

USO DEL EFECTO DE BORDE DE LA VEGETACIÓN PARA LA RESTAURACIÓN ECOLÓGICA DEL BOSQUE TROPICAL

JUAN CARLOS PEÑA-BECERRIL¹, ARCADIO MONROY-ATA²,
FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ-SÁNCHEZ¹ Y MA. SOCORRO OROZCO-ALMANZA²

¹Lab. de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, UNAM. ²Unidad de Investigación en Ecología Vegetal, FES Zaragoza, UNAM. E-mails: *jczbio@correo.unam.mx*, *arcadiom@servidor.unam.mx*, *fjas@fciencias.unam.mx*, *socoor@correo.unam.mx*

RESUMEN

La fragmentación de hábitats debida a la deforestación origina profundos cambios en los procesos ecológicos; uno de estos cambios es el efecto de borde, el cual consiste en la generación de microclimas variables y de condiciones edáficas dinámicas, ambos determinados por la transición entre el bosque nativo y la comunidad vegetal inducida adyacente. El objetivo de este trabajo fue analizar esta interfase, frecuentemente abrupta, entre dos tipos de comunidad y así comprender los ejes rectores del efecto de borde y sus principales relaciones causales. Esto con el fin de poder facilitar el establecimiento de plántulas, para incrementar el área de los fragmentos de vegetación, unir los remanentes de bosque y así favorecer el mantenimiento y conservación de ecosistemas tropicales.

La distancia del efecto de borde varía en función de factores como: tipo de vegetación nativa, especies dominantes en el borde, área del fragmento, orientación, posición topográfica, nivel de perturbación, altitud, precipitación y fertilidad del suelo, principalmente. El efecto de borde se expresa esencialmente en la generación de micrositios favorables para el establecimiento vegetal, de especies persistentes (tolerantes a la sombra) cerca del borde y de especies pioneras más allá de la influencia directa del borde. Se concluye que este efecto es una condición que favorece la ampliación de los fragmentos del bosque y es una herramienta que puede ser utilizada para la restauración de ecosistemas tropicales deteriorados.

Palabras Clave: *Bosque tropical, efecto de borde, micrositio, restauración ecológica.*

ABSTRACT

The habitat fragmentation originated by deforestation causes profound changes in ecological processes. One of these changes is the so called edge effect, which consists of the generation of a changing microclimate and dynamic edaphic conditions, both determined by the transition between the native forest and the adjacent induced plant community. The objective of this work was to analyze the ecotone (which often occurs abruptly) between two community types in order to understand the main factors involved in the process of the edge effect and the causal relations. This is aimed to make the seedling establishment easy, to increase the area of vegetation fragments, to join the forest remains and to favor the conservation of tropical ecosystems.

The width of the edge effect varies according to several factors such as native plant community type, dominant species in the edge, fragment area, edge orientation, topographic position, disturbance degree, altitude, precipitation and soil fertility. The main edge effect consists of the conformation of microsites for the establishment of shade-tolerant plant species near the edge and microsites for shade-intolerant species in the open area, beyond the direct edge influence. It was concluded that the edge effect is a condition which facilitates the expansion of forest fragments and it could be a tool to restore of deteriorated tropical ecosystems.

Key Words: *Tropical forest, edge effect, microsite, ecological restoration.*

INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales son uno de los más prominentes biomas terrestres en la tierra, estimando una cobertura original de 1.4 billones de ha¹. Estos bosques generalmente se presentan en las regiones entre el trópico de Cáncer y de Capricornio, en áreas con relativamente alta precipitación². Las regiones de bosques tropicales se caracterizan por una relativa estabilidad estacional en la temperatura, pero es llamativa la variación en la precipitación total anual: de 1 a 8 m y en la duración y severidad de la estación seca. La mayoría de las regiones tropicales, incluso las húmedas, tienen estaciones secas durante las cuales alguno de los meses recibe menos de 100 mm de precipitación. El bosque tropical, por lo tanto, es un término que abarca una variedad compleja y diversa de tipos de vegetación con distinta fisonomía. En estos bosques existe una elevada riqueza de especies, la cual está vinculada con la variación ambiental a lo largo de tres gradientes principales: precipitación, fertilidad del suelo y altitud¹.

A nivel mundial existen 715 millones de hectáreas de bosques tropicales húmedos (alrededor del 7% del planeta), de las cuales el 63% está localizado en América³; de éstas, México cuenta con 20.15 millones de ha, de las cuales (desde finales de los años 70 e inicio de los años 80) se ha deforestado un 40%, lo cual implica una tasa anual de deforestación de 237,000 ha.

La principal causa de la pérdida de vegetación en los ecosistemas tropicales es la deforestación, que repercute en la destrucción de estos bosques y la inevitable fragmentación del hábitat. La fragmentación del paisaje es uno de los rasgos más comunes en los ecosistemas tropicales⁴. La causa de ello está directamente ligada a los usos de la tierra que realizan las comunidades urbanas y rurales, las cuales están influenciadas por factores económicos, sociales, culturales, institucionales y tecnológicos⁵. En el paisaje fragmentado tropical, el uso de suelo dominante es el agropecuario en el que sobresalen los pastizales para ranchos ganaderos o terrenos para campos agrícolas, además de la presencia de áreas para la extracción de diferentes productos, áreas abandonadas con crecimiento de vegetación secundaria y tierras con varios grados de perturbación¹.

En general, la pérdida del bosque tropical origina cuatro importantes problemas globales; estos son: la disminución de la captura de CO₂ de la atmósfera, afectación al balance de agua, interrupción del ciclo de nutrientes y pérdida de la biodiversidad⁶. Asimismo, las áreas que han sido deforestadas y transformadas a tierras agrícolas presentan baja capacidad para la producción de materia orgánica⁷.

También la conservación de esta diversidad biológica es un problema de grandes dimensiones, debido a la fragilidad de los ecosistemas tropicales, por el rápido cambio de uso del suelo (principalmente para agricultura y ganadería) y por su abandono en poco tiempo. Esto lleva a que las comunidades tropicales

estén sujetas a una deforestación extensiva y rápida. Bajo estas condiciones, la fragmentación de los bosques puede constituir un problema desde la perspectiva de la conservación, ya que dichos fragmentos no representan la heterogeneidad ni la diversidad de los sistemas naturales aledaños^{5,8}.

Por lo anterior, el objetivo de este documento es analizar el efecto de borde a fin de comprender los factores dominantes del proceso y sus principales relaciones causales; esto como una estrategia para poder aprovechar su dinámica y funcionalidad en programas de restauración ecológica del bosque tropical.

FRAGMENTACIÓN

Fuerte evidencia sugiere que la riqueza de especies se incrementa con el área de vegetación natural, tanto en los bosques tropicales lluviosos como en los estacionalmente secos. Por ello, la reducción en la cobertura del bosque está inversamente relacionada con el grado de la fragmentación del bosque. Asimismo, actualmente una proporción considerable de los remanentes de bosque consisten en áreas fragmentadas de hábitat, más o menos aisladas una de la otra. Entre los elementos transformados de estos paisajes se encuentra la pobreza de especies y en la diversidad de las formas de vida¹.

Un acercamiento al estudio de la fragmentación del paisaje ha sido el análisis de las relaciones especies-área de la teoría biogeográfica⁹. La teoría de la biogeografía de islas predice que la biota de una isla tiende a aproximarse a un equilibrio dinámico en el número de especies. Las fuerzas que causan este equilibrio son la inmigración y la extinción. La reducción de la biodiversidad se presenta cuando un área continua de hábitat es fragmentada en pequeñas unidades. Cuando un área pequeña de determinado hábitat es preservada y mientras el paisaje de los alrededores es modificado, la riqueza de las especies del nuevo fragmento por lo tanto declinará a través del tiempo. Si se considera la relación existente entre el número de especies con el área, se concluye que la reducción del área (y por lo tanto de sus hábitats) deriva en la reducción de la diversidad, que incluso puede llegar a la extinción de algunas especies, según el grado de la fragmentación y la susceptibilidad de las especies a los cambios. Es por ello que la fragmentación es vista como un incremento de aislamiento entre especies, así como el decremento de hábitats¹⁰.

RESTAURACIÓN ECOLÓGICA

El deterioro y la pérdida de los ecosistemas han llevado a la formación de una disciplina llamada restauración ecológica, la cual tiene como objetivo la recuperación de los ecosistemas perturbados y de esta manera evitar su continuo deterioro y/o desaparición. Para ello, a partir del conocimiento ecológico de los sistemas naturales, el proceso de restauración dirige al ecosistema por una serie de fases sucesionales y así, tiene como meta recuperar la estructura y función que tenía antes de la perturbación^{11,12}. La Society for Ecological Restoration ha

definido a la restauración ecológica como “el proceso de asistencia para la recuperación de un ecosistema el cual ha sido degradado, dañado o destruido”¹³(Figura 1).

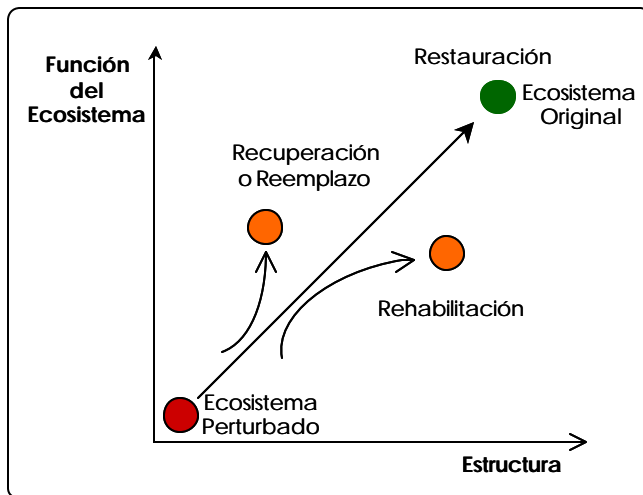


Figura 1. Representación de la restauración de un ecosistema (modificado de Bradshaw, 1983¹¹).

De forma general, cuando se busca recobrar los ambientes degradados, se pueden utilizar tres técnicas: 1) la *restauración*, con el fin de llegar a la condición original del sitio; 2) la *rehabilitación*, donde se incluyen algunas especies exóticas para superar la degradación (con fines ecológicos y económicos) y 3) la *recuperación*, donde se utilizan sólo especies exóticas (con fines también ecológicos y económicos)⁸.

Sin embargo, para llevar a cabo la restauración ecológica de comunidades tropicales deterioradas, es necesario que los fragmentos subsistentes del ecosistema puedan ser unidos, para mantener procesos ecológicos básicos y conservar su biodiversidad⁵. Así, los bordes o límites entre una zona conservada y una perturbada son un sitio idóneo para llevar a cabo la recuperación de la vegetación madura, ya que las condiciones microambientales y los procesos biológicos no se ven modificados tan drásticamente como en las zonas abiertas, ya alteradas¹⁴.

En este sentido, la restauración ecológica puede contrarrestar dichos efectos¹⁵, poniendo un énfasis particular en los procesos biológicos a fin de revertir esta degradación, al inducir las condiciones requeridas para la sucesión ecológica. Para esto, es recomendable realizar un programa de manejo y rehabilitación del suelo, mediante el establecimiento de una comunidad vegetal que pueda madurar en el sitio y la reintroducción de las especies clave en los estadios sucesionales que se presenten durante la reconstrucción del ecosistema.

EFFECTO DE BORDE

Como se mencionó anteriormente, la deforestación causa

inevitablemente la fragmentación del bosque, generando cambios en los procesos ecológicos; uno de esos cambios es la presencia de los efectos de borde¹⁶. Éste consiste en cambios microclimáticos y en las condiciones físicas del suelo, que influyen en la estructura y composición de la vegetación a lo largo del perímetro del remanente de un bosque¹⁷.

Según Didham y Lawton¹⁸, existen dos grupos de factores principales que son determinantes en la extensión y en la magnitud del efecto de borde en un fragmento de bosque. El primero hace referencia a las influencias climáticas, mientras que el segundo corresponde a la estructura del borde, la cual influye también en la distancia de penetración del efecto de borde.

Para Turton y Freiburger¹⁹, existen tres tipos de efecto de borde que se presentan en los límites de estos fragmentos, éstos son el abiótico, el biológico directo y el biológico indirecto. El abiótico o físico corresponde a los cambios físicos en las condiciones del ambiente como lo es el viento, la variabilidad de la temperatura (tanto en el suelo como en el aire), la penetración lateral de la luz y una reducida humedad. Los factores biológicos directos se refieren a los cambios en la distribución y abundancia de las especies, como lo es la proliferación de la vegetación secundaria a lo largo del margen del bosque, invasiones arbóreas o de plantas y de animales generalistas; todo ello causado por las alteraciones en las condiciones físicas cerca del borde. Por último, los biológicos indirectos son aquellos cambios en las interacciones de las especies en o cerca del borde, debido a que en su conjunto se crea una alteración de los procesos ecológicos como lo es en los ciclos de los nutrientes y en los flujos de energía¹⁹.

La dinámica espacial y temporal del microclima en el borde del bosque tiene que ver con la radiación solar, viento, agua y nutrientes del suelo, así como con la temperatura. La temperatura del suelo varía respecto a la distancia del borde, encontrando un aumento de la misma conforme se está más cerca del borde a partir del bosque²⁰. Además de la temperatura del suelo, también se incrementa la temperatura ambiental, lo que derivan en cambios en la evapotranspiración del sitio; en relación al ciclo hidrológico, crece la demanda evaporativa del suelo en el borde^{21,22}. El cambio de la temperatura del suelo puede tener implicaciones en la actividad microbiana del suelo, en la posibilidad de germinación de semillas y en el establecimiento de las plántulas²⁰. Además de lo anterior, los bordes también están expuestos a una elevada velocidad y turbulencia del viento²³ (Figura 2).

Algunas investigaciones han llegado a la conclusión de que el efecto de borde afecta solamente a los primeros 50 metros al interior del bosque, sin embargo, la intensidad de este efecto está frecuentemente influenciado por la orientación del borde, así como por la fisonomía del bosque²⁰. Investigaciones en bosques tropicales lluviosos sugieren que los efectos debidos al microclima externo y a las variables físicas pueden extenderse

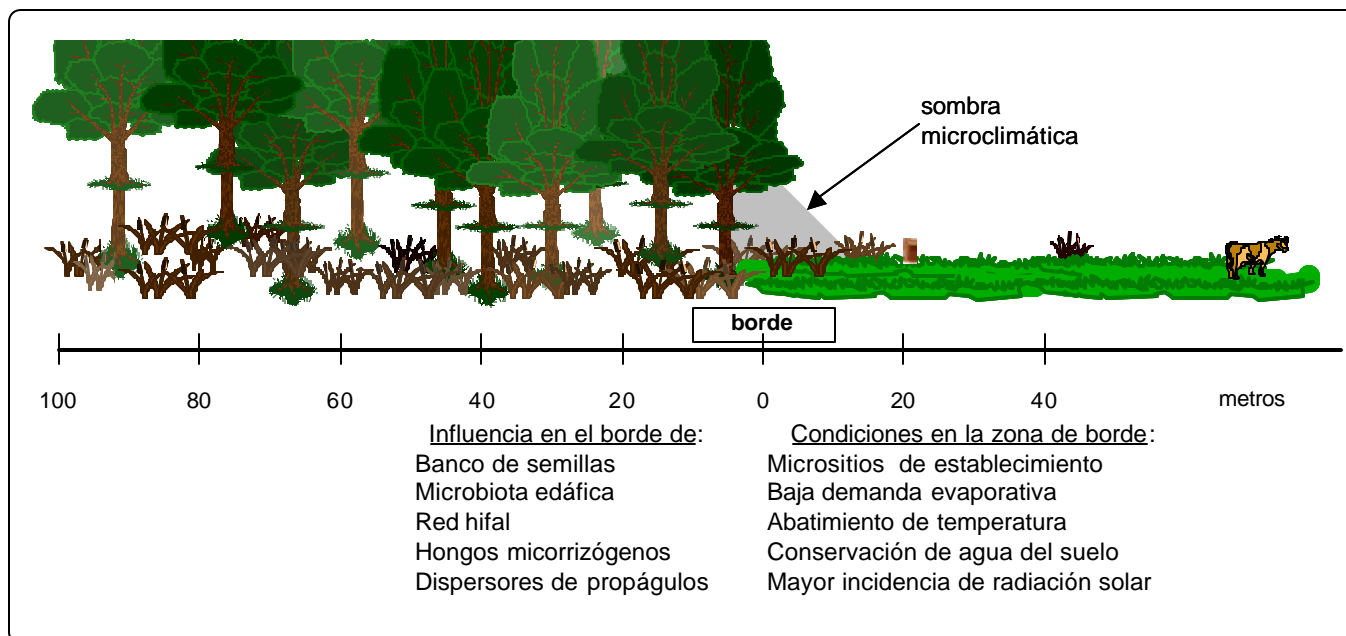


Figura 2. Efecto de borde entre una selva y un pastizal inducido; la zona de transición tiene micrositios favorables al establecimiento y desarrollo de plántulas de especies persistentes, lo cual facilita el crecimiento del área del fragmento de vegetación nativa y posibilita la restauración ecológica del bosque deteriorado.

a grandes distancias: de 90 a 200 m hacia el interior del bosque a partir de la zona de borde^{22,24}. Sin embargo, también se ha determinado que la influencia por el efecto de borde en fragmentos de bosque es variable; por ejemplo, un fragmento de 1000 ha de área puede tener influencia por el efecto de borde en un rango de 22 a 42% de su superficie, además de que un área de 500 ha puede estar totalmente afectada²⁵. Cabe señalar que la penetración del efecto de borde en el bosque también está afectada por la región geográfica, la edad del borde, así como el tipo de éste²⁶ (Tabla I).

ESPECIES PIONERAS Y PERSISTENTES

Las plantas que crecen en los bosques tropicales lluviosos reciben agua y calor de forma continua, en tanto que es poco probable que se presente una deficiencia de los nutrientes del suelo, debido al rápido reciclaje de la materia orgánica. Sin embargo, el único factor limitante es la luz y este hecho solamente afecta a las plantas de los doseles inferiores².

El número de especies arbóreas que se encuentran en este tipo de vegetación es mayor que el encontrado en cualquier otro y, por lo general, cuenta con dos o tres estratos arbóreos. Los árboles de estos estratos difieren en la altura alcanzada: los del estrato superior alcanzan hasta los 40 m de altura mientras que los del dosel inferior tienen un promedio de 10 m. También difieren en su forma, ya que los árboles del estrato superior están distribuidos de manera densa; los árboles de este estrato no compiten por la luz con árboles de estratos más bajos, por lo que desarrollan copas altas y extendidas, mientras que las leñosas del estrato más inferior tienen copas más pequeñas, redondeadas

o alargadas, o bien forman una capa densa y compacta y sus copas son de diversa forma².

En estos ecosistemas existen dos grupos diferentes de árboles, los cuales se pueden diferenciar ecológicamente entre los que son tolerantes a la sombra (persistentes) y los que son demandantes de luz (pioneros)²⁷. Las especies consideradas como pioneras son aquellas que completan su ciclo de vida únicamente en los claros, desarrollándose en estos sitios desde el estadio de semilla; germinan estimuladas por las condiciones de alta iluminación y/o altas temperaturas presentes en los claros. Presentan una velocidad de crecimiento elevada a comparación con los árboles persistentes²⁸; este crecimiento se lleva a cabo por tasas de fotosíntesis y respiración que son relativamente elevadas dentro del rango encontrado para los árboles tropicales. Presentan una elevada producción de frutos o infrutescencias, cada uno con un elevado número de semillas. El establecimiento de estas plántulas y su desarrollo al estadio juvenil es un periodo de alto riesgo de muerte, por lo que la sobrevivencia es favorecida para aquéllos que presentan una germinación temprana, así como los que alcanzan tallos grandes por medio de altas tasas de crecimiento²⁸. Su ciclo de vida es corto, menor a los 50 años y usualmente mueren de pie, con su copa y tronco fragmentándose paulatinamente²⁸.

Los árboles persistentes permanecen en el bosque como plantas maduras por largos periodos de tiempo. Su ciclo de vida es largo, generalmente mayor de 100 años, alcanzando así el dosel más alto o emergente de la comunidad. Estos árboles forman parte de la estructura general del bosque, presentando menores tasas de

Tipo de vegetación	Edad del borde	Tamaño del fragmento	Distancia del efecto de borde al interior del fragmento	Referencia
Plantaciones de pino	8-12 años	c	20-30 m	Euskirchen <i>et al.</i> , 2001 ²⁶
Bosque tropical	15 meses	100 ha	10-50 m	Sizer y Tanner, 1999 ¹⁶
Bosque tropical	4-15 años	> 50 ha	10-40 m	William-Linera <i>et al.</i> , 1998 ²⁰
Bosque lluvioso	c	< 30 ha	9-13 m	Fox <i>et al.</i> , 1997 ¹⁷
Bosque tropical	10-12 años	100 ha	184 m	Didham y Lawton, 1999 ¹⁸
Bosque tropical	40-100 años	c	60-94 m	Newmark, 2001 ²²
Bosque tropical de montaña	c.a. 30 años	> 10 ha	10-35 m	Oosterhoorn y Kappelle, 2000 ³⁰
Bosque tropical	c	1.4-590 ha	c.a. 200 m	Laurance, 1991 ²⁴

c = no reportado

Tabla I. Efecto de borde en diferentes ecosistemas.

crecimiento, fotosintéticas y de respiración; la fijación del carbono atmosférico se realiza a una velocidad seis veces menor que en las plantas pioneras²⁷, por ello presentan un ritmo de crecimiento menor, necesitando así varias décadas para alcanzar el estadio reproductivo. Los árboles persistentes producen una cantidad menor de semillas que las pioneras; por lo general, estas semillas son de dimensiones grandes y comúnmente germinan de forma rápida bajo condiciones de sombra. Las plántulas de las especies persistentes pueden mantenerse vivas bajo condiciones restringidas de luz, por periodos de tiempo que varían entre las especies²⁸.

ZONA DE BORDE Y COMPORTAMIENTO VEGETAL

Existe una variación en la composición de especies vegetales en el interior de los remanentes de bosque, la cual difiere en el borde y en el área de vegetación inducida. Por ejemplo, las especies pertenecientes al bosque tropical se encuentran de forma más abundante dentro de los fragmentos que hacia la zona influenciada por el borde. Para esta zona existe un pico en la riqueza de especies de plantas colonizadoras y afuera del borde un pico en la riqueza de especies herbáceas, o sea, en las zonas perturbadas^{17,29}.

La etapa del establecimiento de las plántulas es generalmente la más crítica, ya que las semillas sólo proveen de limitadas reservas, las cuales deben sustentar los gastos de energía en la germinación, elongación de la raíz y el desarrollo del área foliar⁷. Asimismo, se ha señalado que la exposición de luz en el borde estimula la germinación e incrementa el crecimiento de pioneras o especies tolerantes a la sombra. Por ejemplo, la baja cobertura del dosel en el borde causa una alta transmisión la luz, lo cual estimula la germinación y crecimiento de las especies pioneras; de esta manera, esta colonización de especies juega un papel importante en la sucesión de estos ecosistemas³⁰.

Por otro lado, existe un rango en el cual las semillas de las

especies tolerantes a la sombra pueden germinar. La germinación para estas especies se presenta en mayor medida conforme se incrementa la distancia de la zona de borde, hacia el interior del bosque, debido a que en esa zona la luminosidad disminuye siendo óptima para romper la latencia de estos propágulos³⁰.

Por ejemplo, las especies del género *Cecropia* necesitan mucho más altas intensidades lumínicas para la saturación de luz y fotosintética, que las plantas tolerantes a la sombra como las especies pertenecientes al género *Croton*. Las plantas tolerantes a la sombra generalmente tienen bajas tasas de respiración y de fotosíntesis a saturación de luz, mientras que las plantas demandantes de luz usualmente tienen altas tasas de respiración. Las plantas pioneras y las especies de etapas sucesionales tardías también regulan el intercambio gaseoso de sus hojas de diferentes maneras: las pioneras operan con una gran apertura estomatal y altas presiones parciales internas de CO₂ en comparación con los árboles de las últimas etapas de la sucesión⁶.

También, se ha encontrado que en la zona de borde las relaciones entre fenología, asociaciones y área, muestran que las especies arbóreas dominantes de los fragmentos de bosque son perennifolias y tolerantes a la sombra¹⁰. Por lo tanto, la estructura vegetal a lo largo de los fragmentos de los bosques tropicales, hacia el interior del bosque remanente, tiende a estar constituida por especies más tolerantes a la sombra (persistentes en el caso de especies arbóreas), que las especies que se encuentran en la zona de borde. También, se ha precisado que las especies que se encuentran en el remanente del bosque, con respecto a las pertenecientes a la zona influenciada por el borde tienden a diferir en su estructura, así como en los mecanismos de dispersión¹⁷.

Por ejemplo, en un estudio realizado en fragmentos del bosque tropical del Amazonas, se determinó que entre las especies reconocidas que crecen en los límites del borde se encuentran las pertenecientes al género *Cecropia*, *Vismia* y *Goupia*, todas

ellas demandantes de luz para germinar y establecerse¹⁶.

Se ha estimado que la mortandad de los árboles persistentes se incrementa cerca del borde o bien las tasas de reclutamiento de éstas declinan, posiblemente debido a las condiciones microclimáticas o bien por el incremento de la competitividad de las especies pioneras. Por lo tanto, en condiciones naturales, el reclutamiento y crecimiento es favorecido para las plantas pioneras cerca del borde^{16,25}.

Como se ha mencionado al principio, existen otros factores que determinan la estructura del bosque a lo largo del gradiente de la zona de borde. El tamaño del remanente, el nivel de perturbación y la distancia del borde también tiene algunos efectos significativos en el número de especies y en la densidad de los individuos¹⁷. Por ejemplo, Fox y colaboradores¹⁷, encontraron que en los bosques tropicales australianos el número de árboles es más bajo en pequeños remanentes de bosque que, en proporción, en los fragmentos mayores.

BOSQUES REMANENTES PARA LA ECOLOGÍA DE LA RESTAURACIÓN

El nivel de perturbación es un factor fundamental para explicar la composición vegetal y el potencial de conservación de los bosques remanentes, ya que el grado de deterioro determina en estos fragmentos las posibilidades tanto para expandir sus límites como para continuar el decremento de su área¹⁷.

Los bosques remanentes sirven como recursos de semillas para la regeneración de ecosistemas colindantes pobres en especies arbóreas; en efecto, la distancia de los bancos de semillas de los remanentes influyen en la recuperación de las zonas perturbadas adyacentes, normalmente ocupadas por pastizales³¹. También, se ha definido que el crecimiento de los bordes del bosque depende de la disponibilidad de especies animales, por ejemplo, de especies frugívoras dispersoras de semillas³⁰.

Por lo anterior, es necesario subrayar que las investigaciones de los efectos de borde son esenciales para evaluar el valor de la conservación de los bosques fragmentados¹⁷ y para realizar programas de restauración ecológica.

Una forma de conocer los efectos de borde es a partir del estudio de los diferentes grupos de plantas, por ejemplo, en relación a su variación respecto a la riqueza de especies y su densidad a través del borde; así, empleando como indicadores a estas plantas, se puede definir la zona de borde y estudiar cómo estas variaciones son modificadas por el tamaño del remanente, nivel de la perturbación y la posición topográfica del borde remanente¹⁷.

Para efectos de restauración de bordes, se recomienda el uso de especies demandantes de luz; simultáneamente las investigaciones deben estar orientadas hacia la historia natural de las especies, su papel en la regeneración del bosque y las

condiciones que ellas requieren para un exitoso establecimiento³⁰. Cabe señalar que propiedades tales como la tolerancia a la sequía y la capacidad de regular el metabolismo bajo periodos de estrés hídrico, lumínico o nutricional, pueden ser fundamentales para predecir la probabilidad de supervivencia de una especie dada⁷.

Sin embargo, existen numerosas interacciones a considerar entre la ecofisiología y la dinámica de micrositios de establecimiento de plántulas de los árboles del bosque nativo, para poder inducir, con elevada probabilidad, la recuperación de zonas degradadas⁷.

ECOFISIOLOGÍA DE LAS ESPECIES

Actualmente existe un particular énfasis en el estudio de la ecofisiología de las plántulas en los ambientes naturales, a fin de comprender los requerimientos para su establecimiento y desarrollo. Por ello, en el presente se realizan experimentos multivariados, a fin de simular condiciones naturales para la predicción, a corto y mediano plazo, de respuestas del repoblamiento vegetal a las variables ambientales⁷.

Además de los diferentes gradientes de factores ambientales que son perceptibles en el bosque tropical, la intensidad lumínica es la más altamente variable y parece jugar el papel más prominente en el comportamiento ecofisiológico de las plantas de los bosques tropicales⁶. En efecto, las diferentes características del uso de la luz para las plantas que la demandan y las tolerantes a la sombra son muy importantes, para entender las distintas etapas de la dinámica del bosque tropical. Por ejemplo, una diferencia entre las especies pioneras y las tardías son los requerimientos lumínicos para la germinación. Durante el crecimiento, las especies pioneras muestran características de plantas de sol, mientras que las especies arbóreas de la sucesión tardía pueden estar genéticamente determinadas para el crecimiento a baja o alta intensidad lumínica. En este caso, por ejemplo, aún cuando las plantas son verdaderamente tolerantes a la sombra o demandantes de luz (genuinas especies de sombra o de sol), pueden aclimatarse y ser ecofisiológicamente funcionales en condiciones de baja o alta irradiación⁶.

Las condiciones climáticas, geomorfológicas y geográficas determinan la diversidad del tipo de bosque. Las interacciones de los factores ambientales individuales y un cierto grado de estrés permite la expresión de la plasticidad fenotípica; esta plasticidad es uno de los fundamentos para el desarrollo de las formas de vida y la evolución de las especies. Mecanismos fisiológicos, bioquímicos y moleculares proveen las bases funcionales⁶.

CONCLUSIONES

El efecto de borde de fragmentos de bosques es un proceso que genera nuevos micrositios de establecimiento, debido a que los remanentes del ecosistema nativo influyen en las condiciones de la interfase o transición entre dos tipos de comunidad: la original y la modificada. Los cambios asociados a la zona de borde son

esencialmente un microclima particular y características edáficas determinadas por una comunidad biótica propia de un ecotono. La distancia de la influencia del efecto de borde es variable tanto hacia el interior del bosque como hacia el exterior, es decir hacia el área de vegetación inducida.

Los micrositios generados en la zona de borde son propicios para el establecimiento de plantas tolerantes a la sombra (o tardías en la sucesión), por lo que es factible utilizar estos espacios para acelerar la recolonización de los fragmentos de bosque, con plantas nativas, a fin de incrementar la superficie de estos remanentes para unirlos y así favorecer el mantenimiento y conservación de la biodiversidad.

El efecto de borde varía en función de factores tales como: tipo de vegetación nativa, especies dominantes en el borde, área del fragmento, orientación, posición topográfica, nivel de perturbación, altitud, precipitación, fertilidad del suelo y retención de humedad edáfica, entre otros.

Lo que hace utilizable a la zona de borde para la realización de programas de restauración ecológica del bosque tropical, es el potencial biótico del remanente de ecosistema. Este potencial consiste en: a) un banco de semillas en el suelo del fragmento, b) el posible desarrollo de una red hifal subterránea, c) la microbiota edáfica, d) esporas de hongos micorrizógenos, e) bacterias fijadoras de nitrógeno, f) reproducción vegetativa de plantas dominantes, g) estructura vegetal madura como modelo de comunidad, h) asociaciones vegetales y mutualismos diversos, i) grupos funcionales de la fauna como polinizadores, predadores de herbívoros, dispersores de semillas, saprófitos, ingenieros del ecosistema (lombrices, termitas, hormigas), etc.

En relación a la restauración ecológica de un bosque tropical, ésta es una labor compleja debido a que este ecosistema es el de mayor diversidad entre los biomas terrestres. Sin embargo, la reconstrucción de un bosque tropical particular puede facilitarse si se emplea el modelo de ecosistema del fragmento mejor conservado y si se favorece el repoblamiento de la zona de borde con las especies clave del funcionamiento del bosque. Esto implica el reproducir las condiciones edáficas y microclimáticas que permitan el establecimiento de especies tardías en la sucesión ecológica y que sean dominantes en el ecosistema maduro, junto con las especies asociadas. Es decir, se debe restablecer un mosaico de especies que mantengan un balance en el uso de recursos. Esto significa el establecimiento de conjuntos de especies que son complementarias desde el punto de vista funcional y que conformen comunidades unitarias.

A nivel regional, es necesario establecer puentes entre fragmentos de vegetación nativa para reconectar procesos ecológicos que sustentan el desarrollo de la biodiversidad. Los corredores bióticos permiten la dispersión de propágulos, el establecimiento de rutas de migración, el aumento del ámbito hogareño y la

adecuación de especies de la fauna silvestre local, el incremento del hábitat de las especies, la regulación microclimática, la formación de suelo y el desarrollo de su fertilidad, el control biótico del ciclo hidrológico local, etc.

Finalmente, se puede concluir que el efecto de borde es una herramienta que puede ser empleada para facilitar la realización de trabajos de restauración ecológica del bosque tropical y que se debe conocer con detalle el tipo de efecto de borde en los fragmentos que se desean restaurar, para aprovechar la potencialidad biótica del remanente del ecosistema nativo y para optimizar el uso de recursos hídricos y edáficos locales.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por la Dirección de Asuntos del Personal Académico (DGAPA) de la UNAM, mediante el proyecto PAPIIT IN-235402 y por CONACyT, a través del proyecto sectorial con clave SEMARNAT-2002-C01-668.

REFERENCIAS

1. Dirzo, R. Tropical forests. in Global biodiversity in a changing environment. Scenarios for the 21st century. Ecological Studies 152 (eds. Chapin III, F. S., Sala, O. E. & Huber-Sannwald, E) 251-276 (Springer, New York, 2001).
2. Vickery, M.L. Ecology of tropical plants. 3^a ed. (Chichester, Gran Bretaña, 1984).
3. FAO. Forest resources assessment 1990: Tropical countries. FAO Forestry paper 112 (FAO, Roma, 1993).
4. Witmore, T.C. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. in: Tropical forest remnants. Ecology, management and conservation of fragmented communities (eds. Laurance, W.F. & Bierregaard, R.O. Jr.) 3-12 (University of Chicago Press, Chicago, 1997).
5. Viana, V.M., Tabanez, A.A.J. & Batista, J.L.F. Dynamics and restoration of forest fragments in the Brazilian Atlantic Moist Forest. in Tropical forest remnants. Ecology, management and conservation of fragmented communities (eds. Laurance, W.F. & Bierregaard, R.O. Jr.) 351-365 (University of Chicago Press, Chicago, 1997).
6. Lüttge, U. Physiological ecology of tropical plants (Springer, New York, 1997).
7. Medina, E. Physiological ecology of trees and application to forest management. in Tropical forest: management and ecology. Ecological Studies 112 (eds. Lugo, A.E. & Lowe, C.) 289-307 (Springer-Verlag, New York, 1995).
8. Lamb, D., Parrotta, J., Keenan, R. & Tucker, N. Rejoining habitat remnants: restoring degraded rainforest lands. in Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities (eds. Laurance, W.F. & Bierregaard, R.O.) 366-385 (The University of Chicago Press, Chicago, 1997).
9. Simberloff, D. Do species-area curves predict extinction in fragmented forest? in Tropical deforestation and species extinction (ed. Whitmore, T.C. & Sayer, J.A.) 75-118 (Chapman and Hall, The World Conservation Union, Londres, 1992).
10. Hill, J.L. & Curran, P.J. Species composition in fragmented forest: conservation implications of changing forest area. *Applied*

- Geography* 21, 152-174 (2001).
11. Bradshaw, A. D. The reconstruction of ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 20, 1-17 (1983).
 12. Bradshaw, A.D. The importance of soil ecology in restoration science. in Restoration ecology and sustainable development (eds. Urbanska, K.M., Webb, N.R. & Edwards, P.J.) 33-64 (Cambridge University Press, Reino Unido, 1997).
 13. SER. Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group. 2004. The SER, International Primer on Ecological Restoration. www.ser.org & Tucson: Society for Ecological Restoration International (2004).
 14. Didham, R.K. Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. *Oecologia* 116, 397-406 (1998).
 15. Montaña A., N.M. & Monroy A., A. Conservación ecológica de suelos en zonas áridas y semiáridas en México. *Ciencia y Desarrollo* 154, 26-37 (1999).
 16. Sizer, N. & Tanner, E.V.J. Responses of woody plant seedlings to edge formation in a lowland tropical rainforest, Amazonia. *Biological Conservation* 91, 135-142 (1999).
 17. Fox, B.J., Taylor, J.E., Fox, M.D. & Williams, C. Vegetation changes across edges of rainforest remnants. *Biological Conservation* 82, 1-13 (1997).
 18. Didham, R.K. & Lawton, J.H. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica* 31, 17-30 (1999).
 19. Turton, S.M. & Freiburger, H.I. Edge and aspect effects on the microclimate of a small tropical forest remnant on the Atherton Tableland, Northeastern Australia. in Tropical forest remnants. Ecology, management and conservation of fragmented communities (eds. Laurance, W.F. & Bierregaard, R.O. Jr.) 45-54 (University of Chicago Press, Chicago, 1997).
 20. William-Linera, G., Domínguez-Gastelú, V. & García-Zurita, M.E. Microenvironment and floristic of different edges in a fragmented tropical rainforest. *Conservation Biology* 12, 1091-1102 (1998).
 21. Kapos, V., Wandelli, E., Camargo, J.L. & Ganade, G. Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in Central Amazonia. in Tropical forest remnants. Ecology, management and conservation of fragmented communities. (eds. Laurance, W.F. & Bierregaard, R.O. Jr.) 33-44 (University of Chicago Press, Chicago, 1997).
 22. Newmark, W.D. Tanzania forest edge microclimatic gradients: dynamic patterns. *Biotropica* 33, 2-11. (2001).
 23. Laurance, W.F. Hyper-disturbed parks: edge effects and the ecology of isolated rainforest reserves in tropical Australia. in Tropical forest remnants. Ecology, management and conservation of fragmented communities (eds. Laurance, W.F. & Bierregaard, R.O. Jr.) 71-83 (University of Chicago Press, Chicago, 1997).
 24. Laurance, W.F. Edge effects in tropical forest fragments: Application of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation* 57, 205-219 (1991).
 25. Köhler, P., Chave, J., Riéra, B. & Huth, A. Stimulating the long-term response of tropical wet forests to fragmentation. *Ecosystems* 6, 114-128 (2003).
 26. Euskirchen, E.S., Chen, J. & Bi, R. Effects of edges on plant communities in a managed landscape in northern Wisconsin. *Forest Ecology and Management* 148, 93-108 (2001).
 27. Martínez-Ramos, M. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. in Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz, México, Volumen II (eds. Gómez-Pompa, A. & Amo, R.S.) 191-239 (Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos Xalapa, Alhambra Mexicana, Xalapa, 1985).
 28. Martínez-Ramos, M. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54, 179-224 (1994).
 29. Tabarelli, M., Mantovani, W. & Peres, C.A. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91, 119-127 (1999).
 30. Oosterhoorn, M. & Kappelle, M. Vegetation structure and composition along a interior-edge-exterior gradient in a Costa Rica montane cloud forest. *Forest Ecology and Management* 126, 291-307 (2000).
 31. Mesquita, R.C.G., Delamônica, P. & Laurance, W. F. Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 91, 129-134 (1999).