind	<i>Cupressus lindleyi</i> Klotzsch ex Endl.
Eup-gla	<i>Eupatorium glabratum</i> Kunth
Eup-sp	<i>Eupatorium</i> sp.
Fra-uhd	<i>Fraxinus uhdei</i> (Wenz.) Lingelsh.
Fuc-thy	<i>Fuchsia thymifolia</i> Kunth
Gar-lau	<i>Garrya laurifolia</i> Hartw. ex Benth.
Gau-acu	<i>Gaultheria acuminata</i> Schltdl. & Cham.
Mon-cil	<i>Monnina ciliolata</i> Sessé & Moc. ex DC.
Opu-fic	<i>Opuntia ficus-indica</i> Haw.
Pin-lei	<i>Pinus leiophylla</i> Schiede ex Schltdl. & Cham.
Pin-mon	<i>Pinus montezumae</i> Lamb.
Pin-pat	<i>Pinus patula</i> Schltdl. & Cham.
Pin-teo	<i>Pinus teocote</i> Schltdl. & Cham.
Pru-ser	<i>Prunus serotina</i> Ehrh.

Quer-crasf	<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.
Quer-crass	<i>Quercus crassipes</i> Bonpl.
Quer-lae	<i>Quercus laeta</i> Liebm.
Quer-lau	<i>Quercus laurina</i> Bonpl.
Quer-obt	<i>Quercus obtusata</i> Bonpl.
Quer-rug	<i>Quercus rugosa</i> Née
Sen-sal	<i>Senecio salignus</i> DC.
Sen-sin	<i>Senecio sinuatus</i> Gilib.
Sol-cer	<i>Solanum cervantesii</i> Lag.
Sol-sp	<i>Solanum</i> sp.
Sym-mic	<i>Symphoricarpus microphyllus</i> Kunth