
UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Y AGROPECUARIAS

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



EFFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN EN LA DIVERSIDAD
DEL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA, SIERRA DE
MANANTLÁN, MÉXICO

Por

ANA LUISA SANTIAGO PÉREZ

Tesis presentada como requisito parcial
para obtener el grado de

MAESTRA EN CIENCIAS
(ORIENTACIÓN EN ECOLOGÍA)

Las Agujas, Zapopan, Jalisco
Julio del 2006



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS
DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES

COORDINACIÓN DE LA MAESTRÍA Y DOCTORADO
EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ACTA DE REUNIÓN DE LA JUNTA ACADÉMICA

En las instalaciones del Instituto de Botánica del Departamento de Botánica y Zoología del CUCBA, el día 05 de julio del 2006 a las 9:30 hrs se reunió la Junta Académica del Posgrado en Ciencias Biológicas con la finalidad de analizar la solicitud de designación de sinodales para examen de grado de la alumna de la Maestría en Ciencias Biológicas, **Ana Luisa Santiago Pérez**, por lo que después de revisar su propuesta y analizar los candidatos que se proponen se:

Acordó:

Designar como miembros del jurado de examen a las siguientes personas:

M.C. Enrique Jardel Peláez	(Director)
Dr. Francisco Martín Huerta Martínez	(Co-Director)
Dr. Ramón Cuevas Guzmán	(Miembro Comité Tutorial)
Dr. Agustín Gallegos Rodríguez	(Sinodal)
Dr. Alejandro Muñoz Urías	(Sinodal)

Sin más asuntos por tratar, se dio por concluida la reunión de conformidad los miembros de la Junta Académica.

Dra. Laura Guzmán Dávalos
Presidenta de la Junta Académica

Dr. Francisco Martín Huerta Martínez
Secretario de la Junta Académica

Dr. José Antonio Vázquez García
Vocal de la Junta Académica

Dr. Eduardo Ríos Jara
Vocal de la Junta Académica

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias



Efecto de la Fragmentación en la Diversidad del Bosque Mesófilo de
Montaña, Sierra de Manantlán, México

por

ANA LUISA SANTIAGO PÉREZ

Tesis presentada como requisito parcial para obtener el grado de

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(ORIENTACIÓN EN ECOLOGÍA)

Bajo la dirección del Consejo Particular indicado ha sido aprobada por el mismo y
aceptada por:

M.C. Enrique José Jardel Peláez
Director de Tesis

Fecha: 21/07/06

Dr. Francisco Martín Huerta Martínez
Co-Director de Tesis

Fecha: 21/07/06

Dr. Ramón Cuevas Guzmán
Asesor

Fecha: 21/07/06

Dr. Agustín Gallegos Rodríguez
Sinodal

Fecha: 21/07/06

Dr. Alejandro Muñoz Urias
Sinodal

Fecha: 21/07/06

Dra. Laura Guzmán Dávalos
Coordinadora del Posgrado
en Ciencias Biológicas

Fecha: 21/07/06



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS
DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES
COORDINACIÓN DE LA MAESTRÍA Y DOCTORADO
EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ACTA DE REUNIÓN DE LA JUNTA ACADÉMICA

En las instalaciones del Instituto de Botánica del Departamento de Botánica y Zoología del CUCBA, el día 21 de julio del 2006 a las 14:00 hrs se reunió la Junta Académica del Posgrado en Ciencias Biológicas con la finalidad de recibir la tesis de Maestría de la alumna **Ana Luisa Santiago Pérez** con código **083338849** y revisar su expediente académico. Teniendo a la vista la hoja de registro de calificaciones de sus estudios de posgrado, el trabajo de tesis y la aprobación de la tesis por los miembros del jurado, la Junta Académica

Acordó:

1. Aceptar el trabajo de tesis titulado **“EFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN EN LA DIVERSIDAD DEL BOSQUE MESOFILO DE MONTAÑA, SIERRA DE MANANTLAN, MÉXICO”**.
2. Avalar que la alumna ha concluido el plan de estudios del programa de Maestría en Ciencias Biológicas y ha cumplido con los requerimientos administrativos necesarios para fijar día y hora de examen de grado.
3. Fijar como fecha de examen el miércoles 26 de julio del 2006 a las 13:00 hrs.

Sin más asuntos por tratar, se dio por concluida la reunión de conformidad los miembros de la Junta Académica.

Dra. Laura Guzmán Dávalos
Presidenta de la Junta Académica

Dr. Fco. Martín Huerta Martínez
Secretario de la Junta Académica

Dr. José Antonio Vázquez García
Vocal de la Junta Académica

Dr. Eduardo Ríos Jara
Vocal de la Junta Académica

DEDICATORIA

El alcance de esta meta ha sido mérito de mi familia:

A mi esposo Saulo
A mis hijos Valeria, Diego y Aldo

A mis padres Tania y José Luis
A mis hermanos Tania, José y Mauricio
A la mami Socorro

Es un privilegio contar con ustedes, con todo mi amor.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad de Guadalajara por el desarrollo de mi formación académica y el espacio dentro de la comunidad universitaria que con orgullo formo parte.

Al M.C. Enrique J. Jardel Peláez al dirigirme por segunda ocasión en la realización de una tesis, sus enseñanzas, colaboración, apoyo y confianza en repetir el “equipo entusiasta” interesado en la conservación del bosque mesófilo.

A mis asesores Dr. Martín Huerta Martínez y Dr. Ramón Cuevas Guzmán, aprecio mucho su apoyo constante, recomendaciones y acertadas sugerencias.

A mis sinodales Dr. Agustín Gallegos y Dr. Alejandro Muñoz Urias por sus observaciones y comentarios contribuyeron a mejorar el documento final

Al Ing. Eleno Félix Fregoso y Dr. Agustín Gallegos, actual y anterior Jefe del Departamento de Producción Forestal, al facilitar en todo lo necesario para cumplir con mis actividades académicas a la par de la logística administrativa.

A Deidad Partida, José Aragón, Alfredo Aragón y el Personal de la Estación Científica Las Joyas (Maru, Paulino, María, Erminio), todos ellos siempre atentos e interesados en hacer de las estancias en “las joyas” experiencias agradables.

A quienes me brindaron su invaluable ayuda en los muestreos en campo Samuel Gómez Luna, Carlos Zamora, Lucila Barba, Jorge Morfín, Coco Vargas, José Ma. Michel, Erminio Quiñonez, Saulo Cortés, José Luis Santiago, Joerg Hilpmann, Maria Llorens, Cristina Carranza, Liliana Zaragoza, Ixchel Solís, Jiansu Olea, Diego Gutiérrez, Gerardo Gómez, Iván Alemán y Mariana Chávez, a todos ellos gracias por su apoyo y convivencia.

A Leticia Espinoza y Coco Vargas por su gran ayuda constante fueron enlaces claves en mis comunicaciones a distancia, en logística, y en búsqueda de soluciones a mis contratiempos.

A Oscar Cárdenas y Sarahy Contreras por su amistad, apoyo, hospitalidad y por todas las vivencias compartidas durante todo este tiempo.

A Pablo Torres y Patricia Zarazúa por su orientación en el análisis estadístico y atenciones.

A Eduardo Santana, Jesús Rosales, Judith Cevallos, Claudia Ortiz, Arturo Solís, Minerva Avendaño, Lupita Covarrubias, Raymundo Villavicencio, Sandra Luz Toledo y Jesús Godínez por su solidaridad y compañerismo.

La presente tesis formó parte del programa de investigación del Departamento de Producción Forestal a través del financiamiento de la Universidad de Guadalajara por medio de los proyectos 21824 y 31171.

CONTENIDO

	Página
CONTENIDO	i
RESUMEN	ii
SUMMARY	vi
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN: EFECTOS DE LA FRAGMENTACIÓN SOBRE LA DIVERSIDAD DEL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA.	1
1.1. La importancia del bosque mesófilo de montaña	1
1.2. Conservación del bosque mesófilo de montaña	5
1.3. Fragmentación y efecto de borde	6
1.4. Estudios en el bosque mesófilo en la Sierra de Manantlán	9
1.5. Planteamiento del problema de estudio y objetivos	10
1.6. Literatura citada	12
1.7. Figuras	15
CAPÍTULO 2. CAMBIOS EN LA FRAGMENTACIÓN DEL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA EN LA ESTACIÓN CIENTÍFICA LAS JOYAS, JALISCO, MÉXICO	17
2.1. Introducción	17
2.2. Área de estudio	21
2.3. Métodos	23
2.4. Resultados	24
2.5. Discusión	25
2.6. Literatura citada	28
2.7. Figuras	32
2.8. Cuadros	34
CAPÍTULO 3. EFECTO DE BORDE EN LA COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DEL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA DE LA ESTACIÓN CIENTÍFICA LAS JOYAS.	35
3.1. Introducción	35
3.2. Área de estudio	37
3.3. Métodos	38
3.4. Resultados y discusión	41
3.5. Conclusiones	51
3.6. Literatura citada	52
3.7. Figuras	57
3.8. Cuadros	68
3.9. Apéndice	71
INDICE DE FIGURAS, CUADROS Y APÉNDICES	77

RESUMEN

El bosque mesófilo de montaña (BMM) es considerado como un ecosistema prioritario para la conservación debido a su alta riqueza de especies, sus características únicas desde el punto de vista biogeográfico, y su importancia en la generación de servicios ecosistémicos o ambientales. Se trata también de un ecosistema cuya superficie se ha reducido considerablemente por procesos de deforestación, y cuya área remanente está fragmentada. El entendimiento de factores como los cambios en la cobertura y la fragmentación del BMM, y del efecto de borde en su estructura y composición, es relevante para aportar conocimiento aplicado a su conservación y restauración.

El presente trabajo se realizó en la Estación Científica Las Joyas (ECLJ) ubicada en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán en el estado de Jalisco, México, y tiene como propósito conocer (a) qué tan fragmentado está el BMM y si la fragmentación ha cambiado como resultado del manejo del área a partir de su protección hace dos décadas; (b) analizar si existen diferencias en los atributos de la vegetación a través de bordes entre el BMM con la vegetación adyacente de bosque de pino-latifoliadas (bordes suaves bosque-bosque) y matorrales y herbazales secundarios (bordes abruptos bosque-claros), y (c) si ésta variación se relaciona con las variables microclimáticas y edáficas a lo largo de los bordes.

El presente trabajo consta de tres capítulos; el primero aborda a manera de introducción la importancia del BMM y presenta conceptos básicos sobre fragmentación y efecto de borde. Se enfatiza en las características de diversidad, unicidad, endemismos e implicaciones de la pérdida de diversidad biológica, al tratarse de un ecosistema que enfrenta serias amenazas por su extensión reducida y condición fragmentada tanto de forma natural como por la influencia humana. El entendimiento de los efectos de la fragmentación sobre la composición de especies arbóreas y la estructura del BMM, es importante para definir estrategias de conservación y restauración, así como para definir prácticas sustentables de silvicultura. Se presentan los antecedentes de los estudios previos realizados en el área de estudio sobre la vegetación, dinámica del paisaje y procesos sucesionales.

En el segundo capítulo se abordó el estudio de los cambios en la cobertura y el estado de fragmentación del BMM de la ECLJ y sus alrededores a escala del paisaje, se cubrió un período de 28 años. Mediante mapas de vegetación de 1972, 1990 y 2000 y por medio de un sistema de información geográfica se compararon los cambios en la superficie cubierta por BMM y otros tipos de vegetación y en otros indicadores de fragmentación como la relación superficie/perímetro y superficie de borde e interior de los rodales de BMM y la proporción de bordes suaves y abruptos. Como consecuencia de la protección del área, a partir del año 1984, como estación de investigación y la creación de la reserva de la biosfera en el año de 1987, se observa una recuperación de la cobertura boscosa. Entre 1970 y 1990 la superficie de BMM había disminuido de 682.9 a 653.2 ha, teniendo una ligera recuperación en el año 2000, al alcanzar una superficie de 656.4 ha. La superficie de bosques de pino-encino aumentó de manera más significativa, por lo que la proporción de bordes de bosque mesófilo con claros (matorrales, herbazales o cultivos; *i.e.* bordes abruptos) pasó de 20% en 1970 a 10% en 2000, mientras que los bordes suaves, con bosque de pino, pasaron de 80% a 90%. La proporción de superficie de interior de BMM se incrementó de 82% a 91% (se asumió como borde una distancia de 50 m en el perímetro de los rodales del bosque) en el mismo período.

En el capítulo tres se presenta el análisis del cambio de la composición de especies y la estructura de la vegetación a través de bordes entre el BMM y la vegetación adyacente. Se seleccionaron 9 sitios de estudio, de los cuales 5 corresponden a bordes suaves (BMM-bosque de pino-latifoliadas) y 4 a bordes abruptos (BMM-matorral o herbazal secundario). En estos sitios se establecieron parcelas de muestreo de 160 m de largo por 10 de ancho (1,600 m²), mediante un transecto desde el interior del BMM (-80 m) hasta el interior de la vegetación adyacente (+80 m) a través del borde (0 m). En cada unidad de muestreo se registraron datos de composición de especies de plantas y estructura de la vegetación y se determinaron datos de variables ambientales y edáficas como: cobertura del dosel, temperatura del aire, humedad relativa, temperatura del suelo, materia orgánica, capacidad de intercambio catiónico, pH y humedad del suelo. Para analizar los cambios de la composición de especies y su relación con las condiciones ambientales a través del borde se hizo una ordenación indirecta a través de la técnica de Bray y Curtis. Se encontró que existen mayores diferencias en cobertura de dosel, estructura de

diámetros y área basal, entre bordes abruptos (BMM-claros) que entre los bordes suaves (BMM-bosque de pino-latifoliadas). Mientras que la composición de especies de plantas varía gradualmente a través de los bordes suaves y hay mayor semejanza entre el BMM y el bosque de pino-latifoliadas, a través de los bordes abruptos la variación de la composición de especies es muy marcada y la semejanza es menor. De un total de 170 especies de plantas vasculares registradas (pertenecientes a 116 géneros y 63 familias), 63 especies se encontraron en los bordes suaves, 44 en bordes abruptos y 63 en ambos tipos de bordes; 52 especies se encontraron solamente en el interior del BMM, 14 se presentan solo en bosque de pino, 21 en matorral secundario, y 32 son comunes a todos los tipos de vegetación, 31 en bordes suaves y 20 en bordes abruptos. Sí bien se observó una diferencia en la composición de especies entre tipos de vegetación y tipos de borde, y sí hubo diferencia significativa en índices de diversidad de Shannon (H'), no se observa una diferencia significativa en la riqueza.

Varias de las especies arbóreas del BMM se encuentran colonizando el sotobosque del bosque de pino, entre las más comunes *Carpinus tropicalis*, *Cornus disciflora*, *Zinowiewia concinna*, *Clethra vicentina* y *Symplocos citrea*; mientras que en borde abrupto las especies de BMM que colonizan los claros son principalmente *Carpinus tropicalis*, *Cornus disciflora*, *Fraxinus uhdei* y *Persea hintonii*. Esto indica un proceso de expansión del BMM sobre la vegetación adyacente, y como se plantea en estudios previos, se espera una restauración de la cobertura de este bosque a través de los procesos de colonización, repoblamiento natural y sucesión.

La variación en la composición de especies muestra relaciones con las condiciones microclimáticas y edáficas. En los matorrales y herbazales secundarios se observó una mayor oscilación de la temperatura y humedad relativa del aire y la temperatura y humedad del suelo; estas variables fluctúan más y presentan valores más extremos que en el interior de los bosques, lo cuál indica que pueden ser un factor que limita el establecimiento de especies arbóreas del BMM en los claros, además de otros factores como la competencia del renuevo con las plantas herbáceas y arbustivas.

La ordenación polar (Bray y Curtis) mostró que la variación en la composición de especies del sotobosque (hierbas, arbustos y renuevo de especies arbóreas) esta

relacionada significativamente con la cobertura del dosel, temperatura del aire y del suelo, el pH del suelo y su capacidad de intercambio catiónico, así como la materia orgánica (coeficientes de correlación de Pearson > 0.4). En el estrato arbóreo estas variables tienen menor influencia; aún cuando la temperatura del aire y del suelo, la cobertura del dosel y el pH del suelo se correlacionaron con la variación en la composición de especies de los sitios, se considera que estas variables ejercen menor influencia directa sobre los árboles, puesto que muchos de estos ya estaban establecidos antes de la fragmentación del BMM, por la apertura de claros para la agricultura hace más de 40-60 años y por el aprovechamiento forestal de los bosques de pino (hace 40-50 años).

Los resultados obtenidos de cambio de cobertura y fragmentación a escala del paisaje indican que con el aumento de la superficie de bosque de pino en el área, los bordes del BMM tienden a ser más suaves y a escala de rodales o comunidades, la influencia de los bordes suaves (bosque-bosque) es positiva para que las especies de BMM estén colonizando el sotobosque del bosque de pino adyacente, más marcadamente que en el borde con matorrales y herbazales secundarios. Los resultados obtenidos indican una tendencia a la recuperación del BMM y a la reducción de su fragmentación, además resaltan la importancia de la matriz circundante en la dinámica y composición de comunidades de BMM al tener implicaciones importantes para el manejo de paisajes fragmentados.

SUMMARY

Montane Cloud Forest (MCF) is a critical ecosystem for globally biodiversity conservation, it has high levels of species diversity, unique biogeographic characteristics and contributes generating ecosystem services. All geographic distribution of MCF is known to be highly fragmented and restricted by deforestation processes. Understanding changes in forest cover and fragmentation patterns, edge effects in structure and composition of different remnants of MCF is crucial for the management of many fragmented landscapes in order to provide applied knowledge for its conservation and restoration.

The present study was conducted in Las Joyas Research Station (LJRS) at the Sierra de Manantlan Biosphere Reserve in Jalisco, Mexico, and the objective was to determine (a) how fragmented is the MCF and whether fragmentation has changed as result of the protection of the study area since the last two decades; (b) analyze if there is differences in vegetation attributes along edges between MCF and the adjacent vegetation of mixed pine-hardwood forest (forest edge, forest-forest) and secondary associations which include shrublands and grasslands (created edges, forest-opening areas), and (c) if this variation is related to microclimate and edaphic variables along the edges.

This study consists of three chapters; the first outline an introduction of the importance of MCF and presents basic concepts about fragmentation and edge effect. The emphasis has been on specific diversity characteristics, uniqueness, endemism and implications for biological diversity loss, because MCF have already threatened for its reduced extension and fragmented condition, as consequence of human influence and as intrinsic-natural context. Understanding effect of fragmentation on tree species composition and structure of MCF is important for defining conservation and restoration strategies for enhanced sustainable silviculture practices, that can be the basis for a comprehensive approach to maintaining MCF biodiversity.

Second chapter describes the change in vegetation cover and the state of fragmentation of MCF in LJRS and its surroundings at a landscape scale, covering a period of 28 years. Cartographic and vegetation maps information between 1972, 1990 and 2000 was incorporated in a geographical information system, and were compared the changes in extent cover of MCF and others types of vegetation. Spatial patterns of forest fragmentation were using selected landscape indices such as area/perimeter ratio, proportion of edge-interior patches of MCF and the percentage of forest edges and created edges. As result of protection of the study area since 1984 as a research station and the creation of the biosphere reserve in 1987, a recovery vegetation cover was observed. Between 1972 and 1990 the extent of MCF diminished from 682.9 ha to 653.2 ha, a slight recovery in 2000 have reached 656.4 ha in extent. Pine-oak forests increased significantly, resulting in a reduction MCF edges with opening-areas (shrublands, grasslands or croplands; *i.e.* abrupt edges) from 20% in 1970 to 10% in 2000, while forest edges with pine forest became from 80% to 90%. Total core area of MCF increased from 82% o 91% (considering the amount of interior forest falling within 50 m of edges from the perimeter boundary of forested area) at the same period.

Chapter three includes the variation analysis of floristic and structural features of vegetation along edges between MCF and adjacent habitat. Nine sites were selected, which 5 corresponds to forest edges (MCF/pine-hardwoods forests) and 4 to created edges (MCF-secondary shrublands or grasslands). At each site were established survey plots 10 m wide and extended 160 m (1,600 m²), with transects from interior MCF (-80 m) until interior of adjacent vegetation (+80 m) across the edge (0 m). Data were collected at 40 m intervals along the transect, registering plant species composition and structure attributes of vegetation, microenvironmental and edaphic variables were measured such as: canopy cover, air temperature, relative humidity, soil temperature, organic matter, cationic interchange capacity, pH and soil humidity. Floristic composition and its relation with microenvironmental variables were analyzed by polar ordination by Bray & Curtis method. In created edges (MCF-opening areas), significant edges effects differences were detected for canopy cover, diametric structure and basal area variables. While plant species composition gradually vary across forest edges and there is major similarity among MCF and pine-hardwood forests, in created edges

composition species has more marked variation and less similarity. In total, 170 vascular plants were recorded (corresponding to 111 genera and 63 families), 63 species were found in forest edges, 44 in created edges and 63 in both edges types; 52 species were exclusively of interior MCF, 14 were present only in pine forest, 21 in secondary vegetation, and 32 were common in all vegetation types, 31 were recorded in forest edges and 20 in created edges. Nevertheless a difference in species composition was observed between vegetation and edges types, and a significant difference in Shannon (H') diversity values, no significantly difference was observed in richness (number of species).

MCF broad-leafed tree species are colonizing the understory of the pine forest, among the most common *Carpinus tropicalis*, *Cornus disciflora*, *Zinowiewia concinna*, *Clethra vicentina* y *Symplocos citrea*; while in created edges the colonized-species of MCF are *Carpinus tropicalis*, *Cornus disciflora*, *Fraxinus uhdei* y *Persea hintonii*. This trend support an expansion process of MCF on adjacent vegetation, and according to previous studies, eventually some potential restoration of this habitat cover is expected stimulated by colonization, natural regeneration and sucession processes.

Variation in species composition showed relations with the microclimatic and edaphic conditions. In secondary shrublands and grasslands a major oscillation in air temperature and relative humidity and soil temperature and humidity was observed; those variables fluctuated more pronounced and presents more extreme values in contrast with interior forests, this may indicate that oscillation factor is an ecologically important limitant to recruitment of MCF tree species in opening-areas, besides another factors like a highly competence among tree saplings and herb and shrub plants.

Polar ordination analysis (Bray & Curtis) showed that understorey species composition variation (herbs, shrubs and tree saplings) are significantly related with canopy cover, air and soil temperature, soil pH and cationic interchange capacity, besides the organic matter (Pearson correlation coefficients > 0.4). These variables have less influence in tree strata; although when, air and soil temperature, canopy cover and soil pH were correlated with sites species composition variation, we consider these variables may exert less direct influence on tree plants because many of them already were established

before MCF fragmentation as consequence of opening areas for agriculture (since 40-60 years) and as resulting of pine forests forestry exploitation (since 40-50 years).

The obtained results of change in cover extent and fragmentation at landscape-based approach indicates that with the increase of pine forests extent in the study area, the MCF edges tend to be 'softening' and at stand or community scale, the influence of forest edges is positive for those MCF species that are colonizing the understorey adjacent pine forest, contrary to a less marked situation on secondary shrubland and grassland edges. These results indicates a MCF recovery tendency and a reduction in its fragmentation and highlight the importance of the matrix surrounding in the dynamics and composition of communities in MCF, and have important implications for the management of fragmented landscapes.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN: EFECTOS DE LA FRAGMENTACIÓN SOBRE LA DIVERSIDAD DEL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA¹

1.1. La importancia del bosque mesófilo de montaña

México es uno de los países con mayor diversidad biológica en el mundo (Mittermeier *et al.*, 1997); esto es resultado de la heterogeneidad ambiental de su territorio –la variación del clima, la amplitud altitudinal, y la complejidad del relieve, el sustrato geológico y los suelos– y la historia biogeográfica; también han jugado un papel importante el efecto de perturbaciones que actúan como fuerzas selectivas en la evolución de la biota, y la influencia humana en la transformación del paisaje y la producción de variedades de plantas y animales domesticados (Toledo, 1982; Challenger, 1998).

Otro aspecto relevante del territorio mexicano en cuanto a la diversidad biológica, es su unicidad. Dada su ubicación geográfica, México y Centroamérica han funcionado como un puente en la distribución de la biota del norte y del sur de América (Raven y Axelrod, 1974) y son el punto de confluencia entre dos reinos biogeográficos, el Neártico y el Neotropical (Rzedowski, 1978; Halffter, 1987). Muchas especies de plantas encuentran en México su límite de distribución latitudinal hacia el norte o el sur del continente, y a esto se suma la presencia de numerosas especies endémicas. Además de esto, el fenómeno de transición biogeográfica –que se observa solo en algunas pocas regiones del mundo como el Mediterráneo, los Himalaya o Indonesia– da lugar a comunidades bióticas con mezclas únicas de especies. Dentro de estas comunidades resalta el bosque mesófilo de montaña.

Se trata de un tipo de vegetación notable por su composición florística, su diversidad, su papel en la regulación ambiental y su belleza escénica. Llamado también selva de montaña o bosque de niebla (Stadtmüller, 1987), se caracteriza por ser un bosque denso, siempre verde o subcaducifolio, con estratificación compleja y abundancia de epífitas –bromelias,

¹ Una versión preliminar de este capítulo fue publicada en Santiago P., A. L. y E. J. Jardel P. 2005. Efectos de la fragmentación sobre la biodiversidad del bosque mesófilo de montaña. En: C. R. González F., A. L. Santiago P. y R. Villavicencio G. (Eds.) *Seminarios del Departamento de Producción Forestal*. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. Zapopan, Jalisco, México. Pp. 95-106.

musgos, helechos, orquídeas- y bejucos, cuyo dosel alcanza entre 25 y 40 m de altura y está compuesto por especies de árboles latifoliados –de hojas anchas– que se encuentra en zonas montañosas, en altitudes que van de los 1000 a los 2500 m sobre el nivel del mar, bajo condiciones húmedas generadas por la alta precipitación pluvial, la presencia de neblinas frecuentes a través del año o la acumulación de la humedad en las barrancas y depresiones del terreno (Puig, 1974; Rzedowski, 1978; Jardel *et al.*, 1993; Challenger, 1998).

En México el bosque mesófilo de montaña cubre aproximadamente dos millones de hectáreas y se distribuye en forma discontinua y fragmentada en las cadenas montañosas desde el sureste de Tamaulipas hasta el norte de Chiapas en la vertiente del Golfo, y por la vertiente del Pacífico desde el sur de Sinaloa hasta Chiapas (Challenger, 1998). En Jalisco se encuentra en las sierras de El Tuito, El Cuale, Cacoma, Manantlán, Quila y el Nevado de Colima, ocupando principalmente terrenos de barrancas y valles intermontanos, en lugares donde lo accidentado de la topografía o el aislamiento lo han protegido de la conversión a áreas agrícolas.

A pesar de la pequeña extensión que cubren los bosques mesófilos de montaña en México (alrededor del 1% de la superficie forestal), en ellos se encuentran unas 3,000 especies de plantas vasculares, esto es, un 10% de la flora del país (Rzedowski, 1996). Esta riqueza de especies se debe principalmente a la heterogeneidad que se observa entre distintos sitios del bosque mesófilo de montaña (diversidad β), más que a la riqueza de especies que se encuentra en una localidad determinada (diversidad α). Por ejemplo, en un estudio realizado en este tipo de bosques en la Sierra de Manantlán encontramos que al estimar la riqueza de especies en parcelas de muestreo de 1000 m², se observa que el número de especies de árboles es de 16 a 25, una cantidad de especies similar a la de los bosques deciduos templados y menor a la que encontraríamos en una parcela del mismo tamaño en bosque tropical perennifolio, que sería de 70 a más de 100 especies (Jardel *et al.*, 1993). Sin embargo, cuando se compara la composición entre sitios de bosque mesófilo de montaña, se encuentra que esta es muy heterogénea, esto es, que los sitios comparten pocas especies entre sí; la semejanza de la composición de especies arbóreas entre sitios fue alrededor de 25% (Santiago y Jardel, 1993).

Muchas de las especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña son raras y aparecen en pocos sitios, con poblaciones pequeñas. Por ejemplo, de un conjunto de 70 especies de árboles del bosque mesófilo de la Sierra de Manantlán consideradas en otro estudio (Santiago *et al.*, 2002), 66 (el 94%) correspondieron a alguna forma de rareza en términos del tamaño de sus poblaciones, especificidad de hábitat y distribución geográfica (Rabinowitz *et al.*, 1986).

En estos bosques convive una singular mezcla de especies vegetales, donde encontramos tanto géneros de plantas características de los bosques de regiones templadas del este de Norteamérica, Europa o el este de Asia, como de aquellos propios de zonas tropicales del centro y sur de América (Rzedowski, 1978). Los bosques mesófilos de montaña pueden ser vistos como una formación vegetal de transición entre las selvas tropicales y los bosques templados. Estos bosques reemplazan a la vegetación tropical en la altitud en la cual la temperatura media anual es de 16° a 18°C, y se presenta la isoterma de temperaturas mínimas extremas de 0°C, que indica la presencia de heladas durante el invierno (Rzedowski, 1978; Jardel *et al.*, 1993).

Pero lo más notable del bosque mesófilo de montaña no es solo la mezcla única de especies, que puede deberse a los procesos de colonización de las plantas ocurridos con la unión entre Norteamérica y Sudamérica por eventos geológicos en los últimos 7 millones de años y las glaciaciones del Pleistoceno en el millón y medio de años antes del presente (Raven y Axelrod, 1974), sino a un origen mucho más antiguo. Varios de los géneros de árboles característicos del bosque mesófilo de montaña, y de los bosques deciduos templados de Europa, el este de Asia y el este de Norteamérica, formaban parte de una vegetación más extendida en el pasado geológico, durante el Terciario; dichos géneros de árboles son considerados elementos de la Flora Arcto-Terciaria (Tallis, 1991). Hacia mediados del Eoceno (54-38 millones de años antes del presente) una vegetación análoga a los actuales bosques tropicales húmedos se extendía por lo que ahora es Norteamérica, incluyendo México (Wolfe, 1985). En el Mioceno (10 a 27 millones de años antes del presente), el clima se hizo más frío y seco; bosques análogos al mesófilo de montaña se encontraban en el sur de México (Graham, 1976), y durante el Plioceno (10 a 1.5 millones de años antes del presente) el clima se hizo aún más seco y frío y se desarrollaron condiciones de aridez, creando una barrera que ahora separa a los bosques deciduos

templados del este de Norteamérica de los bosques mesófilos de montaña de México y Centroamérica. Con el paso del tiempo y los cambios en el clima, y luego con la influencia humana a través de la conversión de bosques a cultivos, potreros y centros de población, continuó modificándose la distribución del bosque mesófilo, que ahora se distribuye solamente en las zonas montañosas de alta humedad de la vertiente del Golfo y del sur de Chiapas, y en condiciones topográficas húmedas (barrancas, depresiones del terreno y valles intermontanos) de la vertiente del Pacífico.

Además de las características de diversidad y unicidad ya señaladas, los bosques mesófilos de montaña contienen recursos forestales valiosos y generan servicios ambientales esenciales. Contienen numerosas especies de plantas con usos diversos y potencial productivo para la obtención de madera, fibras, resinas, medicamentos, alimentos, plantas ornamentales y forrajes. Por citar algunos ejemplos del Occidente de México, se encuentran árboles como la magnolia (*Magnolia iltisiana*), el nogal (*Juglans major*) y el fresno (*Fraxinus uhdei*) de los que se obtiene madera fina para muebles y utensilios diversos, el cirimbo (*Tilia americana* var. *mexicana*) de cuya madera se elaboran guitarras y artesanías, y los encinos (*Quercus* spp.) de los que se hacen barriles, duela para pisos y durmientes de ferrocarril. Otras especies como el jazmincillo (*Ternstroemia lineata*), el cirimbo y el alenrisco (*Myrcianthes fragrans*) se utilizan con fines medicinales.

Estos bosques cumplen una importante función en la protección de los suelos y la producción de agua en las cabeceras de las cuencas hidrográficas (Stadtmüller, 1987). La captación de agua aumenta con la precipitación horizontal generada por la condensación de la neblina en la masa forestal, la materia orgánica del suelo funciona como una esponja que retiene la humedad y de esta manera se mantiene la recarga de los mantos acuíferos y un flujo continuo de agua de buena calidad, lo que resulta en un aporte muy importante a la hidrología local y regional. La protección del suelo contra la erosión en terrenos con fuertes pendientes, ejercida por la cubierta boscosa, es otro servicio ambiental de vital importancia. Un tercer servicio ambiental que proporciona el bosque mesófilo de montaña es la captura y acumulación de carbono retenido en la biomasa de las plantas y la materia orgánica del suelo (Doumenge *et al.*, 1995).

Como ya se señaló, las comunidades bióticas del bosque mesófilo de montaña albergan un gran número de especies que dependen de este hábitat para su conservación. Además de las especies de plantas, estos bosques contienen numerosas especies de aves (Santana, 2000), entre las cuales sobresalen algunas como el pájaro bandera o coa (*Trogon mexicanus*, emparentado con los quetzales), la gallina de monte (*Dendrortyx macroura*) y crácidos como el choncho (*Penelope purpurascens*). En el bosque mesófilo habitan especies de mamíferos grandes como jabalíes, venados, leoncillos, ocelotes, tigrillos, linceos, pumas y jaguares. La diversidad promedio de los mamíferos, es más alta en los bosques mesófilos que en cualquier otro tipo de hábitat en México (Fa y Morales, 1993).

1.2. Conservación del bosque mesófilo de montaña

La diversidad biológica y las funciones ecológicas generadoras de servicio ecosistémicos fundamentales para las sociedades humanas, hacen que estos bosques sean considerados como prioritarios para la conservación (Challenger, 1998). Sin embargo, se trata de ecosistemas amenazados a nivel mundial por la deforestación, la fragmentación de la superficie remanente y las presiones por el uso de sus recursos.

La explotación forestal sin un manejo adecuado, el desmonte para establecer cultivos agrícolas y pastos para la ganadería (Jardel, 1991), la expansión urbana y el cultivo de café (Williams-Linera *et al.*, 2002), el efecto de los incendios forestales que pueden ser severos en años de sequía (Absjornsen y Gallardo, 2004), son algunos de los factores que han generado el deterioro y la disminución de la superficie de los bosques mesófilos de montaña (Challenger, 1998).

Con el fin de conservar y estudiar este tipo de vegetación, se han establecido en México varias reservas de la biosfera tales como El Cielo en Tamaulipas, Sierra de Manantlán en Jalisco y Colima, El Triunfo y La Sepultura en Chiapas, y Sierra Gorda en Querétaro, entre otras. También se han puesto en marcha acciones muy importantes de conservación de estos bosques en áreas protegidas por comunidades agrarias, por ejemplo en la Sierra Norte de Oaxaca. Sin embargo, el estado de conservación actual del bosque mesófilo de montaña es preocupante y es probable que menos de la mitad de su superficie esté bien conservada (Challenger, 1998).

La distribución actual del bosque mesófilo en las diferentes regiones de México, se presenta en fragmentos discontinuos y de tamaño relativamente pequeño. Esto puede implicar un serio problema de conservación, debido al aislamiento de las poblaciones de plantas y animales, su especificidad de hábitat, las condiciones de regeneración natural, y la influencia de perturbaciones humanas (Santiago *et al.*, 2002). El entendimiento de los efectos de la fragmentación sobre la composición de especies arbóreas y la estructura del bosque mesófilo, es importante para definir estrategias de conservación y restauración, así como para definir prácticas sustentables de silvicultura.

1.3. Fragmentación y efecto de borde

La transformación de los bosques debido a las actividades humanas es una de las principales causas que amenazan a la conservación de la diversidad biológica (Primack, 1993; Hunter, 1996). Una de las consecuencias de la deforestación (que es la reducción neta de superficie forestal), es la formación de fragmentos en la extensión original de los bosques, que quedan rodeados por una matriz de paisaje transformado en terrenos de cultivo, potreros, centros de población y matorrales o bosques secundarios (Curtis, 1956; Harris, 1984; Wilcove *et al.* 1986; Lindenmayer y Franklin, 2002).

Esto tiene varios efectos sobre las comunidades bióticas y las poblaciones de plantas y animales del hábitat fragmentado, por varias razones (Harris, 1984; Wilcove *et al.* 1986; Laurance y Bierregaard, 1997; Lindenmayer y Franklin, 2002): (a) en el borde entre los fragmentos y la matriz circundante se modifican las condiciones ambientales (por ejemplo hay una mayor entrada de luz al piso del bosque y cambios extremos de la temperatura y la humedad del aire y el suelo durante el día), lo que favorece positivamente a algunas especies (como las plantas heliófilas o especies de fauna como venados y jabalíes) pero afecta negativamente a otras especies que dependen de las condiciones del interior del bosque (como las plantas del sotobosque, las epífitas y numerosas especies de aves); (b) en el borde aumentan las tasas de depredación y parasitismo sobre las aves, así como la invasión de plantas exóticas; (c) se reduce la superficie de hábitat adecuado para mantener poblaciones viables de muchas de las especies del interior del bosque; (d) se afectan los movimientos de la fauna y la dispersión de los propágulos de las plantas entre los fragmentos, así como el

intercambio genético entre las poblaciones de una misma especie con consecuencias sobre la diversidad genética y de especies, y (e) se incrementa la susceptibilidad a los efectos de perturbaciones como vientos fuertes, tormentas e incendios. Todo esto trae a la larga consecuencias sobre la composición de especies, la estructura de la vegetación y el tamaño de las poblaciones y su viabilidad (esto es, su supervivencia a largo plazo).

La figura 1.1 ejemplifica los efectos de la fragmentación sobre una población del interior de un bosque. Los efectos negativos sobre la conectividad, la condición de borde, la disponibilidad de hábitat y el tamaño y viabilidad de la población, aumentan con una mayor fragmentación.

La observación de los efectos de la fragmentación ha motivado la investigación para tratar de entender las consecuencias del aislamiento de poblaciones, de la influencia del tamaño de los parches o fragmentos de hábitat remanente en las especies y comunidades, de los cambios en la estructura y composición del hábitat a través del tiempo, y de otros fenómenos relacionados. En este proceso se tiene por consecuencia un patrón de cambio de la condición original en: (a) reducción en la cantidad de hábitat total, (b) incremento en el número de fragmentos, (c) incremento en el aislamiento de los parches, y (d) disminución en los tamaños de fragmentos. Aunada a la disminución de la superficie forestal total, la fragmentación provoca un aislamiento progresivo entre los fragmentos de bosque dentro de un paisaje. Los fragmentos difieren del hábitat original en dos importantes aspectos (Figura 1.2): (a) tienen una mayor cantidad de borde respecto al área de hábitat de interior, y la proporción de borde aumenta conforme los fragmentos son más pequeños, y (b) el centro de cada fragmento está más cercano a un borde (Kattan, 2002).

La creación de bordes o transiciones entre el bosque y la matriz de hábitat circundante, origina cambios en las condiciones bióticas y abióticas, tanto, dentro como fuera del bosque. Estas transiciones pueden ser “abruptas” o “suaves”, dependiendo de las diferencias entre los fragmentos y la matriz; por ejemplo un borde abrupto se da en el caso de un bosque rodeado de cultivos, y un borde suave se observaría en el caso de un bosque maduro rodeado por bosques secundarios. Los bordes son permeables y permiten el intercambio de energía, materia y organismos a través de los hábitats adyacentes. Estos cambios y flujos son denominados “efectos de borde” (Murcia, 1995), y pueden tener consecuencias negativas para

las especies del interior del bosque, aunque también crean condiciones que favorecen a otras especies, sobre todo cuando estas utilizan distintos tipos de hábitat. Por ejemplo los venados encuentran en los claros adyacentes al bosque forraje abundante y cubierta de escape o refugio en el bosque vecino, y las aves rapaces pueden perchar en las ramas de los árboles y cazar a sus presas en las áreas abiertas adyacentes; la generación de efecto de borde ha sido una práctica común en el manejo de fauna silvestre de interés cinegético (Leopold, 1933).

El impacto del efecto de borde se mide por (1) la intensidad o magnitud del cambio en variables como la luz que llega al suelo, la temperatura y la humedad del aire y del suelo y (2) la penetración, o distancia máxima, a la que se detecta el efecto (por ejemplo, en la composición de especies), medida del borde hacia el interior del fragmento de bosque (Kattan, 2002).

Los efectos de borde pueden ser de tres clases: (a) efectos abióticos, que comprenden cambios en las condiciones físicas causados por su proximidad a la matriz, como son los cambios microclimáticos (Williams-Linera, 1993; Kapos *et al.*, 1997); (b) efectos biológicos directos, que comprenden cambios en la distribución y abundancia de especies o recursos (por ejemplo producción de frutos) y que son causados directamente por los cambios en las condiciones ambientales cerca del borde; y (c) efectos biológicos indirectos, que comprenden cambios en las interacciones entre especies, tales como depredación, competencia, dispersión de semillas o herbivoría (Murcia, 1995).

El impacto de los efectos de borde depende del tamaño y la forma del fragmento, ya que la relación entre el área total del fragmento y su perímetro determinan que la proporción borde-interior aumente cuando los fragmentos son más pequeños (Figura 1.2). Por lo tanto, a medida que el tamaño del hábitat disminuye, un porcentaje mayor del área se vuelve hábitat de borde. El mismo efecto ocurre cuando la forma del hábitat se hace más alargada. Los hábitats con forma alargada y angosta tienen más borde que aquellos con formas más redondeadas y anchas (Kattan, 2002).

La teoría actual de la conservación biológica (véase por ejemplo Primack, 1993 y Hunter, 1996) plantea que pérdida de hábitat y la fragmentación influyen en la dinámica de las poblaciones de por lo menos cuatro tipos de especies que son sensitivas al aislamiento, el tamaño del área, los cambios físicos y bióticos, y la influencia de la competencia con

especies invasoras o parásitas. El aislamiento es consecuencia de barreras creadas por la nueva matriz de hábitat alrededor de los fragmentos, que afecta especialmente a anfibios, reptiles, pequeños mamíferos y plantas con semillas que no se dispersan a distancia o que no pueden germinar y sobrevivir en las condiciones de la matriz. El tamaño de la superficie de hábitat adecuado es crítico para las especies que requieren de áreas extensas, como es el caso de los grandes depredadores. Los cambios físicos relacionados a los bordes, como los cambios en el microclima –por ejemplo fluctuaciones abruptas de la temperatura y la humedad – a los cuales no están adaptadas las especies, afectan a aquellas que requieren de las condiciones ambientales del interior del bosque. Las especies colonizan los bordes y son favorecidas por las condiciones ambientales de estos, como es el caso de depredadores, parásitos, y plantas exóticas invasoras que pueden desplazar a las especies del interior del bosque.

Las consecuencias ecológicas de la fragmentación y el efecto de borde han sido estudiadas desde hace tiempo (véanse por ejemplo los trabajos pioneros de Leopold, 1933, y Curtis, 1956), y numerosos estudios ecológicos han documentado sus implicaciones para la conservación de la biodiversidad y el manejo forestal (por ejemplo Peterken, 1981; Janzen, 1986; Hunter, 1996; Lindenmayer y Franklin, 2002). Estas cuestiones son especialmente importantes para la conservación y restauración del bosque mesófilo de montaña.

1.4. Estudios en el bosque mesófilo en la Sierra de Manantlán

En la Estación Científica Las Joyas (ECLJ) de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, en el suroeste del Estado de Jalisco, se ha desarrollado desde hace dos décadas un programa de investigación sobre la diversidad y dinámica de ecosistemas forestales con un enfoque aplicado a la conservación, restauración y aprovechamiento sustentable del bosque mesófilo de montaña y los bosques de pinos y encinos (Santana *et al.*, 2004). Uno de los temas de estudio se centra en el entendimiento de los patrones de vegetación (cobertura y distribución de tipos de vegetación en relación con las condiciones físico geográficas y la influencia humana) y su dinámica de cambio a escala del paisaje (Jardel *et al.*, 2004a, 2004b), así como de los procesos de regeneración natural, sucesión y dinámica de rodales (Saldaña y Jardel, 1991; Sánchez y García, 1993; Jardel *et al.* 2004c) y la

influencia de perturbaciones antropogénicas (Jardel, 1991, 1998). El bosque mesófilo de montaña de la ECLJ, considerado como un hábitat prioritario para la conservación en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (Jardel, 1992; INE, 2000), ha sido caracterizado en los trabajos de Jardel *et al.* (1993) y Santiago *et al.* (1993, 2002). En el presente trabajo se aborda el estudio de la fragmentación y el efecto de borde sobre la diversidad florística del bosque mesófilo de montaña de la ECLJ.

Como área de estudio Las Joyas presenta condiciones particularmente interesantes para evaluar los efectos de la fragmentación, debido a la historia del sitio. Antes del establecimiento de la estación científica, a finales de 1984 y de la reserva de la biosfera en 1987, el área de estudio estuvo dedicada a actividades agrícolas, ganaderas y de explotación forestal (Jardel, 1991); debido a estos factores, sus bosques estaban disminuyendo en superficie y fragmentándose, pero posteriormente y gracias a la protección del área, esta situación se ha revertido con el aumento de la superficie con cobertura boscosa (Jardel *et al.* 2004b). Los estudios de largo plazo sobre la dinámica de la vegetación indican que en sitios húmedos las especies latifoliadas del bosque mesófilo de montaña colonizan el sotobosque de los rodales secundarios de pino. Los pinos se comportan como especies pioneras que se establecen en los claros abiertos por desmontes, cortas intensivas e incendios severos, y a través del tiempo son reemplazados por las latifoliadas que llegan a dominar en las etapas sucesionales avanzadas (Jardel, 1991; Saldaña y Jardel, 1991; Sánchez y García, 1993; Jardel *et al.* 2004b). En los matorrales y herbazales secundarios el establecimiento del renuevo de especies del bosque mesófilo de montaña es más lento. Las prácticas de manejo implementadas en el área (exclusión del pastoreo y la tala, y prevención de incendios y manejo del fuego) han tenido el propósito de restaurar la cobertura de bosque mesófilo de montaña y bosque de pino-encino, dejando operar los procesos naturales de regeneración y sucesión (Jardel, 1992).

1.5. Planteamiento del problema de estudio y objetivos

Como resultado de las acciones de protección y manejo de la Estación Científica Las Joyas y el área circundante, se ha observado una recuperación de su cobertura boscosa (Jardel 2004a). En consecuencia, las condiciones de fragmentación del bosque mesófilo de

montaña han cambiado con el tiempo: la superficie de este bosque se ha recuperado ligeramente, el área cubierta por bosques de pino-encino y pino-latifoliadas ha aumentado, y se ha reducido la cobertura de matorrales y herbazales secundarios. A partir de estas observaciones se planteó como problema de estudio analizar las implicaciones de estos cambios en la fragmentación a escala del paisaje y en las condiciones de estructura y composición de la vegetación a través de bordes entre el bosque mesófilo de montaña y la vegetación adyacente, tanto de bosque de pino como de matorrales y herbazales secundarios.

Se plantearon los siguientes objetivos:

a) Objetivo general

Contribuir al conocimiento de los efectos de la fragmentación sobre la diversidad florística en ecosistemas forestales, a través del estudio de las variaciones en la estructura, composición florística y diversidad de la vegetación a lo largo de bordes entre el bosque mesófilo de montaña y bosque de pino-encino y matorrales-herbazales secundarios, con un enfoque aplicado a la conservación y restauración.

b) Objetivos particulares

b.1. Describir cuantitativamente los cambios en la cobertura y fragmentación del bosque mesófilo de montaña de la Estación Científica Las Joyas y áreas adyacentes entre 1970 y 2000.

b.2. Caracterizar y comparar la composición, riqueza y abundancia de especies de plantas y la estructura de tamaños y área basal del estrato arbóreo en diferentes tipos de bordes entre BMM y bosque de pino-latifoliadas (bordes *suaves*, bosque-bosque) y matorrales y herbazales secundarios (bordes *abruptos*, bosque-claros) en la Estación Científica Las Joyas, y su relación con la variación de condiciones microclimáticas y edáficas a través de los bordes.

b.3. A partir de los resultados obtenidos, contribuir a la generación de recomendaciones de manejo para la conservación y restauración del BMM en el área de estudio.

En la primera parte de esta tesis (capítulo 2) se analizan los cambios ocurridos entre 1972 y 2000 en el área cubierta por bosque mesófilo de montaña y su grado de fragmentación. En la segunda parte (capítulo 3) se analiza el cambio en la composición de especies, la estructura de la vegetación y las condiciones de microclima y suelos a través de bordes entre bosque mesófilo de montaña y bosque de pino-encino (bordes *suaves*, bosque/bosque) y entre bosque mesófilo de montaña y matorrales secundarios (bordes *abruptos*, bosque/claros). Las implicaciones de los patrones observados en ambos tipos de bordes son discutidas considerando que su entendimiento es relevante para definir prácticas adecuadas de conservación de la biodiversidad, restauración ecológica y aprovechamiento forestal sustentable.

1.6. Literatura citada

- Asbjornsen, H. y C. Gallardo H. 2004. Impacto de los incendios de 1998 en el bosque mesófilo de montaña en Los Chimalapas, Oaxaca. En: L. Villers R. y J. López-Blanco (Eds.). *Incendios forestales en México*. Centro de Ciencias de la Atmósfera, UNAM. México D.F. Pp. 125-146.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México*. CONABIO-UNAM-Sierra Madre. México, D.F. 847 p.
- Curtis, J.T. 1956. The modification of mid-latitude grasslands and forests by man. In: Thomas, W.L. (ed.) *Man's role in changing the face of the Earth*. University of Chicago Press. Pp. 721-736.
- Doumenge, C., D. Gilmour, M.P. Ruiz y J. Blockhus. 1995. Tropical montane cloud forests: conservation status and management issues. Pp. 24-37. In: L.S. Hamilton, J.O. Juvik and F.N. Scatena (Eds.). *Tropical Montane Cloud Forests*. Springer-Verlag. Nueva York, 407 p.
- Fa, J.E. y L.M. Morales. 1993. Patterns of mammalian diversity in Mexico. En: T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (Eds.) *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford University Press. Nueva York, E.U.A. Pp. 319 -361
- Graham, A. 1976. Studies in Neotropical paleobotany II. The Miocene communities of Veracruz, México. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 63:787-842
- Halfpiter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Ann. Rev. Entomol.* 32:95-114
- Harris, L.D. 1984. *The Fragmented Forest*. Chicago Univ. Press. Chicago, Ill. E.U.A.

- Hunter, M.L. 1996. *Fundamentals of conservation biology*. 2nd. Edition Blackwell Science. Massachusetts, USA 482 p.
- Janzen, D. 1986. The eternal external threat. In: Soule, M. (ed.). *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer, Massachusetts, E.U.A. Pp. 286-302.
- Jardel P., E.J. (Coord.) 1992. *Estrategia para la conservación de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán*. Editorial Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jal. 315 p.
- Jardel P., E.J., A.L. Santiago P. y M.E. Muñoz M. 1993. El bosque mesófilo de montaña de la Sierra de Manantlán. *Tiempos de Ciencia* 30: 20-28.
- Jardel, E.J., E. Ezcurra, R. Cuevas-Guzmán, A.L. Santiago-Pérez., A.L., y P. Cruz C. 2004a. Vegetación y patrones del paisaje. En: Cuevas R. y Jardel E. (Eds.) *Flora y Vegetación de la Estación Científica Las Joyas*. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jal., México. Pp. 67-115
- Jardel P., E.J., A.L. Santiago P., C. Cortés M. y F. Castillo N. 2004b. Sucesión y dinámica de rodales. En: Cuevas R. y Jardel E. (Eds.) *Flora y vegetación de la Estación Científica Las Joyas*. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jal., México. Pp. 179-203.
- Kapos, V., E. Wandelli, J.L. Camargo and G. Gislene. 1997. Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in central Amazonia. Pp. 33-44. In: Laurance, W.F. y R.O. Bierregaard. 1997. *Tropical forest remnant: ecology, management and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press. Chicago, Illinois, E.U.A.
- Kattan, G.H. 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. Pp. 561 - 590. En: M. R. Guariguata y G. H. Kattan (editores) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ). Costa Rica. 692 p.
- Laurance, W.F. y R.O. Bierregaard. 1997. *Tropical forest remnants: Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities*. University of Chicago Press. Chicago, Illinois, E.U.A. 616 p.
- Leopold, A. 1933. *Game management*. Charles Scribner's Sons. Nueva York, E.U.A. 481 p.
- Lindenmayer, D.B. y J.F. Franklin. 2002. *Conserving forest biodiversity*. Island Press. Washington D.C., E.U.A. 351 p.
- Mittermeir, R.A., P.R. Gil y C.G. Mittermeir. 1997. *Megadiversity: Earth's biologically wealthiest nations*. Conservation International, Washington, D.C.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10:58-62.
- Peterken, G. 1981. *Woodland conservation and management*. Chapman and Hall, London, UK. 328 p.
- Primack, R.B. 1993. *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts, E.U.A. 564 p.

- Puig, H. 1974. *Végétation de la Huasteca, Mexique*. Mission Archéologique et Ethnologique Française au Mexique. México, D.F. 531 pp.
- Raven, P.H. y D.I. Axelrod. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61:539-673
- Rabinowitz, D., S. Cairns y T. Dillon. Seven forms of rarity and their frequency in the Flora of the British Isles. En: Soule, M. (ed.). *Conservation Biology, the science of scarcity and diversity*. Sinauer, Massachusetts, E.U.A. Pp. 182-204
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México D.F., México.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana* 35:25-44.
- Saldaña-Acosta, A. y E.J. Jardel. 1991. Regeneración natural del estrato arbóreo en bosques subtropicales de montaña en la Sierra de Manantlán, México: estudios preeliminares. *Biotam* 3(3): 36-50.
- Sánchez-Velásquez, L.R. y E. García-Moya. 1993. Sucesión forestal en la Sierra de Manantlán, Jal., México: bosque mesófilo de montaña y bosque de *Pinus*. *Agrociencia serie recursos naturales* 3(1): 7-26.
- Santana C., E. 2000. Dynamics of understory birds along a cloud forest successional gradient. Tesis de Doctorado. University of Wisconsin-Madison. E.U.A.
- Santana, E., E. Jardel, F. Hernández V., R. Cuevas, D. Partida, L. Iñiguez y L. Rivera. 2004. Investigación y educación en un área natural protegida. En: Cuevas R. y Jardel E. (Eds.) *Flora y Vegetación de la Estación Científica Las Joyas*. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jal., México. Pp. 9-35.
- Santiago P., A.L. y E.J. Jardel. 1993. Estructura y composición del bosque mesófilo de montaña de la Sierra de Manantlán. *Biotam* 5(2):13-26
- Santiago P., A.L., E.J. Jardel P y R. Cuevas G. 2002. Rareza y conservación de especies arbóreas de bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, México. *Ibugana* 10 (1-2): 5-22
- Santiago P., A.L., E.J. Jardel P., R. Cuevas G. y F. M. Huerta-Martínez. 2005. Diversidad en bordes de bosque mesófilo de montaña, Sierra de Manantlán, México. Memorias del VII Congreso Mexicano de Recursos Forestales. Universidad Autónoma de Chihuahua-Sociedad Mexicana de Recursos Forestales, A.C. Chihuahua, Chihuahua, México. Pp. 63-64.
- Stadtmüller, T. 1987. *Los bosques nublados en el trópico húmedo*. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica.
- Tallis, J.H. 1991. *Plant community history*. Chapman and Hall. Londres, Reino Unido. 398 p.
- Toledo, V.M. 1982. Pleistocene Changes of Vegetation in Tropical Mexico. En: G.T. Prance (Ed.). *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press. Nueva York, EUA, pp. 93-111.

- Wilcove, D.S., C.H. McLellan, and A.P. Dobson. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. En: Soule, M. (ed.). *Conservation Biology, the science of scarcity and diversity*. Sinauer, Massachusetts, E.U.A. Pp. 237-256
- Williams-Linera, G. 1993. Vegetación de bordes de un bosque nublado en el Parque Ecológico Clavijero, Xalapa, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* 41:443-453
- Williams-Linera., G, R.H. Manson y E. Isunza V. 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(1):73-89
- Wolfe, J.A. 1985. Distribution of major vegetation types during the Tertiary. En: E.T. Sundquist y W.S. Broecker (Eds.) *The carbon cycle and atmospheric CO₂: natural variations Archean to present*. American Geophysical Union. Washington D.C., EUA. Pp. 357-375

1.7. Figuras

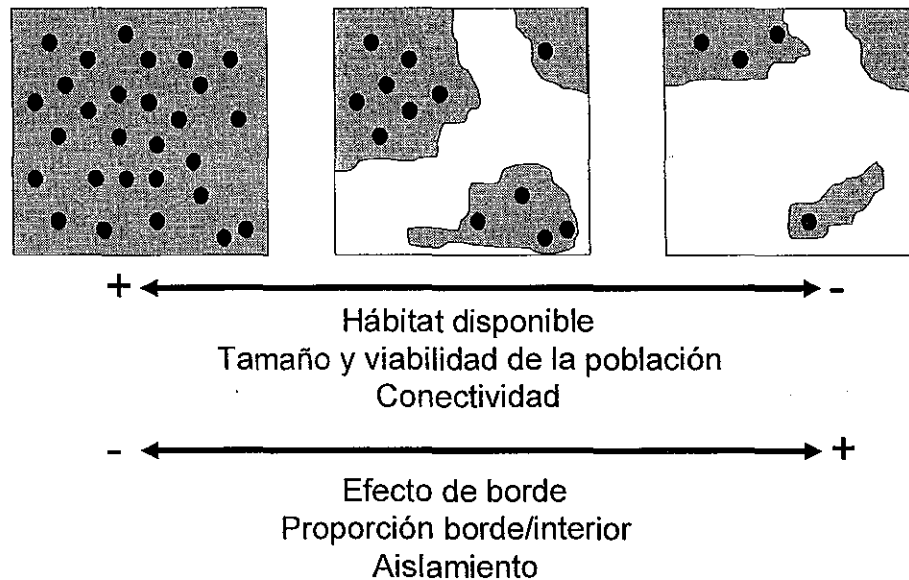
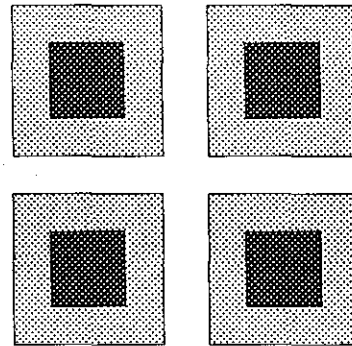
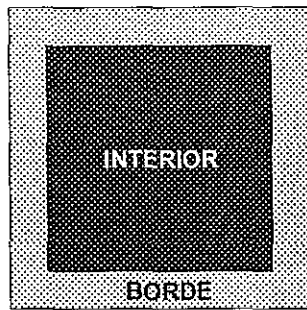


Figura 1.1. Efectos de la fragmentación sobre las condiciones de hábitat y la población de una especie (representada por los puntos).



Hábitat continuo = 6400 ha (100%)
Interior = 3600 ha (56%)
Borde = 2800 ha (44%)

Hábitat fragmentado = 6400 ha (100%)
Interior = 1600 ha (25%)
Borde = 4800 ha (75%)

Figura 1.2. Ejemplo del aumento de la proporción de la superficie de borde e interior entre el hábitat original (continuo) y un hábitat dividido en cuatro fragmentos, el conjunto de los cuales representa la misma superficie.

CAPÍTULO 2

CAMBIO EN LA FRAGMENTACIÓN DEL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA EN LA ESTACIÓN CIENTÍFICA LAS JOYAS, JALISCO, MÉXICO

2.1. Introducción

La importancia de los bosques latifoliados húmedos de las montañas tropicales y subtropicales del mundo –denominados genéricamente bosques de niebla (Stadmüller, 1987) y en México bosques mesófilos de montaña (Rzedowski, 1978) –es reconocida por su diversidad biológica y su papel hidrológico (Challenger, 1998; Kapelle y Brown, 2001). No obstante, estos bosques presentan altas tasas de deforestación, superiores a las de otros tipos de vegetación de la región intertropical (Doumenge *et al.*, 1995; Cayuela *et al.*, 2006).

En México, el bosque mesófilo de montaña ocupa una superficie menor al 1% del territorio nacional y presenta una distribución dispersa en las cadenas montañosas del país (Challenger, 1998). A pesar de su reducida extensión, se estima que alberga entre el 10 y el 12% de las especies de plantas vasculares de México (Rzedowski, 1996). Este tipo de vegetación presenta además características únicas por su mezcla de especies de afinidades holárticas y neotropicales (Miranda y Sharp, 1950; Puig, 1974; Rzedowski, 1978; Jardel *et al.*, 1993). Considerando su riqueza de especies y unicidad, así como su papel en la protección de cuencas y la regulación del ciclo hidrológico, el bosque mesófilo de montaña es considerado a nivel nacional como un hábitat prioritario para la conservación (Challenger, 1998).

Este tipo de bosque tuvo una distribución más amplia en el pasado remoto. Se considera que el bosque mesófilo de montaña actual, cuyo estrato arbóreo está compuesto principalmente por elementos derivados de la geoflora Arcto-Terciaria, compartidos a nivel de géneros y familias con los bosques deciduos templados de Norteamérica y Eurasia, tiene su origen en los bosques templado-cálidos y húmedos que durante el Mioceno (5-23 Ma antes del presente) cubrían grandes extensiones en el hemisferio norte (Wolfe, 1985; Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977; Tallis, 1991). La extensión de los

bosques y su distribución han variado a escala continental debido a los cambios climáticos que han ocurrido en el período que va desde el Mioceno al Holoceno (Graham, 1976; Tallis, 1991; Toledo, 1982). En las condiciones ambientales del presente, las mayores extensiones del bosque mesófilo de montaña se distribuyen en condiciones de clima semicálido a templado húmedo y muy húmedo, y se encuentran principalmente en las montañas de la vertiente del Golfo de México y de Chiapas, donde se presentan condiciones de elevada precipitación pluvial y neblinas frecuentes. En la vertiente del Pacífico (Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Occidental y parte del Eje Neovolcánico Transversal), donde las condiciones son relativamente más secas, se encuentran asociados sobre todo a condiciones del relieve que permiten la acumulación de humedad, como barrancas y depresiones del terreno (Rzedowski, 1978; Jardel *et al.*, 1993; Vázquez *et al.*, 1995; Challenger, 1998). En estas condiciones la distribución del bosque mesófilo de montaña tiende a ser fragmentada, encontrándose sus rodales rodeados por una matriz de bosques de coníferas y encinos, con los cuales están relacionados a través de la formación de ecotonos y procesos de sucesión (Jardel *et al.* 2004a, 2004b).

Las condiciones naturales de fragmentación del bosque mesófilo de montaña han sido afectadas por la influencia humana a través de los efectos de la deforestación y la transformación de la matriz del paisaje. Las condiciones del clima de las zonas templado húmedas han sido atractivas para los asentamientos humanos y buena parte del área de distribución potencial del bosque mesófilo de montaña presenta actualmente altas densidades de población (Rzedowski, 1978). En las condiciones de montaña, los valles intermontanos presentan suelos relativamente aptos para la agricultura, por lo que muchas de las áreas ocupadas por el bosque mesófilo de montaña fueron convertidas a terrenos de cultivo agrícola y pastizales para la ganadería; muchas de estas áreas han sido también convertidas a plantaciones cafetaleras (Rzedowski, 1978; Jardel, 1991; Challenger, 1998; Williams-Linera *et al.*, 2002). En consecuencia este tipo de vegetación se encuentra marcadamente reducido en extensión y fragmentado, por lo que para su conservación y restauración es importante entender los efectos de procesos como la fragmentación y el papel de la vegetación de su matriz circundante en su composición florística, diversidad, estructura y dinámica.

La fragmentación es considerada como una consecuencia de la deforestación y como uno de los factores que amenazan a la biodiversidad (IUCN, 1980; Primack *et al.*, 2001). La fragmentación del hábitat es definida como un proceso durante el cual “un área extensa y continua de hábitat es reducida y dividida en dos o más fragmentos de un área total más pequeña, aislados uno de otros por una matriz de hábitat diferentes a la original” (Wilcove *et al.*, 1986; Hunter, 1996; Bennett, 1999; Primack *et al.*, 2001). Con la fragmentación se reduce la superficie de hábitat adecuado disponible para las especies que requieren de las condiciones de interior del bosque, lo cual tiene a su vez consecuencias sobre el tamaño de sus poblaciones y su viabilidad (Murcia, 1995; Kattan, 2002). Se reduce también la conectividad entre las porciones de hábitat y el flujo genético entre las poblaciones que quedan aisladas en los parches remanentes de la vegetación original (Murcia, 1995).

El proceso de fragmentación de hábitat tiene tres componentes en la configuración del paisaje: (a) una pérdida generalizada de hábitat; (b) una disminución en el tamaño de los fragmentos de hábitat que subsisten; y (c) un mayor aislamiento o pérdida de conectividad de los parches del hábitat fragmentado (Harris, 1984; Wilcove *et al.* 1986). La identificación de las consecuencias de cada componente por separado permite entender los impactos de la fragmentación, pero es importante reconocer que están íntimamente relacionados entre sí como parte del proceso de cambio de hábitat (Bennett, 1999).

Los cambios en patrones de paisaje que se generan con la fragmentación se pueden identificar y describir midiendo atributos tales como el área total del hábitat natural remanente, la distribución de frecuencias de clases de tamaño de los fragmentos, las formas de los fragmentos, la distancia media entre fragmentos y el nivel de contraste entre los parches de hábitat y las condiciones y uso de la matriz circundante (Forman y Godron, 1986). La mayoría de las medidas o índices de fragmentación, y otras medidas relacionadas como la cantidad o proporción de borde respecto al interior de los parches de hábitat, se derivan de los tres componentes mencionados arriba. Fahrig (2003) menciona que existen al menos 40 mediciones de fragmentación relacionadas con la cantidad de hábitat; en este sentido, sugiere distinguir el concepto de fragmentación cuando se refiere a la separación del hábitat (aislamiento), de lo que es pérdida de hábitat (deforestación en el caso de hábitat forestal).

Una de las consecuencias de la fragmentación es la creación de bordes. En términos generales los bordes se han definido como la interfase o transición entre diferentes tipos de ecosistemas, y en su origen o formación pueden ser de dos tipos: bordes creados o inducidos y bordes naturales (Harper *et al.*, 2005). Los primeros se forman como resultado de un disturbio natural (fuego, viento, plagas) o antrópico (tala, desmontes, potreros). Los segundos, se definen como los límites naturales entre ecosistemas forestales o entre dos bosques de composición y estructura contrastante, debido a cambios marcados en condiciones de geomorfología, suelos o clima. También se ha utilizado el término 'borde pronunciado o abrupto' para describir las situaciones en las que el nivel de contraste entre dos hábitats inhibe el desplazamiento de muchos organismos a través del borde (Wiens *et al.*, 1985). A su vez, los límites naturales con frecuencia son 'bordes difusos o suaves' a través de los cuales la composición y estructura de la vegetación tienen una transición gradual entre clases de bosques, formando ecotonos.

Una gran cantidad de estudios han documentado una serie de cambios, que se dan en los bordes, tanto en los procesos físicos como en los biológicos. Estos abarcan cambios en condiciones microclimáticas de velocidad del viento, temperatura, humedad, radiación solar, nutrientes y otras propiedades de los suelos, distribución y abundancia de las especies de interior, invasión y competencia de parte de organismos en tierras circundantes, niveles elevados de depredación y parasitismo e incursión y perturbación humanas (Lovejoy *et al.*, 1986; Murcia, 1995; Laurance *et al.*, 1997; Gascon *et al.*, 1999; Williams-L. *et al.*, 1998; Kattan, 2002).

Algunos estudios teóricos y empíricos sugieren que los efectos de la fragmentación sobre la diversidad biológica pueden ser tanto negativos como positivos. Fahrig (2003) señala que los efectos negativos son debidos a dos causas principales: (a) un mayor número de fragmentos pequeños no son aptos para mantener poblaciones mínimas típicas de interior y estas mismas son incapaces de atravesar la matriz circundante a los fragmentos; (b) paisajes más fragmentados contienen más borde para una cantidad de hábitat dada, esto implica efectos negativos en interacciones específicas como el incremento de depredación de aves de interior en bordes de bosques. Entre los efectos positivos se argumentan cuatro posibles razones: la tasa de inmigración será mayor cuando el paisaje integre un gran número de fragmentos pequeños, que cuando contenga un menor número de fragmentos

grandes, en situaciones cuando la densidad de población sea determinante; cuando la cantidad de hábitat se mantiene constante el incremento en fragmentación implica distancias menores entre fragmentos; muchas especies requieren más de un tipo de hábitat en su ciclo de vida, por lo cual la estructura del paisaje con mayores fragmentos pequeños y más borde contendrá mayor nivel de interdigitación de diferentes tipos de hábitats, a lo que se ha llamado “complementación de paisaje”; y por último, la fragmentación puede ser un factor que beneficia la abundancia o distribución de algunas especies favorecidas por las condiciones de borde.

El presente trabajo se llevó a cabo con el propósito de conocer el estado de fragmentación y el efecto de borde en el bosque mesófilo de montaña de la Estación Científica Las Joyas (ECLJ), en la parte centro-oeste de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (RBSM). La conservación del bosque mesófilo de montaña es una cuestión prioritaria en esta área protegida (Jardel, 1992; Jardel *et al.*, 1993; INE, 2000). La ECLJ fue protegida desde 1984 y a partir de 1987 quedó incluida dentro de la RBSM. Un resultado de esta protección ha sido el aumento de la superficie boscosa del área (Jardel *et al.*, 2004b). Se plantearon las siguientes preguntas: ¿Qué tan fragmentado está el bosque mesófilo de montaña de la ECLJ? ¿Qué tan importante es el efecto de borde (i.e. la porción borde-interior) del bosque mesófilo? ¿Ha variado el grado de fragmentación, la proporción borde-interior, y la proporción de bordes suaves (bosque-bosque) y abruptos (bosque-claros) a través del tiempo?

2.2. Área de estudio

El área de estudio comprende un cuadrángulo de 3,600 ha, ubicado entre los 19°34'14"-19°37'30" de latitud norte y 104°14'49"-104°18'16" de longitud oeste, en el centro del cual se localiza la Estación Científica Las Joyas (ECLJ), dentro de los municipios de Autlán de Navarro y Cuautitlán de García Barragán, en el estado de Jalisco (Figura 2.1). La ECLJ es un terreno con 1257 ha de extensión establecido como área protegida y sitio de investigación ecológica de largo plazo a mediados de la década de 1980 (Santana *et al.*, 2004). Se extiende entre los 1850 – 2240 m snm, sobre suelos derivados de rocas ígneas extrusivas del Terciario.

El clima es templado subhúmedo con verano cálido (Ca en la clasificación de Köppen modificada por García, 1973) en la mayor parte del área, con transición al semicálido subhúmedo, en las partes más bajas. El régimen de lluvias es de verano, con una precipitación pluvial media anual de 1826 mm y temperatura media anual de 15.5°C (Jardel *et al.*, 2004a).

La ECLJ presenta un paisaje complejo debido a una marcada variación de condiciones geológicas, geomorfológicas y de suelos que se reflejan en la notable diversidad de hábitats y riqueza de especies en un espacio relativamente reducido. En el área se han registrado 850 especies de plantas vasculares (Cuevas *et al.*, 2004). El relieve es abrupto y está caracterizado por laderas de montaña con fuertes pendientes y barrancas en la porción sur, y hondonadas o “joyas” (que dan su nombre al lugar) circundadas por cimas de montaña en la parte central del área (Jardel *et al.* 2004a).

La cubierta vegetal está formada principalmente por bosques dominados por pino y mezclados con encinos y otras latifoliadas, bosques de encino en los sitios más bajos (<1600 m snm) y cálidos, bosque mesófilo de montaña y matorrales y herbazales secundarios (Jardel *et al.*, 2004b). Los patrones de vegetación del área de estudio están determinados por las condiciones de geomorfología y suelos, a las cuales se ha sobrepuesto la influencia de perturbaciones naturales y antropogénicas tales como incendios forestales, deslizamientos de suelo, tormentas, desmontes agrícolas, ganadería y extracción de madera (Jardel, 1991, 1998; Jardel *et al.*, 2004b). El bosque mesófilo de montaña se encuentra asociado a geoformas cóncavas (hondonadas, barrancas y laderas bajas), con suelos profundos y húmedos (Ultisoles y Alfisoles; Martínez *et al.*, 1993) y sitios con bajos índices de perturbación antropogénica, y presentan características estructurales de bosques maduros o de “viejo crecimiento” (Jardel *et al.*, 2004b). En las mismas condiciones geomorfoedafológicas, pero en sitios perturbados por desmontes, tala o fuego, se encuentran rodales mixtos de pino-encino secundarios, con un subdosel o sotobosque dominado por especies de árboles latifoliados. Este tipo de rodales son considerados una etapa intermedia de la sucesión que lleva al desarrollo del bosque mesófilo de montaña (Jardel, 1991; Saldaña y Jardel, 1991; Sánchez y García, 1993; Jardel *et al.*, 2004b).

2.3. Métodos

El cambio en la cobertura y la fragmentación del bosque mesófilo de montaña en la Estación Científica Las Joyas fue analizado a través de la comparación de mapas de vegetación de 1972, 1990 y 2000 en un sistema de información geográfica. Los mapas de 1972 y 1990 fueron elaborados a partir de fotografía aérea de esas fechas, de escala aproximada 1:25,000 y 1:7,500, respectivamente, haciendo una restitución analógica sobre un mapa topográfico a escala 1:25,000 (Jardel *et al.*, 2004b). El mapa de vegetación de 2000 fue actualizado utilizando como base el mapa de 1990 y una imagen de satélite Landsat MSS de febrero del año 2000. La imagen de satélite sirvió para diferenciar las áreas cubiertas por bosque de los claros con herbazales y matorrales secundarios, y fue sobrepuesta al mapa de 1990, utilizando el programa *IDRISI 2.0* para Windows (Eastman, 1997). Los rodales de bosque fueron reclasificados con base en información obtenida a partir de recorridos de verificación de campo, asignándolos a las siguientes categorías: bosque mesófilo de montaña, bosque de pino-latifoliadas, bosque de pino-encino, vegetación secundaria (matorrales, herbazales y renuevo de pino) y afloramientos de roca o suelo desnudo (Figura 2.1).

Para el análisis de fragmentación del bosque mesófilo de montaña, las categorías de bosque de pino-latifoliadas y bosque de pino-encino se agruparon en una sola clase. Se utilizó también el mapa de vegetación potencial de Jardel *et al.*, (2004b) con fines de comparación de las condiciones observadas en 1972, 1990 y 2000 con una condición hipotética de la distribución potencial del bosque mesófilo de montaña en un paisaje no afectado por perturbaciones. Dicho mapa de vegetación potencial fue elaborado considerando la asociación entre los tipos de vegetación y las condiciones de geomorfología y suelos.

La fragmentación de un hábitat se puede medir en un paisaje considerando diferentes variables, entre otras la superficie y perímetro del hábitat, y la relación superficie/perímetro (Forman y Gordon, 1981; Burel y Baudry, 2002). Un hábitat fragmentado presenta una menor relación superficie/perímetro que un hábitat poco o no fragmentado. Se estimó la superficie y el perímetro del bosque mesófilo de montaña para cada mapa en el programa *IDRISI 2.0* para Windows (Eastman, 1997); la relación

superficie/perímetro fue utilizada como indicador del grado de fragmentación. Para estimar la proporción de superficie de interior de bosque respecto a la superficie de borde, se hizo un buffer dentro de los rodales de bosque mesófilo de montaña, asumiendo como borde una línea de 50 m de anchura, y se determinó también la superficie de contacto entre este tipo de vegetación y el bosque de pino (bordes *suaves*) y la vegetación secundaria (bordes *abruptos*).

2.4. Resultados

En el período de 28 años entre 1972 y 2000 se observó una notable recuperación de la superficie de bosque a expensas de una disminución de la superficie de claros con matorrales y herbazales secundarios o renuevo de pino. La cobertura total de bosques que en 1972 era de 2732.3 ha (75.9 % del área) aumentó a 3148.6 ha (87.5 %) en 1990 y a 3302.3 (91.7 %) en 2000. Entre 1972 y 1990 la superficie de bosque mesófilo de montaña había disminuido pasando de 682.9 ha a 653.2 ha, como consecuencia de desmontes agrícolas; para 2000 se observa una ligera recuperación de este tipo de vegetación, que alcanzó una cobertura de 656.4 ha. La superficie potencial de bosque mesófilo de montaña se estimó en el trabajo de Jardel *et al.* (2004b) en 1,064.7 ha (Cuadro 2.1).

El perímetro del área cubierta por bosque mesófilo de montaña también aumentó, pasando de 258.2 km en 1972 a 230.0 km en 2000; con esto se observa un aumento de la proporción superficie/perímetro, que pasó de 0.026 km²/km a 0.029 km²/km entre 1972 y 2000. La proporción de la superficie de interior de bosque respecto a borde con claros (matorrales y herbazales secundarios) pasó de 81.9 % a 90.9 % (Cuadro 2.1).

Con la recuperación de la superficie cubierta por bosque de pino-encino y pino-latifoliadas, se observó un aumento en la proporción de bordes suaves (bosque/bosque), mientras que la proporción de bordes abruptos entre bosque mesófilo de montaña y claros disminuyó (Figura 2.2). La proporción de bordes suaves pasó de 80.1 % a 90.2 %, mientras que la de bordes abruptos disminuyó de 19.9 % a 9.8% entre 1972 y 2000 (Cuadro 2.1).

2.5. Discusión

La mayor parte de los estudios sobre fragmentación se han realizado en áreas en proceso de deforestación y se han centrado principalmente en el estudio de los efectos de la formación de bordes abruptos, donde se presenta un marcado contraste entre los fragmentos de bosque remanente y la matriz circundante de paisaje transformado (Fahrig, 2003; Williams-L. *et al.*, 2002; Cayuela *et al.*, 2006). En el caso objeto de este estudio, se observa una situación diferente en la cual la cobertura boscosa de un área se ha venido recuperando a partir del establecimiento de un área protegida, la exclusión de factores de perturbación como desmontes, tala, pastoreo e incendios, y la acción de procesos de regeneración natural y sucesión (Jardel *et al.*, 2004a, 2004b).

Los resultados obtenidos indican una ligera recuperación de la superficie de bosque mesófilo de montaña y de la matriz circundante de bosques de pino, y una reducción de la superficie de claros con vegetación secundaria. El aumento de la proporción de la superficie de interior de bosque respecto al borde y de la relación superficie/perímetro, indica una menor fragmentación del bosque mesófilo de montaña. Sin embargo, aún en ausencia de perturbaciones antropogénicas como los desmontes, este tipo de vegetación presenta un patrón fragmentado, dadas las condiciones físico-geográficas del área de estudio; estos bosques se encuentran asociados a hondonadas y cañadas (geformas cóncavas y suelos húmedos; Jardel *et al.*, 2004b), y sus rodales tienden a ser de forma alargada y a presentar un patrón de forma dendrítica, determinada por la geomorfología y el patrón de drenaje. Solo en las hondonadas o “joyas” se observan rodales redondeados con mayor proporción de superficie/perímetro. De acuerdo con el mapa de vegetación potencial la relación superficie/perímetro en general sería de $0.038 \text{ km}^2/\text{km}$.

Considerando que el bosque mesófilo de montaña del área de estudio presenta una condición natural fragmentada, esto resalta la importancia de otros dos factores importantes en términos de conservación de biodiversidad: las condiciones de la matriz de vegetación circundante y la conectividad entre rodales.

En otro trabajo (Jardel *et al.*, 1993) se ha señalado la diferencia entre los bosques mesófilos de montaña de la Sierra de Manantlán en particular y de la Sierra Madre del Sur en general, respecto al mismo tipo de vegetación en regiones con clima más húmedo, como

por ejemplo en la vertiente del Golfo de México o el estado de Chiapas. En la Sierra Madre del Sur la precipitación pluvial es menor (del orden de 1500-2000 mm en la Sierra de Manantlán) y el bosque mesófilo se encuentra en condiciones del terreno donde las geoformas permiten la acumulación de humedad, y están rodeados por una matriz de bosques de pino y encino. En contraste, en zonas como la porción norte de la Sierra de Juárez en Oaxaca o en la Reserva de la Biosfera de El Triunfo, Chiapas, donde la cantidad de lluvia anual alcanza más de 3000 mm, se observan extensiones mayores de bosque mesófilo de montaña, cubriendo no solo las cañadas y hondonadas, sino las laderas y cimas de montaña. La fragmentación natural de los bosques mesófilos de la Sierra Madre del Sur puede ser una explicación de que su diversidad florística sea menor que la de este mismo tipo de vegetación en la vertiente del Golfo y Chiapas, como se ha observado en otros trabajos (Jardel *et al.*, 1993; Santiago y Jardel, 1993; Mejía *et al.*, 2004).

El mapa de vegetación potencial de Jardel *et al.*, (2004b) muestra una mayor conectividad entre los rodales de bosque mesófilo de montaña que la que se observa en los mapas del área de estudio entre 1972 y 1990 (Figura 2.2). La relación del bosque mesófilo con la matriz circundante de bosques de pino es otro factor importante; en los bordes suaves se observa una colonización del sotobosque de los pinares por especies arbóreas del bosque mesófilo, mientras que la colonización de los matorrales y herbazales secundarios está más limitada por las condiciones ambientales y la competencia de las plántulas y juveniles con las plantas herbáceas y arbustivas (ver capítulo 3). En sitios húmedos, las latifoliadas del bosque mesófilo de montaña pueden reemplazar a través de la sucesión a los pinos (Jardel *et al.*, 2004c). Tomando esto en cuenta, el manejo de la matriz circundante, aspecto cuya importancia ha sido resaltada por Lindenmayer y Franklin (2002), es una cuestión fundamental para la conservación y restauración del bosque mesófilo de montaña.

El aumento de la proporción de bordes suaves bosque-bosque respecto a bordes abruptos bosque-matorral, indica probablemente condiciones más favorables para la recuperación del bosque mesófilo de montaña en el área de estudio. La matriz de bosque de pino posiblemente puede favorecer la dispersión de propágulos y la colonización por elementos arbóreos latifoliados y la sucesión hacia bosque mesófilo.

Los resultados obtenidos indican un aumento de la proporción de interior de bosque respecto al borde con vegetación secundaria. Sin embargo la distancia de borde de 50 m que se utilizó en este estudio es arbitraria, y se requiere un estudio más detallado para determinar la distancia del contacto entre el bosque y los claros en la que se observa el efecto de borde (ver capítulo 3). En este estudio, al considerar una distancia de 50 m como borde, encontramos que de la superficie de interior de bosque mesófilo de montaña respecto a la superficie de bordes con claros aumentó entre 1972 y 2000 (Cuadro 2.1).

La recuperación de la cobertura boscosa de la ECLJ y la tendencia de reducción en la fragmentación del bosque mesófilo de montaña puede considerarse como un resultado de las medidas de conservación adoptadas a partir de la protección del área a partir de 1985 como estación de investigación de campo y su inclusión en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán a partir de 1987 (Jardel *et al.*, 2004b).

El presente estudio es una primera aproximación al entendimiento de los cambios en la fragmentación del bosque mesófilo de montaña en un área determinada. Se requiere profundizar en estos estudios para poder entender mejor la relación entre los efectos de la fragmentación a escala de paisaje con los cambios en la diversidad biológica. Este tipo de estudios son necesarios para aportar los fundamentos de medidas de conservación de los remanentes de bosque mesófilo de montaña y su restauración en los sitios donde este tipo de vegetación ha sido reemplazado.

2.6. Literatura citada

- Bennett, A. F. 1999. *Enlazando el paisaje: el papel de los corredores y la conectividad en la conservación de la vida silvestre*. IUCN. Serie N°1 Conservando los Ecosistemas Boscosos. Gland, Suiza y Cambridge, RU, 276 p.
- Burel, F. y J. Baudry . 2002. *Ecología del paisaje*. Mundi Prensa. Madrid, España.
- Cayuela, L., D. J. Golicher, J. M. Rey-Benayas. 2006. The Extent, Distribution, and Fragmentation of Vanishing Montane Cloud Forest in the Highlands of Chiapas, Mexico. *Biotropica*: 38(4): 544-554.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro*. CONABIO – Instituto de Biología (UNAM) - Sierra Madre A. C. México, D. F. 800 p.
- Cuevas G., R., S. Koch, E. García-Moya, N.M. Nuñez L. y E.J. Jardel P. 2004. Flora vascular de la Estación Científica Las Joyas. En: Cuevas R. y Jardel E. (Eds.) *Flora y Vegetación de la Estación Científica Las Joyas*. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco. Pp. 117-176.
- Doumenge, C., D. Gilmour, M.P. Ruiz y J. Blockhus. 1995. Tropical montane cloud forests: conservation status and management issues. Pp. 24-37. In: L.S. Hamilton, J.O. Juvik and F.N. Scatena (Eds.). *Tropical Montane Cloud Forests*. Springer-Verlag. Nueva York, 407 p.
- Eastman, J.R. 1997. IDRISI for Windows 2.0. Clark Labs for Cartographic Technology and Geographic Analysis. Clark University, Worcester, Massachusetts, Estados Unidos de América.
- Gascon, C., T.E. Lovejoy, R.O. Bierregard, J.R. Malcolm, P.C. Stouffer, H.L. Vasconcelos, W. F. Laurance, B. Zimmerman, M. Tocher and S. Borges. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forests remnants. *Biological Conservation* 91: 223-229.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 487-515.
- Forman, R.T.T. y M. Godron. 1981. Patches and structural components for a landscape ecology. *BioScience* 31: 733-740.
- Graham, A. 1976. Studies in Neotropical paleobotany II. The Miocene communities of Veracruz, México. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 63:787-842
- Harper, K.A., S.E. Macdonald, P.J. Burton, J. Chen, K.D. Brososfske, S.C. Saunders, E.S. Euskirchen, D. Roberts, M.S. Jaiteh y P. Essen. 2005. Edge influence in forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19: 768-782.
- INE (Instituto Nacional de Ecología). 2000. *Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán*. Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. Instituto Nacional de Ecología, México D.F., México. 201 p.
- IUCN (International Union for Conservancy Nature). 1980. *The World Conservation Strategy*. IUCN, UNEP, WWF. Gland, Switzerland.

- Jardel, E.J. 1991. Perturbaciones naturales y antropogénicas y su influencia en la dinámica sucesional de los bosques de Las Joyas, Sierra de Manantlán, Jalisco. *Tiempos de Ciencia* 22:9-26
- Jardel, E.J. 1998. Efectos ecológicos y sociales de la explotación maderera de los bosques de la Sierra de Manantlán. En: R. Ávila, J.P. Emphoux, L.G. Gastélum, S. Ramírez, O. Schöndube y F. Valdez (Eds.). *El Occidente de México: arqueología, historia y medio ambiente. Perspectivas regionales*. Universidad de Guadalajara / Instituto Francés de Investigación Científica para el Desarrollo en Cooperación (ORSTOM). Guadalajara, Jalisco, pp. 231-251.
- Jardel P., E.J., L.M. Martínez R., J.M. Ramírez R. y D. Partida L. 2004a. Condiciones físico-geográficas de Las Joyas y sus alrededores. En: Cuevas R. y Jardel E. (Eds.) *Flora y Vegetación de la Estación Científica Las Joyas*. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco. Pp. 39-63.
- Jardel P., E.J., E. Ezcurra, R. Cuevas G., A.L. Santiago P. y P. Cruz C. 2004b. Vegetación y patrones de paisaje. En: Cuevas R. y Jardel E. (Eds.) *Flora y Vegetación de la Estación Científica Las Joyas*. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco. Pp. 65-117.
- Jardel P., E.J., A.L. Santiago P., C. Cortés M. y F. Castillo N. 2004c. Sucesión y dinámica de rodales. En: Cuevas R. y Jardel E. (Eds.) *Flora y Vegetación de la Estación Científica Las Joyas*. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco. Pp. 179-203.
- Kappelle, M. y A. Brown (Eds.). 2001. *Bosques nublados del neotrópico*. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio)- Unión Mundial para la Naturaleza (UICN). Heredia, Costa Rica. 704p.
- Kattan, G.H. 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. Pp. 561-590. En: Guariguata, M. y G. Kattan. (Eds.) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Ediciones Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ). 1ª Edición. Cartago, Costa Rica. 692 p.
- Laurance, W.F., R. Bierregaard, C. Gascon, R. Didham, A.P. Smith, A. Lynman, V. Viana, T.E. Lovejoy, K. Sieving, J. Sites, M. Andersen, M. Tocher, E. Kramer, C. Restrepo y C. Moritz. 1997. Tropical forest fragmentation: Synthesis of a diverse and dynamic discipline. En: Laurance, W.F., y R. O. Bierregaard (Eds.). *Tropical Forests Remnants: Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities*. University of Chicago Press. Pp. 502-514.
- Lindenmayer, D.B. y J. F. Franklin. 2002. *Conserving Forest Biodiversity: a comprehensive multiscaled approach*. Island Press. Washington, D.C.. 351 p.
- Lovejoy, T.E., R.O. Bierregard, A.B. Rylands, J.R. Malcolm, C.E. Quintela, L.H. Harper, K.S. Brown, A.H. Powell, G.V.N. Powell, H.O.R. Schubart and M.B. Hays. 1986. Edge and others effects of isolation on Amazonian forest fragments. Pp. 257-285. In: Soulé, M.E. (Ed.) *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Assoc. Inc. Publs. Massachusetts.

- Martínez, R., LM., R. Delgado I. e I. Flores R. 1993. Suelos de la Estación Científica Las Joyas de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán. *Agrociencia* 4: 103-115.
- Mejía D., N.R., J. Meave y C.A. Ruíz. 2004. Análisis estructural de un bosque mesófilo de montaña en el extremo oriental de la Sierra Madre Oriental (Oaxaca), México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 74: 13-29.
- Miranda, F. y A.J. Sharp. 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of Eastern México. *Ecology* 31: 313-333
- Murcia, C. 1995. Edge effect in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10 (2): 58-62.
- Primack, R., R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo y F. Massardo. 2001. *Fundamentos de Conservación Biológica. Perspectivas Latinoamericanas*. 1ª edición. Fondo de Cultura Económica. México, D.F. 797 p.
- Puig, H. 1974. *Végétation de la Huasteca, Mexique*. Mission Archéologique et Ethnologique Française au Mexique. México, D.F. 531 pp.
- Rzedowski, J. y R. Palacios-Chávez. 1977. El bosque de *Engelhardtia (Oreomunnea) mexicana* en la región de La Chinantla (Oaxaca, México) una reliquia del Cenozoico. *Bol. Soc. Bot. México* 36: 93-123.
- Rzedowski 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana* 35: 25-40.
- Saldaña-Acosta, A. y E.J. Jardel. 1991. Regeneración natural del estrato arbóreo en bosques subtropicales de montaña en la Sierra de Manantlán, México: estudios preliminares. *Biotam* 3:36-50
- Santiago P., A.L. y E.J. Jardel P. 1993. Composición y estructura de especies del bosque mesófilo de montaña de la Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima. *Biotam* 5(2): 13-26.
- Sánchez-Velásquez, L.R. y E. García-Moya. 1993. Sucesión forestal en la Sierra de Manantlán, Jal., México: bosque mesófilo de montaña y bosque de *Pinus*. *Agrociencia serie recursos naturales* 3(1): 7-26.
- Tallis, J.H. 1991. *Plant community history*. Chapman and Hall. Londres, Reino Unido. 398 p.
- Toledo, V.M. 1982. Pleistocene Changes of Vegetation in Tropical Mexico. En: G.T. Prance (Ed.). *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press. Nueva York, EUA, pp. 93-111.
- Vázquez G., J.A., R. Cuevas G., T.S. Cochrane, H.H. Iltis, F. Santana-Michel y L. Guzmán H. 1995. *Flora de Manantlán*. Sida Botanical Miscellany 13. 312 p.
- Wilcove, D.S., C.H. McLellan and A.P. Dobson. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. Pp. 237-256. In: Soule, M. (ed.) *Conservation Biology, the science of scarcity and diversity*. Sinauer Assoc. Inc. Publs. Massachusetts.
- Williams-Linera, G., R. H. Manson y E. Isunza Vera. 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* Vol. 8 (1): 73-89.

Wiens, J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional ecology* 3: 383-397.

Wolfe, J.A. 1985. Distribution of major vegetational types during the Tertiary. En: E.T. Sundquist y W.S. Broecker (Eds.). *The Carbon Cycle and Atmospheric CO₂ : natural variations Archean to present*. American Geophysical Union. Washington D.C., EUA. Pp. 357-375

2.7. Figuras

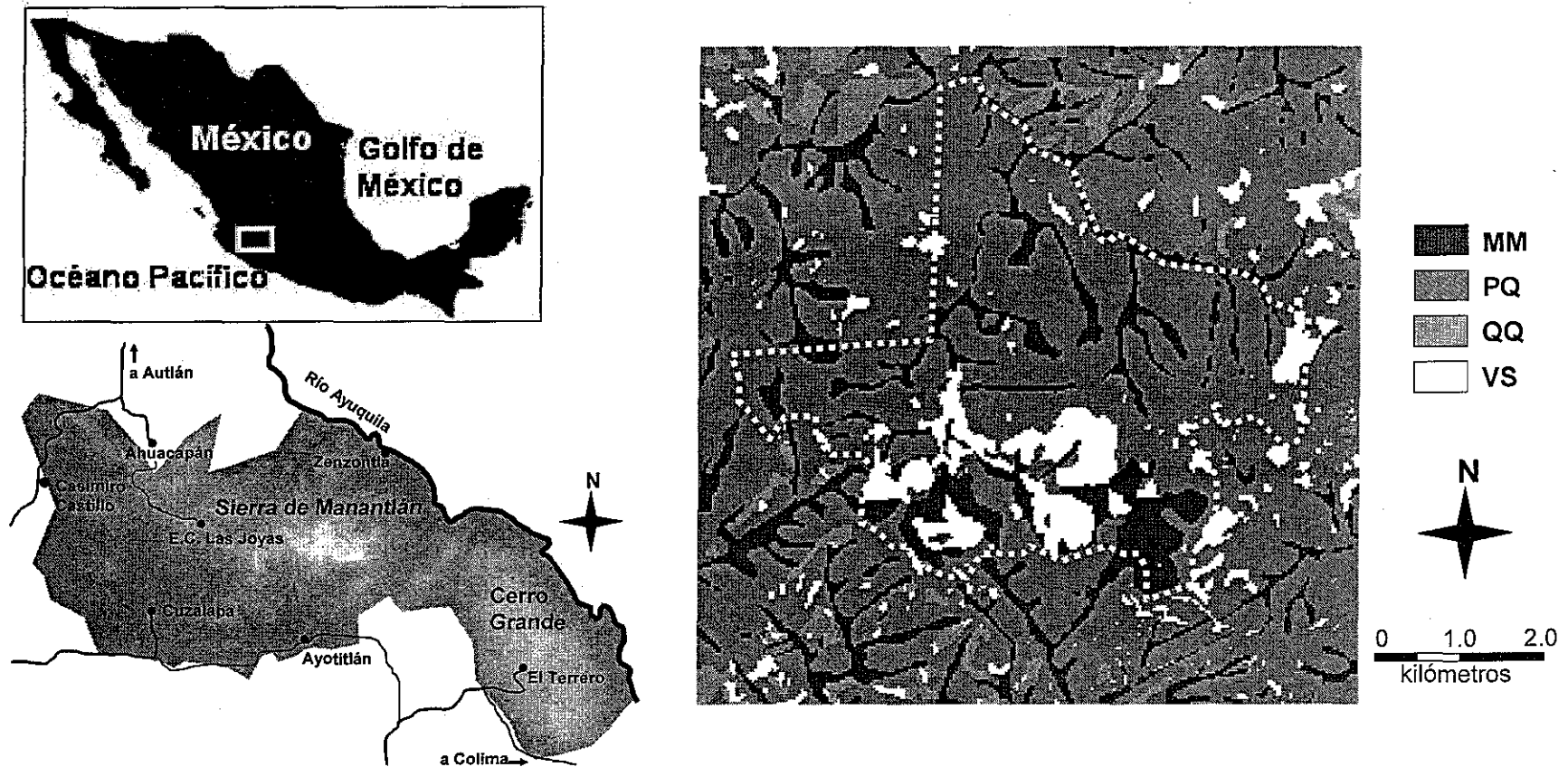
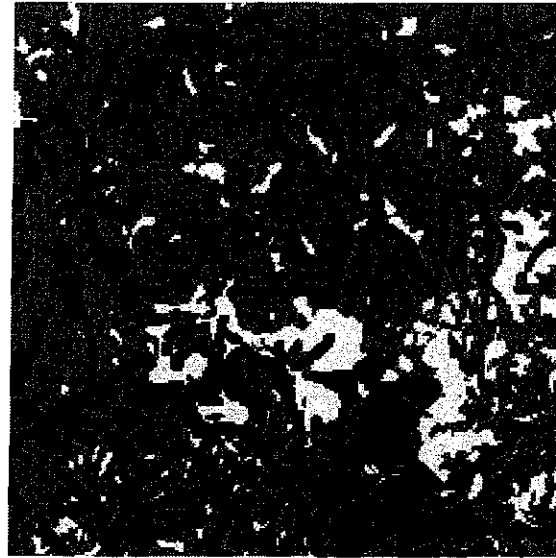


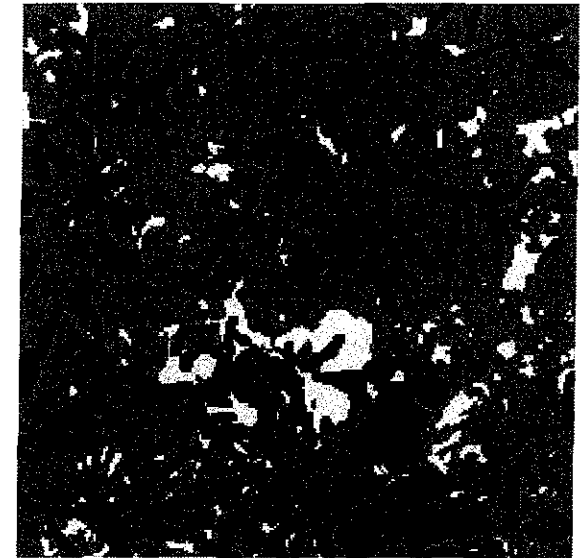
Figura 2.1. Localización del área de estudio y cobertura vegetal de la Estación Científica Las Joyas y sus alrededores. Tipos de vegetación: MM, bosque mesófilo de montaña; PQ, bosque de pino-encino; QQ, bosque de encino, y VS, matorrales secundarios.



1972



1990



2000



Bosque de pino
o encino



Claros



Bosque mesófilo
de montaña



Bordes suaves
(B/B)



Bordes abruptos
(B/C)

Figura 2.2. Cambio en la cobertura vegetal y los tipos de borde a escala del paisaje entre 1972, 1990 y 2000.

2.8. Cuadro

Cuadro 2.1. Cambio entre 1972 y 2000 en algunos indicadores del efecto de borde en el bosque mesófilo de montaña.

	1972	1990	2000	Potencial
Perímetro (km)	258.20	230.80	230.0	279.0
Área (km ²)	6.829	6.532	6.564	10.647
Superficie/perímetro (km ² /km)	0.026	0.028	0.029	0.038
Proporción de superficie interior/borde con VS	81.9	87.1	90.9	100.0
Proporción de borde:				
Suave (B/B)	80.1	87.0	90.2	100.0
Abrupto (B/C)	19.9	13.0	9.8	0.0

CAPÍTULO 3

EFFECTO DE BORDE SOBRE LA COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y DIVERSIDAD DEL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA DE LA ESTACIÓN CIENTÍFICA LAS JOYAS

3.1. Introducción

La deforestación y la fragmentación son consideradas como una de las principales causas de pérdida de biodiversidad y transformación en los hábitats forestales (Harris, 1984; Wilcove *et al.*, 1986; Laurance *et al.*, 1997). La reducción de la cobertura forestal y el cambio de uso del suelo en amplias regiones del mundo han incrementado la formación de fragmentos de bosque rodeados por una matriz de paisaje transformado, dominada por terrenos de cultivo, potreros, centros de población, matorrales y herbazales secundarios (Hunter, 1996; Primack *et al.*, 2001; Lindenmayer y Franklin, 2002).

Una consecuencia de la fragmentación es la creación de bordes o transiciones entre el bosque y la matriz de hábitat circundante. La presencia de bordes origina cambios en las condiciones bióticas y abióticas de sus inmediaciones (Murcia, 1995). Las implicaciones de la influencia de borde pueden ser: (a) cambios en el microclima causados por su proximidad a la matriz – *i.e.* fluctuaciones abruptas de la temperatura y la humedad – (Williams-Linera 1993; 1998); (b) efectos en la distribución y abundancia de especies o recursos y que son causados directamente por los cambios en las condiciones ambientales cerca del borde (Gascon *et al.*, 1999); y (c) efectos en las interacciones entre especies (Laurance *et al.*, 1997). Estas condiciones influyen en la estructura y composición de la vegetación en ambos lados de los bordes, además de que pueden tener consecuencias negativas para algunas especies del interior del bosque (Murcia, 1995).

En este estudio se analizan los efectos de borde en los bosques mesófilos de montaña de la Estación Científica Las Joyas (ECLJ) en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (RBSM). Con el término bosque mesófilo de montaña (BMM) se designa en México (Rzedowski, 1978), a las formaciones vegetales dominadas por árboles latifoliados que se encuentran en latitudes subtropicales (Hartshorn, 1988), en condiciones de clima templado y semicálido húmedo o muy húmedo, generalmente en terrenos montañosos. Son

equivalentes a los bosques nubosos de los trópicos en latitudes de distribución más septentrional (Kappelle y Brown, 2001).

Los BMM se consideran de alto valor para la conservación por su alta riqueza de especies (Rzedowski, 1996), su unicidad por la mezcla de géneros holárticos y neotropicales (Miranda y Sharp, 1950; Puig, 1976), la presencia de endemismos y por ser una vegetación análoga a los bosques húmedos de zonas templado-cálidas ampliamente distribuidos durante el Terciario (Wolfe, 1985), que se redujeron y fragmentaron a escala continental por cambios en el clima a través del pasado geológico (Toledo 1982; Tallis, 1991). Estos bosques cumplen además una importante función en la protección de cuencas y la generación de servicios ecosistémicos (Vogelmann, 1973; Challenger, 1998) y la producción de recursos forestales maderables y no maderables (Ortega y Castillo 1996). El BMM es también un hábitat severamente amenazado por la transformación del paisaje y la presión sobre sus recursos naturales, por lo cual su conservación se considera prioritaria en México (Challenger, 1998).

La RBSM es una de las áreas protegidas establecidas con objetivos específicos de conservación de BMM (Jardel, 1992). Al igual que en otras partes de la vertiente del Pacífico, en la Sierra de Manantlán el BMM se encuentra en condiciones climáticas más secas que las de la vertiente del Golfo y Centroamérica (Jardel *et al.*, 1993). El BMM generalmente se encuentra asociado a cañadas y depresiones húmedas del terreno, rodeado de una matriz de bosques de pino y encino; dadas estas condiciones naturales el BMM tiene una configuración fragmentada a escala del paisaje; sin embargo la influencia humana, a través de desmontes agrícolas, explotación maderera e incendios forestales, ha fragmentado no solo al BMM sino también a la matriz de bosque de pino y encino circundante.

En la ECLJ se han protegido porciones de BMM y bosque de pino-encino desde el año de 1984. En esta área se han realizado varios estudios sobre la dinámica del paisaje y los procesos de sucesión ecológica y regeneración natural de bosques (Jardel, 1991; Saldaña y Jardel 1991; Sánchez-Velázquez y García-Moya 1993; Saldaña-Acosta *et al.*, 2001; Jardel *et al.* 2004a, 2004b). Estos estudios demuestran una recuperación de la cobertura forestal en las últimas tres décadas sobre áreas que estaban desmontadas a principios de los 1970, y la tendencia de reemplazo sucesional de rodales secundarios de pino por las especies de árboles característicos del BMM en condiciones de suelos húmedos y relativamente fértiles

en geoformas cóncavas. Junto con el aumento de la superficie de bosques en la ECLJ, se observa una tendencia a la disminución de la fragmentación del BMM y la reducción de la proporción de bordes *abruptos* entre este tipo de bosque y los matorrales y herbazales secundarios respecto a los bordes *suaves* con bosque de pino (ver capítulo 2).

En este estudio se analiza la variación de la estructura, composición de especies y condiciones de sitio a través de bordes entre BMM y los bosques de pino-encino y matorrales y herbazales secundarios adyacentes, con el fin de observar cuales son las diferencias entre bordes *abruptos* (BMM con claros de matorral o herbazal secundario) y bordes *suaves* (BMM con bosques de pino-encino)¹, y cuál ha sido la dinámica del cambio de estos tipos de bordes. El propósito es contribuir al entendimiento de la dinámica de la vegetación con el fin de aportar recomendaciones para la conservación de biodiversidad y la restauración de bosques fragmentados.

3.2. Área de estudio

Este estudio se realizó en la Estación Científica Las Joyas (19°34'14''-19°37'30'' de latitud norte y 104°14'49''-104°18'16'' de longitud oeste), dentro de los municipios de Autlán de Navarro y Cuautitlán, Jalisco (Figura 3.1). La ECLJ es un área protegida de 1,257 ha en la porción centro-oeste de la Sierra de Manantlán, entre los 1500 y 2242 m snm. El clima es templado con verano cálido, con una temperatura media anual de 15.5°C y precipitación pluvial anual de 1826 mm. El régimen de lluvias es de verano (junio-septiembre), siguiendo un periodo de lluvias ocasionales y frecuentes neblinas hasta febrero y una temporada de sequía de febrero a mayo o principios de junio (Jardel 2004a).

La ECLJ presenta un paisaje complejo debido a la variación de las condiciones de relieve, sustrato geológico, geomorfología y suelos, lo cual se refleja en la diversidad de hábitats y la riqueza de especies en un espacio relativamente reducido. Los tipos de cobertura vegetal en Las Joyas y sus alrededores son bosque mesófilo de montaña, bosques mixtos de pino-latifoliadas, bosques de pino, bosques de pino-encino, bosques de encino, renuevo de pino, matorrales y herbazales secundarios, praderas y vegetación dispersa sobre afloramientos rocosos (Jardel *et al.*, 2004b). En la conformación de la heterogeneidad del paisaje ha

¹ Ver capítulo 1 (página 7) y 2 (página 20) para la definición de bordes suaves y abruptos.

influido históricamente las perturbaciones naturales (tormentas, ciclones, deslizamientos de suelo) y antropogénicas (desmontes, incendios forestales, apacentamiento de ganado, explotación maderera, apertura de caminos), y las prácticas de manejo agrícola, ganadero y forestal antes de 1986, así como las medidas de protección puestas en práctica a partir de esa fecha (Jardel, 1991, 1998).

3.3. Métodos

Estructura y composición de la vegetación

Utilizando mapas de vegetación y recorridos de campo se seleccionaron cinco rodales de BMM con base en la presencia de fragmentos de bosque maduro rodeados por diferentes tipos de vegetación (Figura 3.1). En los bordes se establecieron cinco sitios de muestreo a través de bordes *suaves* (BMM-bosque de pino) y cuatro a través de bordes *abruptos* (BMM-claros con matorrales o herbazales secundarios) (Figura 3.2). La ubicación de cada sitio se determinó con un sistema de posicionamiento global (GPS).

En cada sitio se estableció una parcela de muestreo de 160×10 m ($1,600$ m²), cubriendo un gradiente desde el interior de BMM (-80 m), pasando por el borde (0 m), hasta el interior de la vegetación adyacente (+80 m). Cada parcela se subdividió en 16 cuadros contiguos de 10×10 m (100 m²) para facilitar la toma de datos en el campo (Figura 3.2). Un método similar ha sido utilizado en otros estudios sobre efectos de borde (por ejemplo Williams-Linera, 1993, y Oosterhoorn y Kappelle, 2000).

Para el análisis de datos, las parcelas de muestreo se subdividieron en unidades de 10×40 m (400 m²) considerando de -80 m a -40 m como interior del BMM (MI), de -40 m a 0 m como borde del BMM (MB), 0 m a +40m como borde de la vegetación adyacente (PB, borde de bosque de pino, SB borde de matorral secundario) y de +40 m a +80 m como interior de los rodales de la vegetación adyacente (PI, interior de bosque de pino, y SI, interior del matorral secundario) (Figura 3.2).

Los bordes suaves (bosque-bosque) son la interfase o límite de dosel continuo entre dos bosques de composición y estructura contrastante, en este caso BMM con bosque de pino, y los bordes abruptos (bosque-claro) son los límites formados como resultado de la

formación de claros por desmontes agrícolas adyacentes al BMM, cubiertos actualmente por matorrales o herbazales secundarios (Figura 3.2).

En cada sitio se determinó la altitud promedio con altímetro y la inclinación de la pendiente promedio con clinómetro, tomando tres mediciones a lo largo de la parcela de muestreo. Se registró la exposición con brújula, el tipo de geofoma (clasificada como cima o parteaguas, ladera convexa o cóncava, o cañada) y la posición topográfica (alta, media o baja) del sitio respecto al cauce más próximo. En el cuadro 3.1 se presentan las condiciones de borde y topografía de los nueve sitios muestreados.

Para caracterizar la composición y estructura del estrato arbóreo (tallos leñosos con diámetro normal, DN, medido a 1.3 m del suelo, mayor o igual a 2.5 cm) se determinó la especie y DN con cinta diamétrica (Mateucci y Colma 1982). Para las plantas con DN menor a 2.5 cm se registró la presencia de especies dentro de cinco cuadros de 1 m² distribuidos sistemáticamente cada 10 m a través de la parcela. Las especies fueron determinadas en campo y se colectaron ejemplares de referencia para corroborar su identificación en el Herbario ZEA del Centro Universitario de la Costa Sur de la Universidad de Guadalajara. La nomenclatura de las especies está basada en el trabajo de Cuevas *et al.*, (2004).

Para comparar el cambio en el estrato arbóreo a través del borde se elaboraron gráficas de distribución de frecuencias por categorías de diámetro (de 2.5-4.9 cm, 5.0-30.9 cm, 31.0-59.9 cm y ≥ 60 cm), y se determinó el área basal por grupos de especies (pinos y latifoliadas).

Se estimó el cambio en la riqueza de especies y se analizó la variación en la semejanza de la composición de especies (índice de Sørensen) respecto a la composición de especies del interior del BMM. Para este último análisis se utilizó el programa *EstimateS* 7.5.1 (Colwell, 2005). La diversidad de especies fue analizada considerando cuatro medidas: riqueza de especies (S), índice de diversidad de Shannon (H'), número de diversidad ($N^D = e^{H'}$) y equidad ($E = H'/\ln S$) de la distribución de especies (Magurran, 1988).

Se estimó la variación en las condiciones ambientales (microclima y suelo) a través del borde. La cobertura del dosel (proporción del área cubierta) se estimó con un densiómetro (Stumpf, 1993) tomando puntos de observación cada 2.5 m de distancia en tres líneas (extremos y centro) a través de las parcelas. Para las condiciones de temperatura y humedad

relativa del aire se utilizó una estación climatológica portátil marca Krestel 4000, y para temperatura del suelo se utilizó un termómetro; se tomaron datos en la mañana (7:00-8:00 hrs), medio día (12:00-13:00 hrs) y tarde (17:00-18:00 hrs) durante un día en cuatro épocas del año en los meses de noviembre, enero, abril y julio. Se estimó la oscilación entre los valores mínimos y máximos de cada variable, considerando que la variación en estos factores ambientales es más crítica para las plantas que las condiciones promedio.

Para el suelo se tomaron muestras solamente en el interior de los rodales de BMM y la vegetación adyacente; en los cuadros de los extremos (de los 70 a los 80 m de distancia respecto al borde), se tomaron cinco muestras (en las cuatro esquinas y en el centro) a una profundidad de 30 cm, las cuales se mezclaron formando una muestra combinada. Estas muestras fueron trasladadas para su análisis al Laboratorio de Suelos del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad de Guadalajara. Se determinó la humedad del suelo por método gravimétrico, el pH, la capacidad de intercambio catiónico (CIC), y el contenido de materia orgánica en porcentaje.

Las diferencias en atributos estructurales, riqueza, y similitud florística dentro y entre sitios en los gradientes de interior-borde-exterior fueron evaluados usando análisis de varianza, mientras que el cambio en las variables ambientales se evaluó mediante análisis de regresión (Zar, 1999).

Para analizar los cambios de la composición de especies y su relación con las condiciones ambientales a través del borde se realizó una ordenación indirecta con la técnica de Bray y Curtis (1957; véase también Beals, 1984; Jongman *et al.*, 1995) con el programa *PC-ORD* 4.0 (McCune y Mefford, 1999). Se utilizaron datos de presencia-ausencia de las especies dentro de las subunidades de muestreo de 400 m² en interior (MI) y bordé (MB) de BMM y borde e interior de la vegetación adyacente (PB, PI, SB y SI respectivamente). Se hicieron análisis por separado para el estrato arbóreo (especies con DN \geq 2.5 cm) y para el estrato de arbustos, hierbas y plántulas y juveniles de especies arbóreas (DN <2.5 cm). Se determinaron los coeficientes de correlación de Pearson entre las variables ambientales y los ejes de la ordenación mediante el programa *PC-ORD* 4.0 (McCune y Mefford, 1999).

3.4. Resultados y Discusión

Estructura

En la figura 3.2 se presenta de manera esquemática la fisonomía de los dos tipos de borde considerados. En el borde suave bosque-bosque (BMM-bosque de pino) se mantuvo una cobertura arbórea continua y se observó en tres de cinco sitios (1, 3 y 4) una abundante colonización de latifoliadas arbóreas en el sotobosque, excepto en los sitios 2 y 5, donde la diferencia se explica por el hecho de que fueron afectados por un incendio forestal superficial en 1988 y 1983, respectivamente, mientras que en los otros sitios el fuego ha estado excluido por más de 30 años (Jardel, 1991).

En los bordes abruptos bosque-claros (BMM-matorral o herbazal secundario) se interrumpió la continuidad del dosel arbóreo. En los claros la vegetación está dominada por arbustos y herbáceas; en los sitios 6 y 7 (herbazales) la especie dominante es el teocintle *Zea diploperennis* y en los sitios 8 y 9 (matorrales) dominan las zarzamora (*Rubus* spp.). En estos sitios se observó también la colonización de algunas especies arbóreas de BMM, pero su abundancia fue menor que en el sotobosque del bosque de pino, lo cual puede deberse a factores limitantes como la competencia con las plantas arbustivas y herbáceas, y a condiciones más extremas de variables microclimáticas como la temperatura y la humedad, una cuestión que requiere de un análisis más profundo en futuros estudios.

La estructura de diámetros del estrato arbóreo en todos los sitios muestra una distribución tendiente a la forma de "J" invertida, disminuyendo el número de individuos conforme aumenta el diámetro de los árboles (Figura 3.3). En los sitios de borde bosque-bosque el número de árboles en las categorías de diámetro menores a 5 cm y mayores a 60 cm en el BMM es menor que en el BMM en los bordes abruptos y que en el bosque de pino. La presencia de un mayor número de árboles en el bosque de pino que en BMM en las categorías de DN <30 cm, se debe a la abundancia de latifoliadas establecidas en el sotobosque. En el BMM en bordes con claros, se encontró una mayor abundancia de árboles <60 cm probablemente como consecuencia del efecto de una mayor entrada de luz que ha favorecido el establecimiento y crecimiento de los árboles en el sotobosque. En los

claros la abundancia de árboles es menor, y la mayor parte se concentran en la categoría de diámetro <5 cm.

Respecto al área basal (Figura 3.4), no se observó diferencia significativa en un análisis de varianza entre los sitios de BMM en los dos tipos de borde ($F= 1.72, p >0.2$). En cambio entre el BMM y el bosque de pino sí existen diferencias: el área basal media en el interior y en el borde de BMM fue de 53.5 ± 3.9 y $55.7 \pm 1.7 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ respectivamente, mientras que en bosque de pino fue de $39.4 \pm 10.0 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ en el borde y $43.4 \pm 5.0 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ en el interior. Otra diferencia importante entre los dos tipos de bosques, es la dominancia de las latifoliadas en BMM, donde los pinos aparecen aislados y representan menos del 2% del área basal, mientras que en los sitios de bosque de pino las latifoliadas representan en promedio el $47.8 \pm 12.0 \%$ del área basal en el borde y el $38.4 \pm 11.5 \%$ en el interior. Estos datos muestran la importancia de las latifoliadas como componentes del estrato arbóreo bajo y la regeneración avanzada en los bosques de pino del área de estudio y su potencial para reemplazar sucesionalmente a los pinos en el dosel (Jardel, 1991; Saldaña y Jardel, 1991; Sánchez-Velázquez y García-Moya, 1993; Saldaña, 2001; Jardel *et al.* 2004c).

En los bordes abruptos la diferencia en área basal de árboles entre BMM y los claros fue bastante marcada según lo muestran los resultados del análisis de varianza ($F= 14.08, p <0.000$) y la figura 3.4, con valores promedio de 48.6 ± 3.8 en el interior y $55.5 \pm 11.4 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ en el borde de BMM, mientras que en el matorral-herbazal secundario fueron de $10.7 \pm 5.9 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ en el borde y $5.9 \pm 2.0 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ en el interior del claro. La mayor parte de los árboles que colonizan los claros son latifoliadas, mientras que solo en el sitio 8 se encontraron pinos en medio del matorral, con un área basal de $5.09 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ (Figura 3.4).

Riqueza y composición de especies

En el total de 1.44 ha de superficie muestreada, se registraron 170 especies de plantas vasculares pertenecientes a 116 géneros y 63 familias (Apéndice 3.1). Las familias con más especies fueron Asteraceae con 15 especies, Solanaceae (11), Aspleniaceae y Lamiaceae (9), Fagaceae, Poaceae y Polypodiaceae (6), Theaceae (5) y Celastraceae, Fabaceae, Lauraceae, Rosaceae y Rubiaceae (4 cada una). En el estrato arbóreo (plantas leñosas con $DN > 2.5 \text{ cm}$) se presentaron 87 especies correspondientes a 60 géneros y 39 familias. En el

sotobosque se registraron 148 especies de plantas incluyendo herbáceas, arbustivas, y plántulas y juveniles (árboles con DN < 2.5 cm) de especies arbóreas distribuidas en 105 géneros y 55 familias; de este total, 45 especies corresponden a taxa que en estado reproductivo son árboles.

En el BMM se registró la mayor riqueza de especies (116), en comparación con el bosque de pino (72) y el matorral secundario (44). El cuadro 3.2 presenta la riqueza de especies por forma de vida por tipo de vegetación; en todos los casos el BMM fue el tipo de vegetación con mayor riqueza, seguido del bosque de pino y los matorrales y herbazales secundarios. La riqueza de hierbas y bejucos fue igual en bosque de pino y en la vegetación secundaria. Los bordes bosque-bosque presentaron mayor riqueza de especies exclusivas (63) que los bordes bosque-claros (44), mientras que en ambos tipos de borde se encontraron otras 63 especies (Apéndice 3.1).

El interior del BMM presentó la mayor riqueza de especies exclusivas o preferentemente distribuidas en este tipo de vegetación. Del total de las especies registradas 52 se encontraron solamente el interior del BMM, 14 en interior de bosque de pino y 21 en interior de matorral-herbazal secundario; otras 31 especies se encontraron en el borde entre bosques, 11 en el borde entre BMM y claros, 9 en tanto en el borde entre BMM y pino como matorral secundario, y 32 especies aparecieron en todas las condiciones (Apéndice 3.1)

Entre las especies características preferentes al interior de BMM, se encuentran en el estrato arbóreo-arbustivo *Conostegia volcanalis*, *Chiococca pachyphylla*, *Inga micheliana*, *Lycianthes surotatensis*, *Miconia glaberrima*, *Myrsine jurgensenii*, *Oreopanax echinops*, *Ostrya virginiana*, *Piper pseudolindenii*, *Rhamnus hintonii*, *Rondeletia manantlanensis*, *Salvia albocaerulea*, *Saurauia serrata*, *Senecio angustifolius* *Tournefortia* sp. y *Triumfetta barbosa*; mientras que en el sotobosque entre plántulas y juveniles de elementos arbóreos están *Cinnamomum pachypodium*, *Cleyera integrifolia*, *Coulterophytum jaliscense*, *Eugenia culminicola*, *Guarea glabra*, *Hasseltiopsis dioica*, *Mousonia elegans*, *Nectandra lundellii*, *Perrottetia longistylis*, *Rondeletia manantlanensis*, *Synardisia venosa*, y *Trichilia havanensis*; entre los elementos herbáceos están *Asplenium auriculatum*, *A. monanthes*, *A. sessilifolium*, *Begonia calderonii*, *Blechnum glandulosum*, *Blechnum occidentale*, *Campyloneurum amphostenon*, *Diplazium lonchophyllum*, *Hybanthus elatus*, *Lepechinia*

caulescens, *Oplismenus burmannii* var. *burmannii*, *Phaseolus coccineus*, *Phanerophlebia nobilis*, *Pectuma* sp., *Pectuma cupreolepis*, *Pleopeltis angusta*, *Polypodium* sp., *Rhodosciadium pringlei*, *Sibthorpia repens*, *Salvia thyrsoflora* y *Thelypteris* sp. *Celastrus pringlei*, y *Smilax spinosa* se registraron como trepadoras leñosas en el interior de BMM.

Se encontraron seis familias de helechos, en particular Aspleniaceae y Polypodiaceae se distinguen entre las primeras siete familias con el mayor número de especies (9 y 6 especies, respectivamente); a estos elementos se les localiza en bosques con doseles densos y en mayor abundancia en ambientes más húmedos sobre la ribera de arroyos o cañadas y depresiones del terreno.

En el interior del bosque de pino, *Chusquea nelsonii*, *Oplismenus compositum*, *Zeugites americana*, *Calliandra laevis*, *Crotalaria longistrostrata*, *Desmodium* sp., *Eupatorium areolare*, *E. cronquistii*, *Piqueria triflora*, *Podachaenium eminens*, *Senecio salignus* y *Stevia* sp. constituyen las especies más comunes de poáceas, fabáceas y asteráceas, respectivamente, especialmente en sitios que han sido afectados por incendios superficiales (Jardel et al., 2004b). *Arisaema macrospatum*, *Arenaria lanuginosa*, *Asplenium cuspidatum*, *Pteridium arachnoideum*, *Ranunculus petiolaris* var. *petiolaris*, *Salvia* sp. y *Stachys agraria*, están presentes tanto en BMM como en bosque de pino. *Adiantum* sp., *Rhynchospora* sp. y *Salvia lavanduloides* se encuentran en pino y matorral secundario.

Los matorrales secundarios comprenden arbustos o árboles bajos de etapas iniciales de la sucesión como *Acacia angustissima*, *Buddleja parviflora* y *Vernonia capreifolia*; además se encuentran especies asociadas indicadoras de antecedentes de cultivo como tejocote (*Crataegus pubescens*) y durazno (*Prunus persica*) y ocasionalmente aparecen árboles jóvenes que alcanzan el dosel como *Pinus douglasiana*, algunas especies de árboles del bosque mesófilo de montaña como *Carpinus tropicalis*, *Cornus disciflora*, *Fraxinus uhdei* y *Persea hintonii* llegan a establecerse a la sombra y luego desplazan con su crecimiento a los arbustos; esto último concuerda con lo consignado por Saldaña y Jardel (1991).

En los sitios 6 y 7 (herbazales secundarios) el teocintle diploide endémico de la Sierra de Manantlán, *Zea diploperennis* (Iltis et al., 1979), es el componente dominante. Otras hierbas encontradas fueron *Castilleja arvensis*, *Cestrum terminale*, *Chiropetalum schiedeanum*, *Cirsium jaliscoense*, *Ctenitis equestris*, *Geranium seemannii*, *Piqueria*

triflora, *Phacelia platycarpa*, *Cunila lythrifolia*, *Salvia lavanduloides*, *Stachys agraria*, y *Triumfetta* sp.

Las zarzamoras *Rubus adenotrichos*, *R. coriifolius* y *R. glaucus* son el componente más conspicuo de los sitios 8 y 9 (matorrales secundarios); en el estrato de arbustos se registró a *Baccharis pteronioides*, *B. salicifolia*, *Cirsium jaliscoense*, *Neobrittonia acerifolia*, *Salvia mexicana*, *S. thyriflora*, *Cestrum aurantiacum*, *Solanum aphyodendron*, y *S. nigricans*.

En la figura 3.5 se compara el cambio en la riqueza de especies en el estrato arbóreo (dosel y subdosel) y en el sotobosque a través del borde. Se observó en el análisis de varianza que en el borde suave bosque-bosque no hay diferencia significativa en la riqueza de especies ($F=0.31$, $p>0.82$), esto debido a que muchas de las especies arbóreas características del BMM se encuentran en el subdosel del bosque de pino, tales como *Carpinus tropicalis*, *Cornus disciflora*, *Zinowiewia concinna*, *Clethra vicentina* y *Symplocos citrea*. A través del borde abrupto bosque-claros se observa una tendencia a la disminución de la riqueza de especies arbóreas, pero el análisis de varianza no mostró una diferencia significativa entre todas las condiciones ($F=1.26$, $p>0.36$), aunque la condición de interior de los matorrales herbazales secundarios presenta marcadamente menos especies que el borde y el interior del BMM (Apéndice 3.2)

El cambio de riqueza de especies en el sotobosque en el borde bosque-bosque no fue significativo ($F=0.03$, $p>0.99$); en el borde bosque-claros se observa una tendencia al aumento de la media de la riqueza de especies del interior del BMM al borde, y luego esta disminuye en el interior del claro. Comparando las cuatro condiciones a través del gradiente con el análisis de varianza la diferencia no fue significativa ($F=2.18$, $p>0.14$); sin embargo cuando se contrastó el borde contra el interior del matorral secundario si se encontraron diferencias significativas ($F=7.36$, $p<0.03$), ya que la riqueza de especies disminuyó marcadamente.

Semejanza

Si bien los cambios en la media de la riqueza de especies variaron poco en el borde bosque-bosque, entre 13 y 14 especies, y en el borde de bosque-claro varió de 13 a 15 especies en el BMM a 9-13 especies en el matorral-herbazal, se observaron marcadas diferencias en la

composición de especies y en la semejanza de la composición a través de los bordes y entre los sitios de BMM.

El cambio en la semejanza indica una alta heterogeneidad en la composición de especies del BMM, como ha sido ya reportado en un estudios anteriores (Muñoz, 1992; Santiago *et al.*, 1993). Una característica del BMM es su amplia heterogeneidad en composición florística, que se refleja en su alta riqueza de especies en proporción a su extensión: con el 1% de la superficie forestal de México, contiene un 10% de las especies de plantas vasculares del país (Rzedowski, 1996). Esta riqueza florística parece deberse más a la heterogeneidad de la composición entre rodales o a lo largo de gradientes (diversidad β) que a la diversidad de tipo α , ya que rodales individuales presentan valores de riqueza de especies e índices de diversidad menores que los de los bosques tropicales perennifolios y del mismo orden que los bosques deciduos templados (Jardel *et al.*, 1993; Santiago y Jardel, 1993).

Los índices de semejanza de Sørensen entre el interior y el borde de BMM variaron de 0.29 a 0.54, como es el caso en los sitios del 1 al 4 en borde B/B; solo el sitio 5 registró una similitud alta, de 0.78, entre el interior y el borde de BMM, lo cual puede relacionarse con su baja riqueza de especies leñosas (9) y el hecho de que el sitio fue afectado por un incendio forestal en 1983.

En la figura 3.6 se muestra que el reemplazo de especies a través del borde es gradual entre BMM y bosque de pino, mientras que entre BMM y los claros se observa una caída abrupta en los índices de semejanza cuando se toma como base de comparación la composición de especies del interior del BMM. En el gradiente a través del borde bosque-claro se encontraron diferencias significativas en el análisis de varianza de los índices de semejanza ($F=9.38$, $p<0.006$). Resultados similares fueron obtenidos por Oosterhoorn y Kapelle (2000) en bordes de bosques nublados y pastizales en Costa Rica. Esta diferencia entre los dos tipos de borde se explica porque varias de las especies arbóreas del BMM están colonizando el sotobosque de los pinares, y se comparten 31 especies, mientras que el borde bosque-claro es más contrastante y solo se comparten 11 especies. Como se verá más adelante, las diferencias en la composición de especies entre los tipos de borde y entre los sitios de un mismo tipo de vegetación se reflejan en el análisis de ordenación.

Condiciones ambientales

En el borde bosque-bosque, la cobertura media del dosel de BMM fue de 89 ± 3 %, mientras que en el borde de bosque de pino fue de 61.9 ± 9.1 % y en su interior de 75.0 ± 8.1 %. En los bordes bosque-claro el cambio en la cobertura media del dosel fue más marcado, pasando de 82.5 ± 4.6 en el interior y 90.6 ± 2.9 en el borde del BMM a 66.3 ± 8.7 en el borde de los matorrales y 27.5 ± 10.7 en su interior (Figura 3.7). La cobertura relativamente alta en los bordes de los matorrales-herbazales secundarios indica la presencia de un frente de colonización de árboles desde el BMM adyacente.

Respecto a las variables del microclima, se observó una mayor variación en su oscilación (*i.e.* condiciones más extremas) en los claros que en los bosques. La mayor oscilación en temperatura del aire y temperatura del suelo se registró en el borde con claros (Figuras 3.7 y 3.8) y las diferencias con el BMM fueron significativas ($F=3.47$, $p<0.01$ y $F=8.54$, $p<0.000$ respectivamente). La humedad relativa no presentó diferencias significativas a través de bordes entre el BMM y la vegetación adyacente, aunque sí se observa que en los claros es mayor la oscilación en esta variable que en el caso de los bosques.

Otros estudios han mostrado que en las áreas abiertas o con menor cobertura del dosel se presentan variaciones diarias de temperatura más amplias que en el bosque, donde se mantiene un ambiente más húmedo y una temperatura más constante y el sotobosque se mantiene más estable (Williams-L., 1990; Williams-L. *et al.*, 1998; Guariguata y Kattan, 2002). Esto implica que el ambiente de los claros puede ser más restrictivo para el establecimiento de las plantas del interior de los bosques.

La poca variación en la humedad relativa entre el BMM y los claros que fue registrada, puede relacionarse con las condiciones topográficas en los sitios 6 y 7 que se encuentran en condiciones de cañada o ladera baja cóncava, respectivamente (Cuadro 3.1), y el hecho de que sus bordes están delimitados por el arroyo Las Joyas, el cual ejerce influencia en la humedad ambiental; mientras que los sitios 8 y 9 son claros grandes rodeados por bosque en laderas medias a bajas en exposición norte, que de alguna manera son claros protegidos por la cortina arbórea y la sombra orográfica.

Los suelos del BMM presentan mayores valores de capacidad de intercambio catiónico (CIC) y humedad (Figura 3.9); el análisis de varianza muestra diferencias significativas con

los suelos del bosque de pino y los claros para la CIC ($F=6.16$, $p<0.01$) y la humedad del suelo ($F=8.26$, $p<0.003$). La CIC como indicador de capacidad de intercambio químico entre macroelementos, se ha fundamentado en otros trabajos donde consideran que una diferencia entre el BMM respecto a otros tipos de vegetación es la mayor fertilidad relativa de sus suelos (Martínez *et al.*, 1993). El BMM presentó también mayor porcentaje de materia orgánica que los otros tipos de vegetación y valores de pH menores que los de bosque de pino, pero mayores que los de los claros (Figura 3.9). El pH de las tres condiciones tendió a ser ligeramente ácido (5.5 a 6.4).

Análisis de ordenación y relación entre composición de especies y condiciones ambientales

La ordenación en función de la composición florística (presencia/ausencia de especies) del sotobosque, mediante el análisis Bray-Curtis (Figura 3.10), presentó una separación de los sitios a lo largo del eje 1 entre el BMM y los matorrales-herbazales secundarios; estos últimos se ubican a la derecha del gráfico, los sitios de bosque en contacto con el borde abrupto (bosque-claro) están cercanos al centroide y los sitios de BMM en contacto bosque de pino se encuentran intercalados del centro hacia la izquierda del gráfico. De arriba hacia abajo del eje 2 se distribuyeron los sitios de BMM y matorral-herbazal secundario, y en la parte del centro hacia abajo los sitios de bosque de pino.

La variación explicada en el eje 1 (43.4%) está relacionada al cambio de las condiciones ambientales entre el interior de los bosques y los claros: la temperatura del aire y la temperatura del suelo se correlacionaron de manera positiva con la distribución de los sitios en dicho eje, mientras que la cobertura del dosel, el pH, la CIC y la materia orgánica del suelo presentaron una correlación negativa. El eje 2 explica el 24.9% de la variación en la ordenación de los sitios y está relacionada de manera positiva con las condiciones de temperatura del aire. La variación total acumulada de los primeros tres ejes de la ordenación fue de 81.4% (Cuadro 3.3).

La figura 3.11 muestra la ordenación de los sitios en función de la composición del estrato arbóreo; el eje 1 explicó el 43.7 % de la variación, y el eje 2 el 21.6%. La variación total acumulada de los primeros tres ejes de la ordenación fue de 81.9 %. A lo largo del eje 1 se separan a la derecha los sitios del matorral-herbazal secundario y del centro a la izquierda

se distribuyen los sitios de BMM y la mayoría de los sitios de bosque de pino se concentran abajo a la izquierda del centroide. De arriba hacia abajo del eje 2 se distribuyen los sitios de BMM y bosque de pino, respectivamente. Los sitios de bosque de pino aparecen ordenados en un grupo cercano al BMM, debido a que comparten varias especies entre sí, con la excepción de los sitios P3I y P5B de bosque de pino que presentan menos especies de latifoliadas. En la ordenación se observó una mayor dispersión de los sitios de borde entre BMM y claros, que entre los sitios de borde entre BMM y bosque de pino, que comparten un mayor número de especies. La distribución de los sitios a lo largo del eje 1 está relacionada positivamente con la temperatura del aire y del suelo, y negativamente con la cobertura del dosel y el pH del suelo. El eje 2 se correlacionó negativamente con el pH del suelo, donde los sitios de pino son los menos ácidos.

En general los resultados de ambos análisis de ordenación y de la variación en la semejanza en la composición de especies a través de los bordes, indican la cercanía entre el BMM y el bosque de pino con subdosel y sotobosque de latifoliadas. Las condiciones de microclima y suelo, que varían poco a través de los bordes bosque-bosque, parecen favorecer la colonización de las latifoliadas bajo el dosel de los pinares y esto es congruente con los resultados de los estudios sobre dinámica del paisaje y sucesión (Jardel *et al.*, 2004b y 2004c). En contraste, el ambiente de los claros parece ser más restrictivo (mayor oscilación en la temperatura del aire y del suelo, y probablemente mayor competencia de las plántulas de árboles con los arbustos y herbáceas) para la regeneración del BMM, sí bien se observa asimismo un frente de colonización de las especies de este tipo de vegetación. Otro factor importante a considerar es la variación en las condiciones del suelo de los claros respecto a los del bosque mesófilo; en los primeros el suelo ha sido alterado por varios años de uso agrícola y al haber sido despojados de la cobertura boscosa han sido afectados por una mayor lixiviación de los nutrientes y una tendencia a la acidificación (Martínez-Rivera *et al.*, 1993). En el interior del BMM se presentaron mayores porcentajes de materia orgánica, lo cual influye en el mecanismo de la capacidad de intercambio catiónico (CIC), entre más permanece la cubierta vegetal, en microclimas con mayor humedad relativa y del suelo, mayor es la descomposición de la hojarasca y la biomasa vegetal en el suelo (Clark, 2002). Los resultados del análisis del suelo indican algunos patrones que sugieren una influencia en la distribución de especies del sotobosque en el gradiente que va de BMM a la

vegetación adyacente. El entendimiento de estos patrones requiere de estudios más específicos.

Los efectos de los cambios microclimáticos y edáficos en los bordes entre los bosques y los claros abiertos por procesos de deforestación, han sido considerados en otros estudios en bosques nubosos (Williams-L., 1993; 1998; Oosterhoorn y Kappelle, 2000), bosques tropicales húmedos (Laurance *et al.*, 1997) y bosques semidecíduos (Gehlhausen *et al.*, 2000). En estos estudios se resalta la influencia de la matriz transformada sobre los fragmentos de bosque y las limitaciones para la colonización de los claros por las especies arbóreas.

A diferencia de los patrones de fragmentación que presentan la mayoría de los bosques tropicales, donde la configuración de bordes abruptos mantenidos por la actividad humana constituye el componente dominante del paisaje y existe un proceso de deforestación y fragmentación crecientes (Laurance *et al.*, 1997; Williams-L. *et al.*, 1998; Oosterhoorn y Kappelle, 2000; Harper *et al.*, 2005), en el área de estudio se presenta una tendencia a la recuperación de la cobertura forestal debido a las acciones de conservación puestas en práctica en la estación científica y la reserva de la biosfera (Jardel *et al.* 2004b). Aunque el paisaje de la ECLJ y sus alrededores ha tenido una larga historia de influencia humana (Jardel, 1991), la superficie boscosa ha aumentado en las últimas décadas y como se mostró en el capítulo 2, se ha reducido la proporción de bordes abruptos entre BMM y claros con vegetación secundaria. Los resultados obtenidos en este estudio, respaldados por los de otros trabajos sobre la sucesión y la dinámica del paisaje, muestran que en la interacción a través de los bordes hay influencias mutuas entre los tipos de vegetación adyacentes.

La presencia de gradientes interior-borde-externo en estructura, composición florística y condiciones microambientales en bosques tropicales ha sido favorable para algunas especies con capacidades para utilizar la matriz circundante (Williams-L., 1993; Laurance, 1991; Murcia, 1995; Gascon *et al.*, 1999; Oosterhoorn y Kappelle, 2000). En el área de estudio especies arbóreas como *Carpinus tropicalis*, *Cornus disciflora*, *Fraxinus uhdei*, *Styrax ramirezii*, *Tilia mexicana* y *Zinowiewia concinna*, se destacan como colonizadoras en los bordes avanzando dentro del bosque de pino y los claros adyacentes en condiciones geomorfológicas y edáficas de sitios que en el pasado estuvieron ocupadas por el BMM (Jardel *et al.*, 2004b).

3.5 Conclusiones

Los dos tipos de borde estudiados (bordes bosque-bosque y bosque-claro), presentan condiciones marcadamente contrastantes entre sí en términos de estructura y composición florística. Mientras que entre BMM y bosque de pino hay poca variación en estructuras diamétricas, área basal y cobertura de dosel, en los bordes con claros el cambio es abrupto. El BMM presentó una mayor riqueza de especies exclusivas o preferentemente distribuidas en las condiciones de interior de este tipo de bosque, que el bosque de pino y los matorrales y herbazales secundarios. Esto implica que la conservación de muchas de las especies del área de estudio requiere de un bosque mesófilo menos fragmentado y rodeado por una matriz de bosques de pino.

Si bien la riqueza de especies no varía mucho a través de los bordes, la composición florística cambia significativamente y esto se refleja en bajos índices de semejanza. El cambio en la composición florística es gradual en los bordes bosque-bosque y presenta una caída abrupta en los índices de semejanza a través de los bordes del BMM con los claros con vegetación secundaria (Figura 3.6).

La mayor oscilación en las variables microclimáticas en los claros respecto al interior de los bosques indica probablemente un ambiente más restrictivo para la regeneración de las especies arbóreas del BMM. En los bordes suaves se presentan condiciones que favorecen la expansión del BMM a través de la colonización del sotobosque de los pinares y la sucesión en los sitios húmedos. Es recomendable estudiar más a fondo estos aspectos por sus implicaciones para el manejo de la vegetación con fines de conservación y restauración. Las especies de BMM que colonizan la vegetación adyacente de bosques de pino y claros con vegetación secundaria pueden ser potencialmente utilizadas con fines de restauración. Los resultados de este trabajo indican una tendencia a la recuperación del BMM, a expensas de los bosques de pino y los matorrales y herbazales. Esto es sin duda un resultado positivo de la protección del área, considerando que el BMM es un hábitat amenazado, pero la conservación de la diversidad de plantas del área de estudio, y en particular de especies raras, amenazadas o endémicas características de matorrales y herbazales, como es el caso de *Zea diploperennis*, implica la necesidad de mantener áreas abiertas. El manejo de la cobertura vegetal del área de estudio, manteniendo un mosaico de tipos de vegetación en distintas etapas de la sucesión, ha sido considerado como un tema de

estudio y como parte de la estrategia de conservación en la ECLJ y la RBSM (Jardel, 1992; Santana, 2000; Jardel *et al.*, 2004b, 2006). El entendimiento de los efectos de la fragmentación y el efecto de borde aporta, sin lugar a dudas, elementos importantes para un mejor diseño de las prácticas de conservación y restauración de hábitats amenazados como el bosque mesófilo de montaña.

3.6. Literatura Citada

- Beals, E.W. 1984. Bray-Curtis ordination: an effective strategy for analysis of multivariate ecological data. *Advances in ecological research* 14:1-55.
- Bray, J.R. y J.T. Curtis. 1957. An ordination of upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27: 325-349.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro*. CONABIO – Instituto de Biología (UNAM) - Sierra Madre A. C. México, D. F. 800 p.
- Colwell, R.K. 2005. EstimateS Version 7.5.1. Statistical estimation of richness and shared species from samples. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>
- Clark, D.B. 2002. Los factores edáficos y la distribución de las plantas. En: Guariguata, M. y G. Kattan. 2002. (Eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Ediciones Libro Universitario Regional. 1ª. Edición. Cartago, Costa Rica. Pp. 193-221.
- Cuevas, R. y E. Jardel. 2004. (Eds.) *Flora y Vegetación de la Estación Científica Las Joyas*. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco.
- Cuevas G., R., S. Koch, E. García-Moya, N.M. Nuñez L. y E.J. Jardel P. 2004. Flora vascular de la Estación Científica Las Joyas. En: Cuevas R. y Jardel E. (Eds.) *Flora y Vegetación de la Estación Científica Las Joyas*. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco. Pp. 117-176.
- Gascon, C., T.E. Lovejoy, R. Bierregaard, J.R. Malcolm, P. Stouffer, H. Vasconcelos, W. Laurance, B. Zimmerman, M. Tocher y S. Borges. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91:223-229.
- Gehlhausen, S.M., M. W. Schwartz and C.K. Augspurger. 2000. Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology* 147 (1): 21-35.

- Guariguata, M. y G. Kattan. 2002. (Eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Ediciones Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ). 1ª. Edición. Cartago, Costa Rica. 692 p.
- Harper, K.A., S.E. Macdonald, P.J. Burton, J. Chen, K.D. Brosofske, S.C. Saunders, E.S. Euskirchen, D. Roberts, M.S. Jaiteh y P. Essen. 2005. Edge influence in forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19: 768-782.
- Harris, L.D. 1984. *The fragmented forest: island biogeography theory and the preservation of biotic diversity*. University of Chicago Press, Chicago.
- Hartshorn, G.S. y R. Peralta. 1988. Preliminary description of primary forest along La Selva-Volcan Barba altitudinal transect, Costa Rica. En: Almeda, F. y Pringle, C.M. (Eds.). *Tropical Rainforests: Diversity and Conservation*. Mem. Calif. Acad. Sci. p.12-295.
- Hunter, M.L. 1996. *Fundamentals of conservation biology*. 2nd. Edition Blackwell Science. Massachussets, USA 482 p.
- Iltis, H. H., J.F. Doebley, R. Guzmán y B. Pazy. 1979. *Zea diploperennis* (Gramineae): a new teosinte from Mexico. *Science* 303: 186-188.
- INE (Instituto Nacional de Ecología). 2000. *Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán*. Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. Instituto Nacional de Ecología, México D.F., México. 201 p.
- Jardel P., E.J. 1991. Perturbaciones naturales y antrópicas de bosques subtropicales de montaña en Las Joyas, Sierra de Manantlán. *Tiempos de Ciencia* (Universidad de Guadalajara)
- Jardel P., E.J. (Coord.) 1992. *Estrategia para la conservación de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán*. Editorial Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jal. 315 p.
- Jardel P., E.J., A.L. Santiago P y M.E. Muñoz M. 1993. El Bosque mesófilo de montaña de la Sierra de Manantlán. *Tiempos de Ciencia* (Universidad de Guadalajara) 30: 20-28.
- Jardel P., E.J. 1998. Efectos ecológicos y sociales de la explotación maderera de los bosques de la Sierra de Manantlán. Pp. 231-251 En: Ávila, R.; J.P. Emphoux, L.G. Gastélum, S. Ramírez, O. Schöndube y F. Valdez (Eds.). *El Occidente de México: arqueología, historia y medio ambiente. Perspectivas regionales*. Actas del IV Coloquio de Occidentalistas. Universidad de Guadalajara / Instituto Francés de Investigación Científica para el Desarrollo en Cooperación (ORSTOM). Guadalajara, Jal.
- Jardel P., E.J., L.M. Martínez R., J.M. Ramírez R. y D. Partida L. 2004a. Condiciones físico-geográficas de Las Joyas y sus alrededores. En: Cuevas R. y Jardel E. (Eds.) *Flora y Vegetación de la Estación Científica Las Joyas*. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco. Pp. 39-63.
- Jardel P., E.J., E. Ezcurra, R. Cuevas G., A.L. Santiago P. y P. Cruz C. 2004b. Vegetación y patrones de paisaje. En: Cuevas R. y Jardel E. (Eds.) *Flora y Vegetación de la*

- Estación Científica Las Joyas*. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco. Pp. 65-117.
- Jardel P., E.J., A.L. Santiago P., C. Cortés M. y F. Castillo N. 2004c. Sucesión y dinámica de rodales. En: Cuevas R. y Jardel E. (Eds.) *Flora y Vegetación de la Estación Científica Las Joyas*. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco. Pp. 179-203.
- Jardel P., E.J., R. Ramírez-Villeda, F. Castillo-Navarro, S. García-Ruvalcaba, O.E. Balcázar M., J. C. Chacón M. y J. E. Morfín R. 2006. Manejo del Fuego y restauración de bosques en Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, México. En: Flores G., J.G. y D.A. Rodríguez-Trejo (Eds.) *Incendios Forestales*. Mundi Prensa y CONAFOR. México D.F. y Madrid. Pp. 216-242.
- Jongman, R.H.G., C.J.F. ter Braak y O.F.R. van Tongeren. 1995. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Kappelle, M. y A. Brown (Eds.). 2001. *Bosques nublados del neotrópico*. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio)- Unión Mundial para la Naturaleza (UICN). Heredia, Costa Rica. 704p.
- Laurance, W.F., R. Bierregaard, C. Gascon, R. Didham, A.P. Smith, A. Lynman, V. Viana, T.E. Lovejoy, K. Sieving, J. Sites, M. Andersen, M. Tocher, E. Kramer, C. Restrepo y C. Moritz. 1997. Tropical forest fragmentation: Synthesis of a diverse and dynamic discipline. En: Laurance, W.F., y R. O. Bierregaard (Eds.). *Tropical Forests Remnants: Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities*. University of Chicago Press. Pp. 502-514.
- Lindenmayer, D.B. y J.F. Franklin. 2002. *Conserving Forest Biodiversity: a comprehensive multiscaled approach*. Island Press, Washington, D.C. 351 p.
- MacArthur, R.H. y E.O. Wilson. 1967. *The theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N.J. 203 p.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press. Princeton, NJ, EUA. 179 p.
- Martínez, R., LM., R. Delgado I. e I. Flores R. 1993. Suelos de la Estación Científica Las Joyas de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán. *Agrociencia* 4: 103-115.
- Mateucci, S.D. y A. Colma. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. Organización de los Estados Americanos, Washington D.C., Estados Unidos de América. 179 p. 168
- McCune, B. y M.J. Mefford. 1999. PC-ORD. *Multivariate analysis of ecological data*. Version 4. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- Miranda, F. y A.J. Sharp. 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of Eastern México. *Ecology* 31: 313-333.
- Muñoz M., M. E. 1992. Distribución de especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad de Guadalajara. 102 p.

- Murcia, C. 1995. Edge effect in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10 (2): 58-62.
- Oosterhoorn, M. y M. Kappelle. 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.
- Ortega-Escalona, F. y G. Castillo-Campos. 1996. El bosque mesófilo de montaña y su importancia forestal. *Ciencias* 43: 32-39.
- Puig, H. 1974. *Végétation de la Huasteca, Mexique*. Mission Archéologique et Ethnologique Française au Mexique. México, D.F. 531 pp.
- Primack, R., R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo y F. Massardo. 2001. *Fundamentos de Conservación Biológica. Perspectivas Latinoamericanas*. 1ª edición. Fondo de Cultura Económica. México, D.F. 797 p.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México, D.F. 432 p.
- Rzedowski 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana* 35: 25- 40.
- Saldaña-Acosta, A. y E.J. Jardel. 1991. Regeneración natural del estrato arbóreo en bosques subtropicales de montaña en la Sierra de Manantlán, México: estudios preeliminares. *Biotam* 3(3): 36-50.
- Saldaña-Acosta-Acosta, A. 2001. Dinámica y patrones de establecimiento de especies de bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F., México. 87 p.
- Sánchez-Velásquez, L.R. y García-Moya. 1993. Sucesión forestal en la Sierra de Manantlán, Jalisco, México: bosque mesófilo de montaña y bosque de *Pinus*. *Agrociencia Serie Recursos Naturales* 3: 7-26.
- Santiago P., A.L. y E.J. Jardel P. 1993. Composición y estructura de especies del bosque mesófilo de montaña de la Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima. *Biotam* 5(2): 13-26.
- Santiago P., A.L., E.J. Jardel P y R. Cuevas G. 2003. Rareza y conservación de especies arbóreas de bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, México. *Ibugana Boletín del Instituto de Botánica Universidad de Guadalajara* Vol. 10, Núms. 1-2: 5-22 .
- Stumpf, K.A. 1993. The estimation of forest vegetation cover descriptions using a vertical densitometer. Joint Inventory and Biometrics Working Groups session at the Society of American Foresters National Convention, Indianapolis, IN, E.U.A. [disponible en línea: [http:// www.grsgis.com/publications/index.htm](http://www.grsgis.com/publications/index.htm)]
- Toledo, V.M. 1982. Pleistocene Changes of Vegetation in Tropical Mexico. En: G.T. Prance (Ed.). *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press. Nueva York, EUA, pp. 93-111.
- Vázquez G., J.A., R. Cuevas G., T.S. Cochrane, H.H. Iltis, F. Santana-Michel y L. Guzmán H. 1995. *Flora de Manantlán*. Sida Botanical Miscellany 13. 312 p.

- Vogelmann, H.W. 1973. Frog precipitation in the cloud forests of eastern Mexico. *Bioscience* 23 (2): 96-100.
- Wilcove, D.S., C.H. McLellan, and A.P. Dobson. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. En: Soule, M. (ed.). *Conservation Biology, the science of scarcity and diversity*. Sinauer, Massachussets, E.U.A. Pp. 237-256.
- Williams-Linera, G. 1993 . Vegetación de bordes de un bosque nublado en el Parque Ecológico Clavijero, Xalapa, Veracruz, México. *Rev. Biol. Trop.* 41(3): 443-453.
- Williams-Linera, G., V. Dominguez-Gastelú y M.E. García-Zurita. 1998. Microenvironment and floristics of different edges in a fragmented tropical rainforest. *Conservation Biology* Vol. 12 (5): 1091-1102.
- Wolfe, J.A. 1985. Distribution of major vegetational types during the Tertiary. En: E.T. Sundquist y W.S. Broecker (Eds.). *The Carbon Cycle and Atmospheric CO₂ : Natural Variation Archean to Present*. Monograph 32, American Geophisic Society, pp. 357-375.
- Zar, J.H. 1999. Biostatistical analysis. 4th edition. Prentice-Hall. New Jersey, USA. 663 p. + 212 app.

3.7. FIGURAS

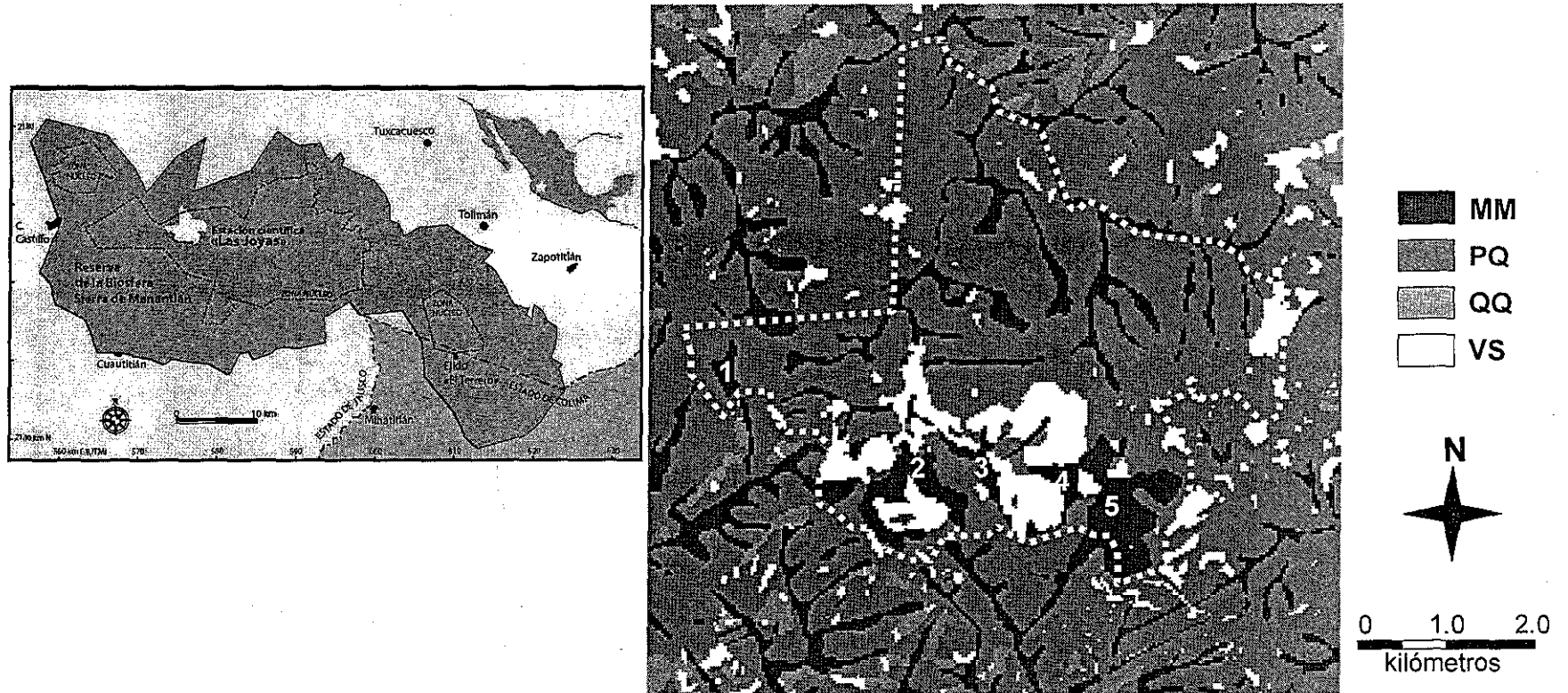


Figura 3.1. Localización del área de estudio y cobertura vegetal de la Estación Científica Las Joyas y sus alrededores. Tipos de vegetación: MM, bosque mesófilo de montaña; PQ, bosque de pino-encino; QQ, bosque de encino, y VS, matorrales secundarios. De izquierda a derecha, los rodales de estudio: 1, La Moza (sitios 1 y 2); 2, El Triguito (sitios 8 y 9); 3, La Tuna (sitios 3 y 7); 4, El Zarzamoro (sitio 2), y 5, San Campús (sitios 4 y 5).

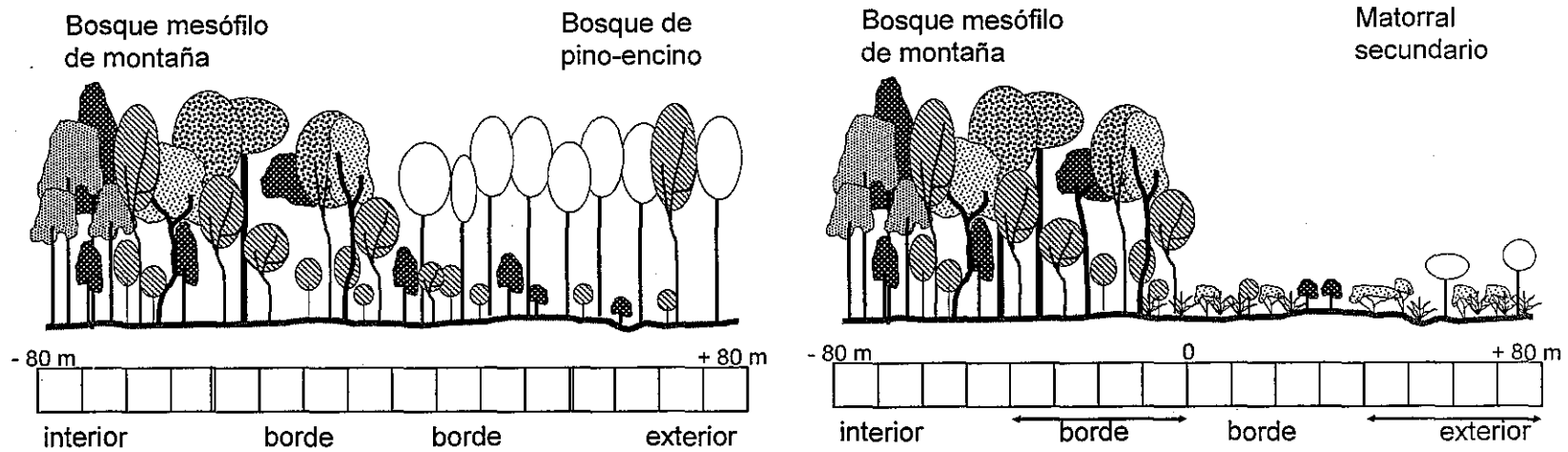


Figura 3.2. Perfiles de la vegetación a través de bordes suaves (bosque-bosque, B/B) y bordes abruptos (bosque-claros o matorrales secundarios, B/C), mostrando abajo las unidades de muestreo.

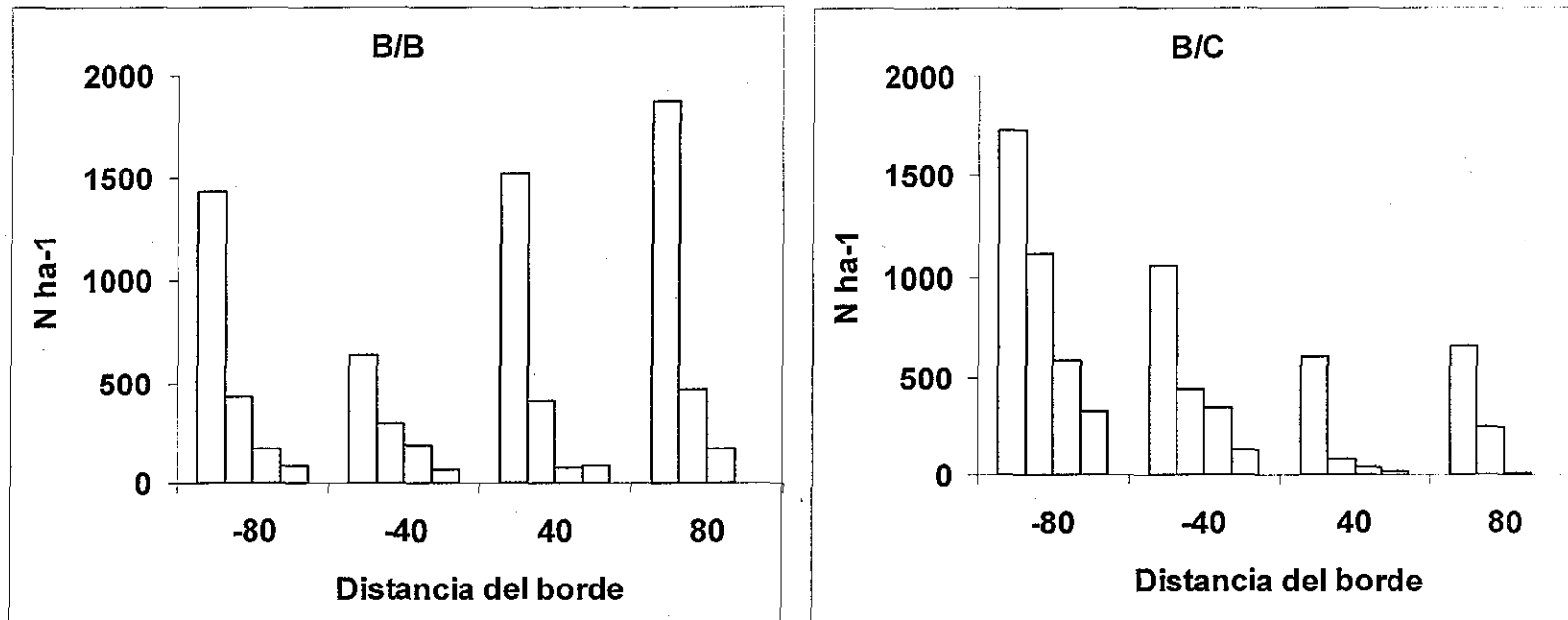


Figura 3.3. Cambio en la estructura de diámetros desde el interior del bosque mesófilo de montaña a la vegetación adyacente a través del borde. El gráfico de la derecha corresponde a bordes suaves (B/B) y el de la izquierda a bordes abruptos (B/C). Las categorías de diámetro son: <5 cm, 6-30 cm, 31-60 cm y >60 cm.

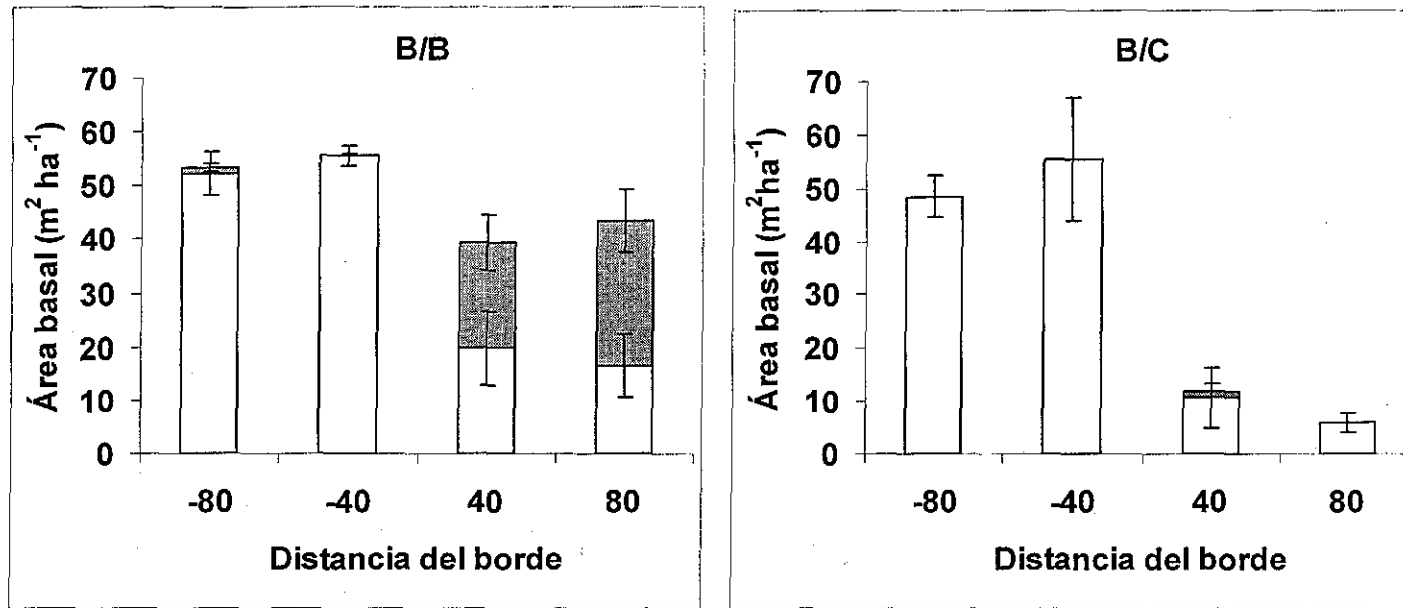


Figura 3.4. Cambio en la distribución del área basal de latifoliadas y pinos desde el interior del bosque mesófilo de montaña a la vegetación adyacente a través del borde. El gráfico de la izquierda corresponde a bordes suaves (B/B) y el de la derecha a bordes abruptos (BC). Las barras en blanco corresponden a las latifoliadas y las sombreadas a los pinos.

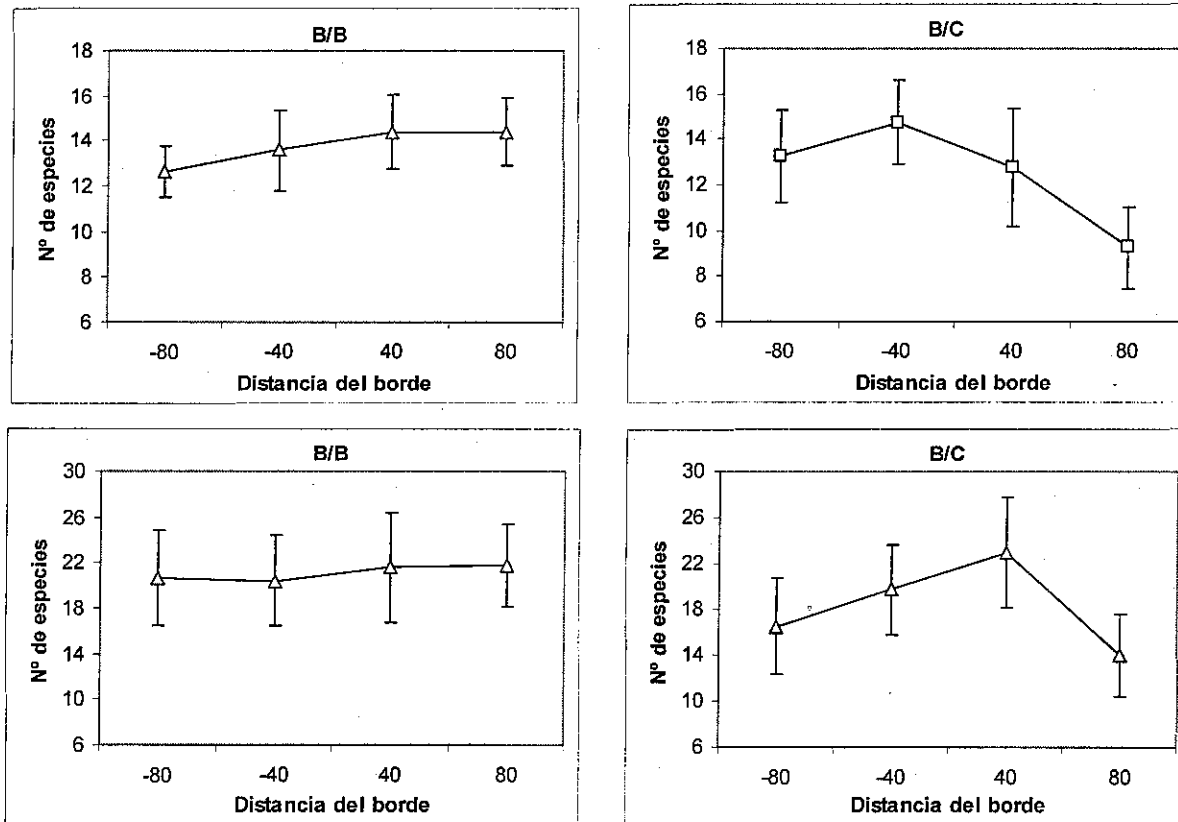


Figura 3.5. Cambio en la riqueza de especies desde el interior del bosque mesófilo de montaña a la vegetación adyacente a través del borde. Los gráficos de la izquierda corresponden a bordes suaves (B/B) y los de la derecha a bordes abruptos (B/C). Arriba: especies arbóreas (dosel y subdosel); abajo: especies del sotobosque (herbáceas, arbustivas y plántulas de especies arbóreas). Se muestran valores medios y el error estándar de la media.

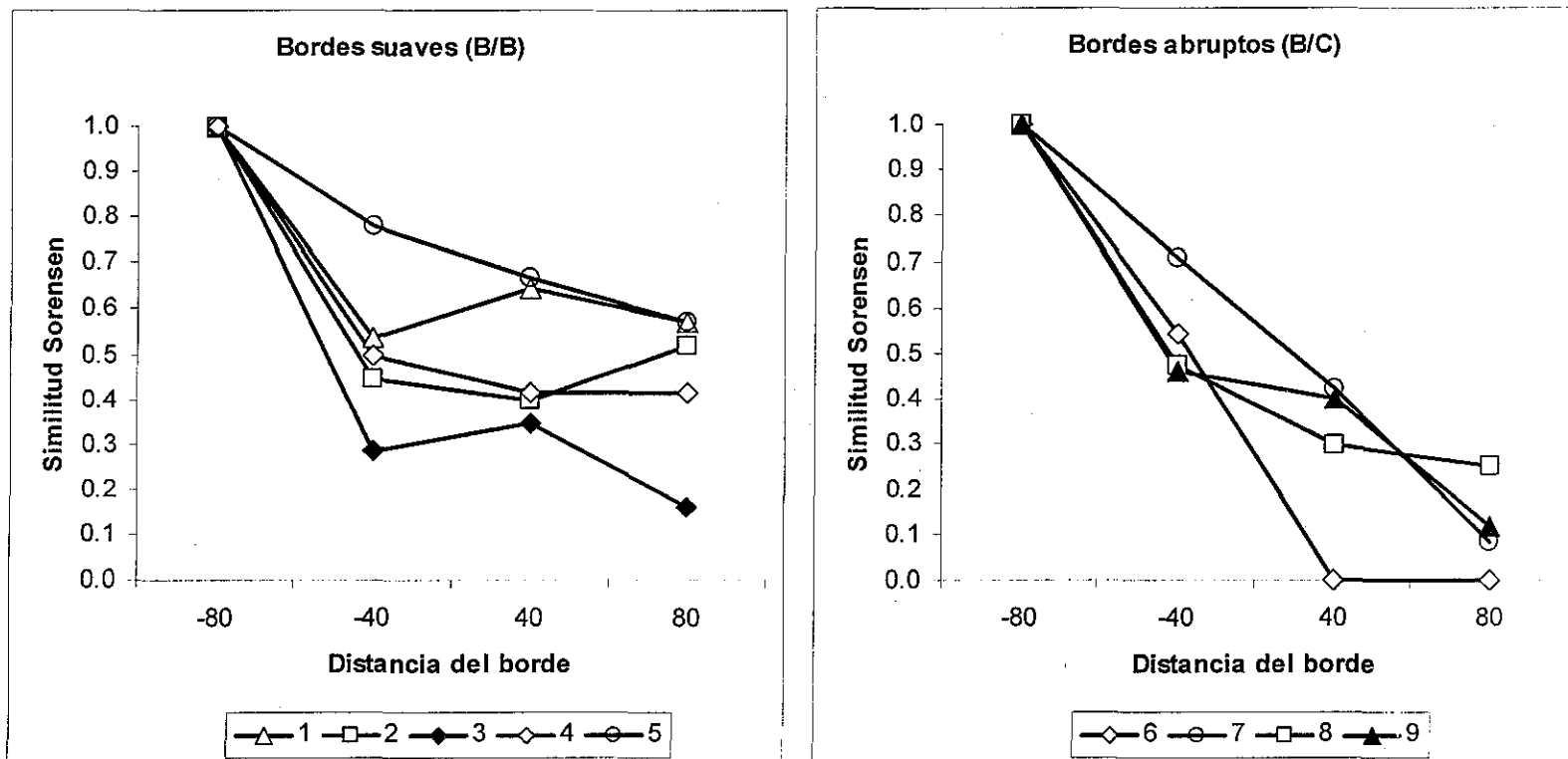


Figura 3.6. Cambio en la similitud en la composición de especies (índice de Sorensen) desde el interior del bosque mesófilo de montaña a la vegetación adyacente a través del borde. El gráfico de la izquierda corresponde a bordes suaves (bosque-bosque) y el de la derecha a bordes abruptos (bosque-claro).

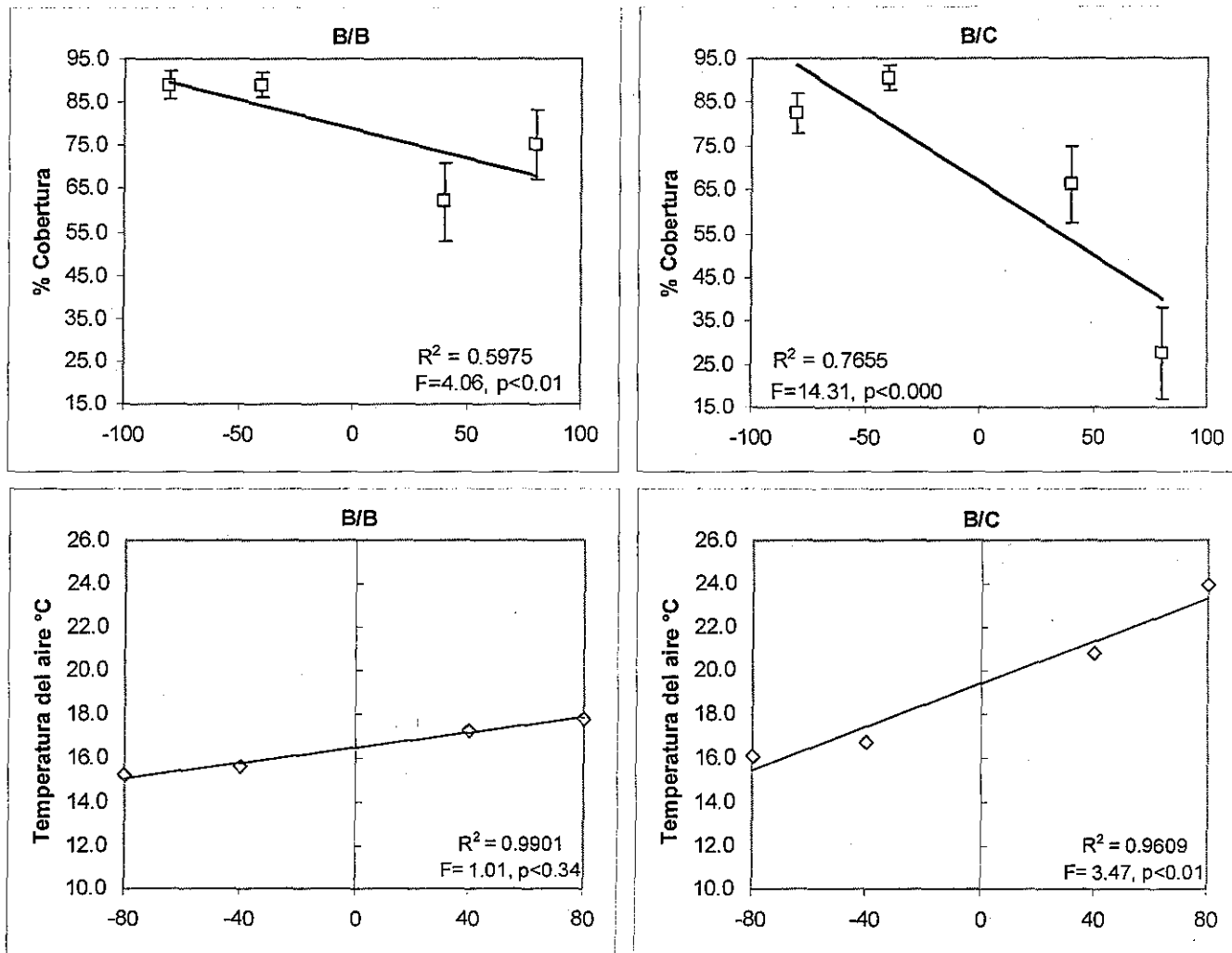


Figura 3.7. Variación observada en la cobertura de dosel (arriba) y oscilación en la temperatura del aire a través de bordes entre el bosque mesófilo de montaña y la vegetación adyacente. A la izquierda, bordes suaves (B/B) y a la derecha bordes abruptos (B/C). Se muestran valores medios y el error estándar de la media.

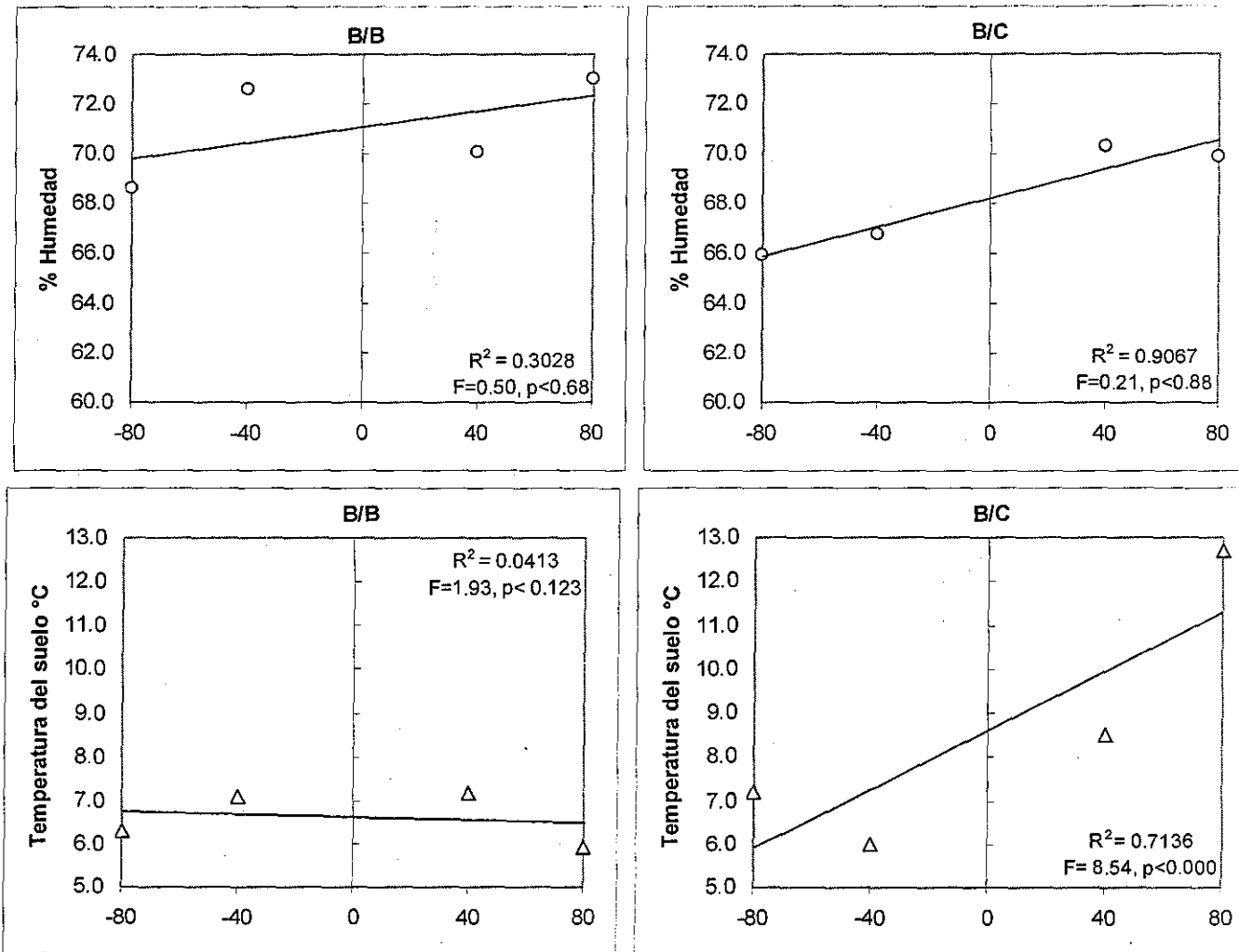


Figura 3.8. Variación observada en la oscilación de la humedad relativa (arriba) y de la temperatura del aire (abajo) a través de bordes entre el bosque mesófilo de montaña y la vegetación adyacente. A la izquierda, bordes suaves (B/B) y a la derecha bordes abruptos (B/C). Se muestran valores medios y el error estándar de la media.

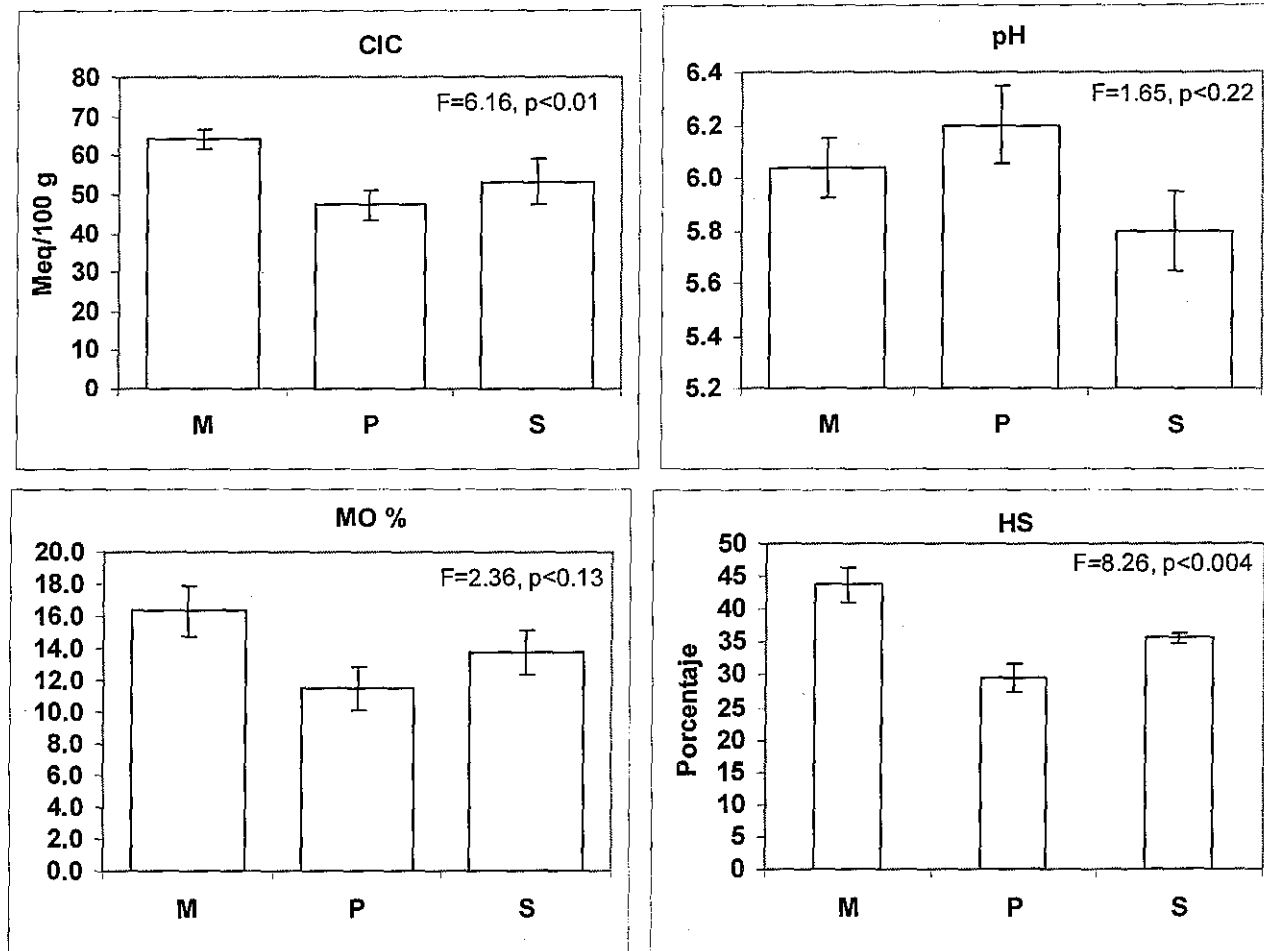


Figura 3.9. Variación observada en las condiciones del suelo entre el bosque mesófilo de montaña (M) y la vegetación adyacente: bosque de pino (P) y matorrales secundarios (S). Variables del suelo: capacidad de intercambio catiónico (CIC), pH, materia orgánica (MO) y humedad del suelo (HS). Se muestran valores medios y el error estándar de la media.

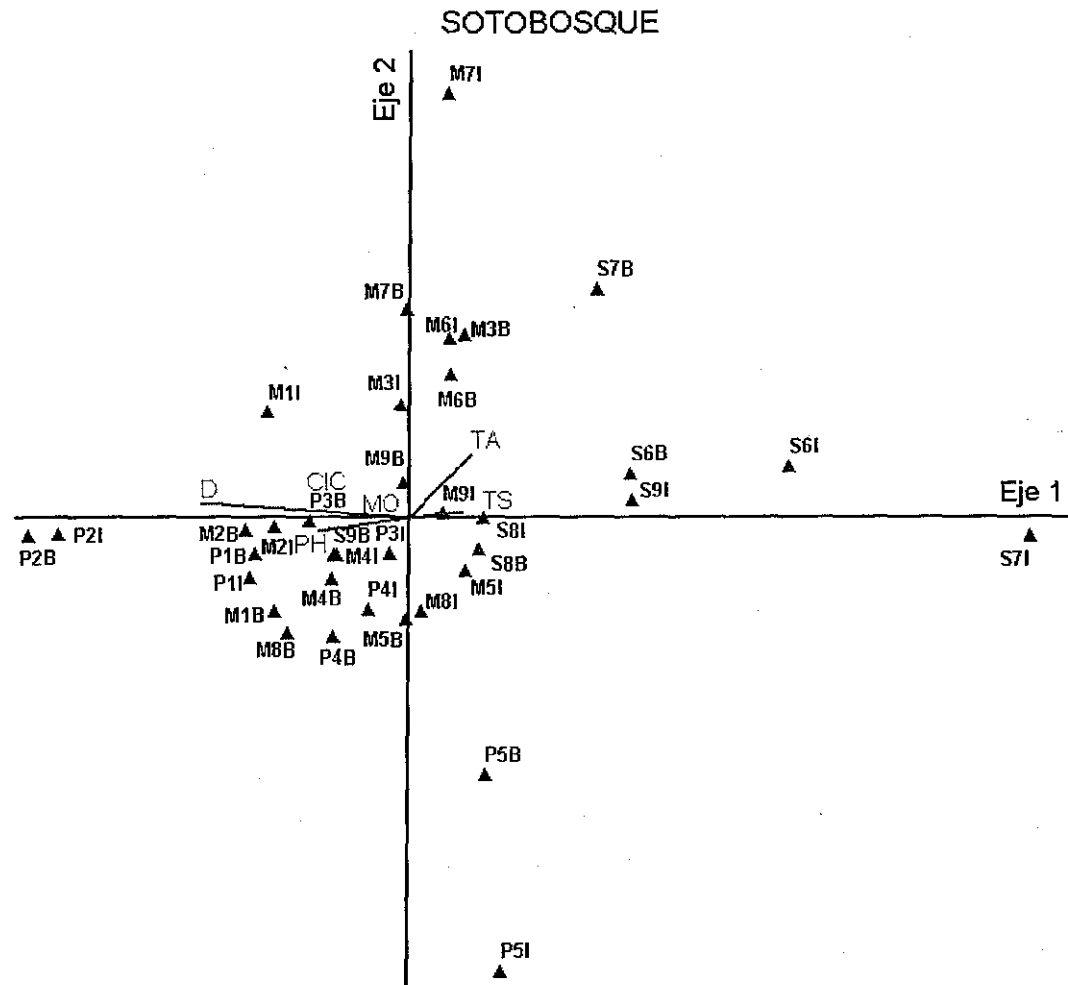


Figura 3.10. Ordenación polar (Bray y Curtis) de los sitios de bosque mesófilo de montaña (M) y la vegetación adyacente (bosque de pino P; matorrales secundarios, S), utilizando como variables la presencia-ausencia de especies del sotobosque. Se muestran las relaciones con las variables ambientales más significativas (coeficiente de correlación de Pearson > 0.3). Las variables ambientales son: temperatura del aire, TA; temperatura del suelo, TS; cobertura de dosel, D; pH del suelo, pH; capacidad de intercambio catiónico, CIC y materia orgánica, MO.

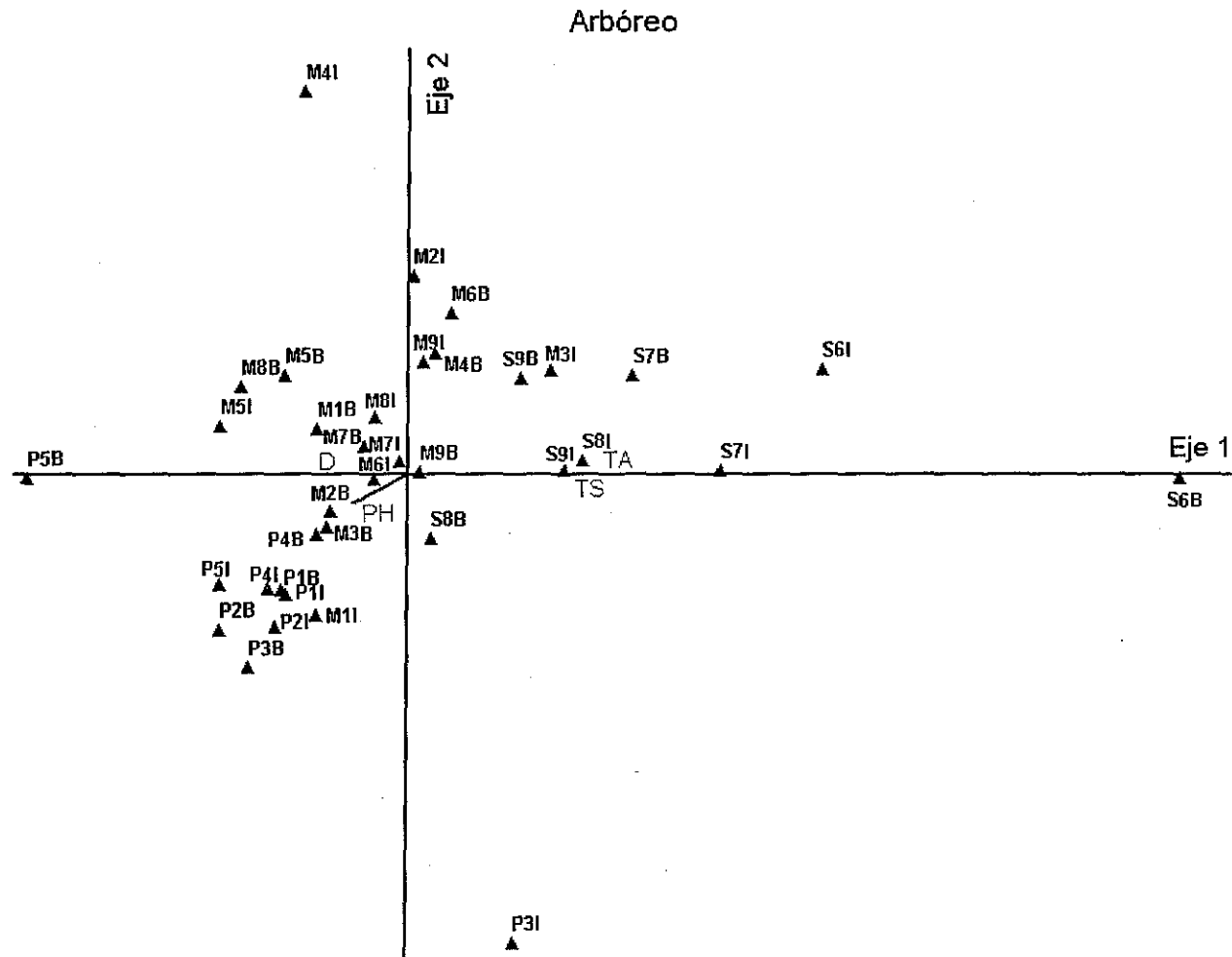


Figura 3.11. Ordenación polar (Bray y Curtis) de los sitios de bosque mesófilo de montaña (M) y la vegetación adyacente (bosque de pino P; matorrales secundarios, S), utilizando como variables la presencia-ausencia de especies del estrato arbóreo. Se muestran las relaciones con las variables ambientales más significativas (coeficiente de correlación de Pearson > 0.3). Las variables ambientales son: temperatura del aire, TA; temperatura del suelo, TS; cobertura de dosel, D y pH del suelo, PH.

3.8. CUADROS

Cuadro 3.1. Condiciones de borde y topográficas de los sitios de estudio.

Sitio		Vegetación adyacente ⁽¹⁾	Tipo de borde ⁽²⁾	Altitud (msnm)	Exposición	Geoforma y posición topográfica	Pendiente media %
N°	Localidad						
1	Cañada La Moza	P	B/B	1895	N	Ladera media cóncava	28
2	Puerto La Moza	P	B/B	1950	N	Ladera alta cóncava	46
3	Tuna	P	B/B	1875	NO	Ladera baja cóncava	19
4	San Campús	P	B/B	2100	SO	Lader alta cóncava	55
5	Pto. SanCampús	P	B/B	2050	O	Ladera media cóncava	26
6	Zarzamoro	S-Z	B/C	1890	N	Cañada	23
7	Xilosuchitlán	S-Z	B/C	1910	N	Ladera baja cóncava	27
8	El Triguito I	S-R	B/C	1895	N	Ladera media cóncava	20
9	El Triguito II	S-R	B/C	1920	N	Ladera baja convexa	17

(1) P, bosque de pino; SZ, matorral secundario con *Zea diploperennis*; SR, matorral secundario con zarzamora (*Rubus* spp.)

(2) B/B, borde suave bosque-bosque; B/C, borde abrupto bosque-claro

Cuadro 3.2. Riqueza de especies registradas por forma de vida y tipo de vegetación estudiado en la ECLJ.

Forma de vida	Tipo de vegetación		
	M	P	S
Árboles	42	32	7
Arbustos	35	22	19
Hierbas	36	17	17
Bejucos	3	1	1
Total	116	72	44

Cuadro 3.3. Coeficientes de correlación de Pearson entre las variables ambientales y los ejes de las ordenaciones polares (Bray y Curtis) para el estrato arbóreo y el sotobosque.

Variables ambientales	Estrato arbóreo				Sotobosque			
	Eje 1		Eje 2		Eje 1		Eje 2	
	r	r ²	r	r ²	r	r ²	r	r ²
Temperatura del aire	0.563	0.317	-0.008	0.000	0.351	0.123	0.359	0.129
Humedad relativa	0.106	0.011	-0.104	0.011	-0.169	0.028	-0.144	0.021
Temperatura del suelo	0.514	0.265	-0.008	0.000	0.324	0.105	0.104	0.011
Dosel	-0.394	0.155	0.017	0.000	-0.644	0.415	0.173	0.030
Capacidad de intercambio catiónico	-0.224	0.050	0.126	0.016	-0.421	0.177	0.006	0.000
pH	-0.310	0.096	-0.223	0.050	-0.427	0.182	-0.169	0.029
Humedad del suelo	-0.160	0.025	0.195	0.038	-0.093	0.009	0.148	0.022
Materia orgánica	0.026	0.001	-0.031	0.001	-0.348	0.121	0.039	0.001

3.9. APÉNDICE

Apéndice 3.1. Listado de especies en bordes del bosque mesófilo de montaña y la vegetación adyacente en la Estación Científica Las Joyas, Sierra de Manantlán, Jalisco, México. FV= forma de vida: A, árbol; a, arbusto; h, herbácea (ha, hierba anual; hp, hierba perenne; hp-e, hierba perenne epífita); L, liana. Vegetación= M, bosque mesófilo de montaña; P= bosque de pino; S= matorral secundario. Borde= P, pino; S, matorral secundario.

FV	ESPECIE	VEGETACIÓN	BORDE
	Actinidiaceae		
A	<i>Saurauia serrata</i> DC.	M	B
	Adiantaceae		
hp	<i>Adiantum</i> sp.	PS	BC
	Anacardiaceae		
a	<i>Rhus schmidelioides</i> Schtdl.	P	B
	Apiaceae		
a	<i>Coultterophytum jaliscoense</i> McVaugh	M	C
hp	<i>Rhodosciadium pringlei</i> S. Watson	M	B
	Aquifoliaceae		
A	<i>Ilex brandegeana</i> Loes.	MP	BC
	Araceae		
h	<i>Arisaema macrospatum</i> Benth.	MP	B
	Araliaceae		
A	<i>Oreopanax echinops</i> (Schtdl. y Cham.) Decne. & Planch.	M	BC
A	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	MPS	BC
	Aspleniaceae		
hp	<i>Asplenium cuspidatum</i> Lam.	MP	B
hp	<i>Asplenium monanthes</i> L.	M	BC
hp	<i>Asplenium sessilifolium</i> Desv.	M	B
hp	<i>Asplenium auriculatum</i> Sw.	M	C
hp	<i>Asplenium</i> sp. 1	M	C
hp	<i>Asplenium</i> sp. 2	M	B
hp	<i>Ctenitis equestris</i> ((Kunze) Ching.	MS	C
hp	<i>Diplazium lonchopyllum</i> Kunze	M	C
hp	<i>Phanerophlebia nobilis</i> (Schtdl. y Cham.) Presl.	M	B
	Asteraceae		
L	<i>Archibaccharis schiedeana</i> (Benth.) J.D. Jacks	PS	BC
a	<i>Baccharis pteroniodes</i> DC.	S	C
a	<i>Baccharis salicifolia</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	S	C
a	<i>Cirsium jaliscoense</i> G.L. Nesom	S	S
a	<i>Eupatorium areolare</i> DC.	MPS	BC
a	<i>Eupatorium cronquistii</i> (King y H. Rob) B.L. Turner	MP	BC
A	<i>Eupatorium</i> sp.1	MPS	BC
a	<i>Eupatorium</i> sp.2	S	C
hp	<i>Piqueria triflora</i> Hemsl.	MP	B
a	<i>Podachaenium eminens</i> (Lag.) Sch. Bip.	SP	BC
A	<i>Senecio angustifolius</i> DC.	M	B
A	<i>Senecio salignus</i> DC.	MPS	BC

FV	ESPECIE	VEGETACIÓN	BORDE
hp	<i>Stevia</i> sp.	P	B
a-A	<i>Vernonia capreifolia</i> Gleason	S	C
ha	Desc 6_6 (flama)	S	C
	Begoniaceae		
hp	<i>Begonia calderonii</i> Standl.	M	BC
	Betulaceae		
A	<i>Carpinus tropicalis</i> Furlow	MPS	BC
A	<i>Ostrya virginiana</i> (Mill.) K. Koch	M	B
A	<i>Alnus acuminata</i> HBK subsp. <i>arguta</i> (Schltdl.) Furlow	MP	C
	Blechnaceae		
hp	<i>Blechnum glandulosum</i> Kaulf. ex Link.	M	B
hp	<i>Blechnum occidentale</i> L.	M	B
	Boraginaceae		
A	<i>Tournefortia</i> sp.	M	BC
a	<i>Tournefortia petiolaris</i> A. DC.	S	C
	Buddlejaceae		
A	<i>Buddleja parviflora</i> H. B. K.	MS	C
	Caprifoliaceae		
A	<i>Viburnum hartwegii</i> Benth.	MP	B
	Caryophyllaceae		
ha	<i>Arenaria lanuginosa</i> (Michx.) Rohrb.	MP	B
	Celastraceae		
L	Bejuco	M	B
L	<i>Celastrus pringlei</i> Rose	M	B
A	<i>Perrottetia longistylis</i> Rose	M	BC
A	<i>Zinowiewia concinna</i> Lundell	MPS	BC
	Clethraceae		
A	<i>Clethra vicentina</i> Standl.	MPS	BC
	Cornaceae		
A	<i>Cornus disciflora</i> DC.	MPS	BC
	Cyperaceae		
h	<i>Rhynchospora</i> sp.	PS	BC
	Dennstaedtiaceae		
hp	<i>Pteridium arachnoideum</i> (Kaulf.) Maxon	MP	BC
	Ericaceae		
A	<i>Arbutus xalapensis</i> Humb., Bonpl. y Kunth. (Homogeneizar forma de citar de estos autores)	P	BC
	Euphorbiaceae		
a	<i>Chiropetalum schiedeianum</i> (Muell. Arg.) Pax	MPS	BC
a-A	<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss. var. <i>pacifica</i> McVaugh	MPS	BC
	Fabaceae		
a	<i>Crotalaria longistrostrata</i> Hook. y Arn.	PS	B
a-A	<i>Desmodium</i> cf. <i>sumichrastii</i> (Schindl.) Standl.	MS	BC
a-A	<i>Desmodium</i> sp.	P	B
ha	<i>Phaseolus coccineus</i> L.	M	B
	Fagaceae		
A	<i>Quercus candicans</i> Née	MP	B
A	<i>Quercus salicifolia</i> Liebm.	MPS	BC
A	<i>Quercus scytophylla</i> Liebm.	PS	BC
A	<i>Quercus uxoris</i> McVaugh	MP	B

FV	ESPECIE	VEGETACIÓN	BORDE
A	<i>Quercus xalapensis</i> Humb. y Bonpl.	MPS	BC
A	<i>Quercus</i> sp.	P	B
	Flacuortiaceae		
A	<i>Hasseltiopsis dioica</i> (Benth.) Sleumer	MS	C
A	<i>Xylosma flexuosum</i> (H. B. K.) Hemsl.	MS	BC
	Geraniaceae		
hp	<i>Geranium seemannii</i> Peyr.	MS	BC
	Gesneriaceae		
a	<i>Mousonia elegans</i> Decne.	M	BC
	Guttiferae		
A	<i>Clusia salvinii</i> Donn. Sm.	MP	B
	Hydrophyllaceae		
ha-p	<i>Phacelia platycarpa</i> (Cav.) Spreng.	S	C
	Icacinaceae		
A	<i>Calatola laevigata</i> Standl.	MP	B
	Lamiaceae		
a	<i>Cunila lytrifolia</i> Benth.	P	BC
hp	<i>Lepechinia caulescens</i> (Ort.) Epling.	M	C
a	<i>Salvia albocaerulea</i> Lindl.	MP	B
a	<i>Salvia iodantha</i> Fernald	MP	B
a	<i>Salvia mexicana</i> L. var. <i>minor</i> Benth.	MPS	BC
hp	<i>Salvia lavanduloides</i> H.B.K	PS	B
hp-a	<i>Salvia thyrsoiflora</i> Benth.	MP	B
h	<i>Salvia</i> sp.	MP	B
ha	<i>Stachys agraria</i> Cham. y Schldl.	MP	BC
	Lauraceae		
A	<i>Cinnamomum pachypodium</i> (Nees) Kosterm.	MPS	BC
A	<i>Cinnamomum</i> sp.	MPS	BC
A	<i>Nectandra lundellii</i> C.K. Allen	M	C
A	<i>Persea hintonii</i> C.K. Allen	MPS	BC
	Magnoliaceae		
A	<i>Magnolia iltisiana</i> A. Vazquez	MP	BC
	Malpighiaceae		
A	<i>Galphimia</i> cf. <i>glauca</i> Cav.	PS	BC
	Malvaceae		
a	<i>Malvaviscus arboreus</i> Cav. var. <i>mexicanus</i> Schldl.	MP	B
a	<i>Neobrittonia acerifolia</i> (G. Don) Hochr.	M	C
	Melastomataceae		
A	<i>Conostegia volcanalis</i> Standl. y Steyerem.	MS	BC
a	<i>Miconia glaberrima</i> (Schldl.) Naudin	MP	B
	Meliaceae		
A	<i>Guarea glabra</i> Vahl	M	B
A	<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.	MP	BC
	Mimosaceae		
A	<i>Acacia angustissima</i> (Mill.) Kuntze var. <i>angustissima</i>	S	C
A	<i>Calliandra laevis</i> Rose	P	B
A	<i>Inga micheliana</i> Harms	M	B
	Myrsinaceae		
A	<i>Myrsine jurgensenii</i> (Mez.) Lundell	MPS	BC

FV	ESPECIE	VEGETACIÓN	BORDE
a-A	<i>Parathesis villosa</i> Lundell	MPS	BC
A	<i>Synardisia venosa</i> (Mast.) Lundell	M	BC
	Myrtaceae		
a-A	<i>Eugenia culminicola</i> McVaugh	M	B
	Oleaceae		
A	<i>Fraxinus uhdei</i> (Wenz.) Lingelsh.	MPS	BC
	Onagraceae		
a	<i>Fuchsia encliandra</i> Steud. subsp. <i>encliandra</i>	MPS	BC
a-A	<i>Fuchsia arborescens</i> Sims	MPS	BC
a	<i>Fuchsia</i> sp.	M	B
	Piperaceae		
a	<i>Piper pseudolindenii</i> C. DC.	M	B
	Pinaceae		
A	<i>Pinus douglasiana</i> Martínez	MPS	BC
	Poaceae		
a	<i>Chusquea nelsonii</i> Scribn. y J.G. Sm	MPS	B
ha	<i>Oplismenus burmanii</i> (Retz.) Beauv. var. <i>burmannii</i>	MP	B
hp	<i>Oplismenus compositum</i> (L.) Beauv.	MPS	BC
hp	<i>Panicum albomaculatum</i> Scribn.	P	B
hp	<i>Zea diploperennis</i> H.H. Iltis, Doebley y R. Guzmán	S	C
hp	<i>Zeugites americana</i> Willd. var. <i>mexicana</i> (Kunth) McVaugh	MPS	BC
	Polypodiaceae		
hp	<i>Campyloneurum amphostenon</i> (Klotzsch) Fee	M	B
hp-e	<i>Pecluma alfredii</i> (Rosenst.) M.G. Price	M	B
hp-e	<i>Pecluma cupreolepis</i> (A.M. Evans) M.G. Price	M	B
hp-e	<i>Phlebodium areolatum</i> (Willd.) J. Smith	P	B
hp-e	<i>Pleopeltis angusta</i> Humb. y Bonpl. ex Willd. var. <i>angusta</i>	M	B
hp	<i>Polypodium</i> sp.	M	B
	Ranunculaceae		
hp	<i>Ranunculus petiolaris</i> H.B.K. ex Don var. <i>petiolaris</i>	MP	B
	Rhamnaceae		
A	<i>Rhamnus hintonii</i> M. C. & L. A. Johnst.	M	BC
	Rosaceae		
A	<i>Crataegus pubescens</i> (Humb., Bonpl. y Kunth) Steud.	S	C
A	<i>Prunus cortapico</i> Kerber ex Koehne	MS	C
A	<i>Prunus persica</i> (L.) Batsch.	S	C
a	<i>Rubus adenotrichos</i> Schltdl.	SP	BC
	Rubiaceae		
a	<i>Hoffmania cuneatissima</i> B. L. Rob.	MP	BC
a	<i>Rondeletia manantlanensis</i> Lorence	M	B
a-A	<i>Chiococca pachyphylla</i> Wernham	M	B
a	Rubiaceae	MPS	BC
	Sabiaceae		
A	<i>Meliosma dentata</i> (Liebm.) Urb.	MP	BC
A	<i>Meliosma nesites</i> I.M. Johnst.	MP	B
	Scrophulariaceae		
hp	<i>Castilleja arvensis</i> Schlecht. y Cham.	S	B
hp	<i>Sibthorpia repens</i> (Mutis ex L. f.) Kuntze	M	C
	Solanaceae		

FV	ESPECIE	VEGETACIÓN	BORDE
a	<i>Cestrum aurantiacum</i> Lindl.	P	B
A	<i>Cestrum nitidum</i> Mart. y Galeotti	MP	B
A	<i>Cestrum terminale</i> Francey	S	C
A	<i>Cestrum</i> sp.1	S	C
a-A	<i>Cestrum</i> sp.2	M	C
a	<i>Lycianthes surrotatensis</i> J.L. Gentry	M	C
a	<i>Solanum aphyodendron</i> S. Knapp	M	C
a	<i>Solanum</i> HD	MPS	BC
a	<i>Solanum</i> HG	MPS	BC
a	<i>Solanum</i> sp.	MPS	BC
a	<i>Solanum nigricans</i> M. Martens & Galeotti	MS	C
Smilacaceae			
L	<i>Smilax spinosa</i> Mill.	M	C
L	<i>Smilax</i> sp.	MS	C
Styracaceae			
A	<i>Styrax argenteus</i> C. Presl.	MPS	BC
Symplocaceae			
A	<i>Symplocos citrea</i> Lex.	MPS	BC
Theaceae			
A	<i>Cleyera integrifolia</i> (Benth.) Choisy	M	B
A	<i>Symplococarpon purpusii</i> (Brandege) Kobuski	MP	BC
A	<i>Ternstroemia dentisepala</i> B.M. Barthol.	MP	B
Thelypteridaceae			
hp	<i>Thelypteris</i> sp.	M	C
Tiliaceae			
a	<i>Triumfetta</i> sp.	S	C
A	<i>Tilia americana</i> L. var. <i>mexicana</i> (Schltdl.) Hardin	MP	BC
a-A	<i>Triumfetta barbosa</i> Lay	M	C
a	<i>Triumfetta</i> sp.	M	C
Verbenaceae			
A	<i>Citharexylum mocinii</i> D. Don	MPS	BC
A	<i>Lippia umbellata</i> Cav.	MP	B
Violaceae			
hp	<i>Hybanthus elatus</i> (Turcz.) Morton.	M	C
b	Enredadera S6	S	C
	Desc 2_3	M	B
	Desc 5_1	P	B
	Desc 6_1	M	B
	Desc 7_1	M	B
a	Desc 2_6(samy2)	S	C
a	Desc 5_1(corpel)	S	C
a	Desc 6_5(corfise)	S	C
h	Flecha	P	B
h	3 hojas	P	B

Apéndice 3.2. Valores calculados de riqueza de especies (*S*), diversidad de especies *H'*, uniformidad (*'E*) y número de especies (*N'*) en el estrato arbóreo para el área de estudio.

Bordes suaves (B/B)																
Sitio	Mesófilo Interior (MI)				Mesófilo Borde (MB)				Pino Borde (PB)				Pino Interior (PI)			
	(S)	(H')	('E)	(N')	(S)	(H')	('E)	(N')	(S)	(H')	('E)	(N')	(S)	(H')	('E)	(N')
1	15	3.2	0.82	24.4	11	2.79	0.81	16.3	17	3.82	0.93	45.7	20	3.58	0.83	35.8
2	11	3.19	0.92	24.4	13	3.39	0.92	29.7	15	3.31	0.85	27.4	12	2.7	0.75	14.9
3	14	2.57	0.67	13.0	16	3.05	0.76	21.2	17	3.64	0.89	38.2	13	2.99	0.81	19.9
4	14	2.73	0.72	15.4	19	3.72	0.87	41.1	15	3.36	0.86	28.8	15	2.78	0.71	16.2
5	9	2.75	0.87	15.7	9	2.43	0.77	11.4	8	2.39	0.8	10.9	12	2.67	0.74	14.4
Media	13	2.89	0.80	18.6	14	3.08	0.83	23.9	14	3.30	0.87	30.2	14	2.94	0.77	20.2
ds	3	0.29	0.10	5.4	4	0.50	0.07	11.7	4	0.55	0.05	13.1	3	0.38	0.05	9.0
ES	1	0.13	0.05	2.4	2	0.23	0.03	5.2	2	0.25	0.02	5.9	2	0.17	0.02	4.0
Bordes abruptos (B/C)																
Sitio	Mesófilo Interior (MI)				Mesófilo Borde (MB)				Secundario Borde (SB)				Secundario Interior (SI)			
	(S)	(H')	('E)	(N')	(S)	(H')	('E)	(N')	(S)	(H')	('E)	(N')	(S)	(H')	('E)	(N')
6	13	2.86	0.77	17.5	19	3.1	0.73	22.2	5	1.04	0.45	2.8	11	1.96	0.57	7.1
7	19	3.82	0.9	45.5	15	3.34	0.86	28.3	15	3.44	0.88	31.1	5	1.88	0.81	6.5
8	10	2.17	0.65	8.7	10	2.4	0.72	11.1	16	2.82	0.7	16.8	13	2.49	0.67	12.0
9	11	1.09	0.32	3.0	15	2.36	0.6	10.6	15	3.33	0.85	28.1	8	2.58	0.86	13.3
Media	13	2.49	0.66	18.7	15	2.80	0.73	18.0	13	2.66	0.72	19.7	9	2.23	0.73	9.7
ds	4	1.15	0.25	18.9	4	0.50	0.11	8.7	5	1.11	0.20	12.8	4	0.36	0.13	3.4
ES	2	0.58	0.12	9.4	2	0.25	0.05	4.4	3	0.56	0.10	6.4	2	0.18	0.07	1.7

ÍNDICE DE FIGURAS, CUADROS Y APÉNDICES

CAPÍTULO 1		Página
Figura 1.1	Efectos de la fragmentación sobre las condiciones de hábitat y la población de una especie (representada por los puntos).	15
Figura 1.2	Ejemplo del aumento de la proporción de la superficie de borde e interior entre el hábitat original (continuo) y un hábitat dividido en cuatro fragmentos, el conjunto de los cuales representa la misma superficie.	16
CAPÍTULO 2		
Figura 2.1	Localización del área de estudio y cobertura vegetal de la Estación Científica Las Joyas y sus alrededores. Tipos de vegetación: MM, bosque mesófilo de montaña; PQ, bosque de pino-encino; QQ, bosque de encino, y VS, matorrales secundarios.	32
Figura 2.2	Cambio en la cobertura vegetal y los tipos de borde a escala del paisaje entre 1972, 1990 y 2000.	33
Cuadro 2.1	Cambio entre 1972 y 2000 en algunos indicadores del efecto de borde en el bosque mesófilo de montaña.	34
CAPÍTULO 3		
Figura 3.1	Localización del área de estudio y cobertura vegetal de la Estación Científica Las Joyas y sus alrededores. Tipos de vegetación: MM, bosque mesófilo de montaña; PQ, bosque de pino-encino; QQ, bosque de encino, y VS, matorrales secundarios. De izquierda a derecha los rodales de estudio: 1, La Moza (sitios 1 y 2); 2, El Triguito (sitios 8 y 9); 3, La Tuna (sitios 3 y 7); 4, El zarzamora (sitio 2) y 5, San Campús (sitios 4 y 5).	57
Figura 3.2	Perfiles de la vegetación a través de bordes suaves (bosque-bosque, B/B) y bordes abruptos (bosque-claros o matorrales secundarios, B/C), mostrando abajo las unidades de muestreo.	58
Figura 3.3	Cambio en la estructura de diámetros desde el interior del bosque mesófilo de montaña a la vegetación adyacente a través del borde. El gráfico de la derecha corresponde a bordes suaves (B/B) y el de la izquierda a bordes abruptos (B/C). Las categorías de diámetro son: <5 cm, 6-30 cm, 31-	59

60 cm y >60 cm.

- Figura 3.4 Cambio en la distribución del área basal de latifoliadas y pinos desde el interior del bosque mesófilo de montaña a la vegetación adyacente a través del borde. El gráfico de la izquierda corresponde a bordes suaves (B/B) y el de la derecha a bordes abruptos (BC). Las barras en blanco corresponden a las latifoliadas y las sombreadas a los pinos. 60
- Figura 3.5 Cambio en la riqueza de especies desde el interior del bosque mesófilo de montaña a la vegetación adyacente a través del borde. Los gráficos de la izquierda corresponden a bordes suaves (B/B) y los de la derecha a bordes abruptos (B/C). Arriba: especies arbóreas (dosel y subdosel); abajo: especies del sotobosque (herbáceas, arbustivas y plántulas de especies arbóreas). Se muestran valores medios y el error estándar de la media. 61
- Figura 3.6 Cambio en la similitud en la composición de especies (índice de Sorensen) desde el interior del bosque mesófilo de montaña a la vegetación adyacente a través del borde. El gráfico de la izquierda corresponde a bordes suaves (bosque-bosque) y el de la derecha a bordes abruptos (bosque-claro). 62
- Figura 3.7 Variación observada en la cobertura de dosel (arriba) y oscilación en la temperatura del aire a través de bordes entre el bosque mesófilo de montaña y la vegetación adyacente. A la izquierda, bordes suaves (B/B) y a la derecha bordes abruptos (B/C). Se muestran valores medios y el error estándar de la media. 63
- Figura 3.8 Variación observada en la oscilación de la humedad relativa (arriba) y de la temperatura del aire (abajo) a través de bordes entre el bosque mesófilo de montaña y la vegetación adyacente. A la izquierda, bordes suaves (B/B) y a la derecha bordes abruptos (B/C). Se muestran valores medios y el error estándar de la media. 64
- Figura 3.9 Variación observada en las condiciones del suelo entre el bosque mesófilo de montaña (M) y la vegetación adyacente: bosque de pino (P) y matorrales secundarios (S). Variables del suelo: capacidad de intercambio catiónico (CIC), pH, materia orgánica (MO) y humedad del suelo (HS). Se muestran valores medios y el error estándar de la media. 65
- Figura 3.10 Ordenación polar (Bray y Curtis) de los sitios de bosque mesófilo de montaña (M) y la vegetación adyacente (bosque 66

de pino P; matorrales secundarios, S), utilizando como variables la presencia-ausencia de especies del sotobosque. Se muestran las relaciones con las variables ambientales más significativas (coeficiente de correlación de Pearson > 0.3). Las variables ambientales son: temperatura del aire, TA; temperatura del suelo, TS; cobertura de dosel, D; pH del suelo, pH; capacidad de intercambio catiónico, CIC y materia orgánica, MO.

Figura 3.11	Ordenación polar (Bray y Curtis) de los sitios de bosque mesófilo de montaña (M) y la vegetación adyacente (bosque de pino P; matorrales secundarios, S), utilizando como variables la presencia-ausencia de especies del estrato arbóreo. Se muestran las relaciones con las variables ambientales más significativas (coeficiente de correlación de Pearson > 0.3). Las variables ambientales son: temperatura del aire, TA; temperatura del suelo, TS; cobertura de dosel, D y pH del suelo, PH.	67
Cuadro 3.1	Condiciones de borde y topográficas de los sitios de estudio.	68
Cuadro 3.2	Riqueza de especies registradas por forma de vida, tipo de vegetación y borde estudiado en la ECLJ.	69
Cuadro 3.3	Coefficientes de correlación de Pearson entre las variables ambientales y los ejes de las ordenaciones polares (Bray y Curtis) para el estrato arbóreo y el sotobosque.	70
Apéndice 3.1	Listado de especies en bordes del bosque mesófilo de montaña y la vegetación adyacente en la Estación Científica Las Joyas, Sierra de Manantlán, Jalisco, México. FV= forma de vida: A, árbol; a, arbusto; h, herbácea (ha, hierba anual; hp, hierba perenne; hp-e, hierba perenne epífita); L, liana. Vegetación= M, bosque mesófilo de montaña; P= bosque de pino; S= matorral secundario. Borde= P, pino; S, matorral secundario.	71
Apéndice 3.2	Valores calculados de riqueza de especies (S), diversidad de especies H' , uniformidad (E) y número de especies (N) en el estrato arbóreo para el área de estudio.	76