

# **EFEECTO DE BORDE EN LA COMPOSICIÓN Y EN LA ESTRUCTURA DE LOS BOSQUES TEMPLADOS. SIERRA DE MONTE-ALTO, CENTRO DE MÉXICO**

## **Edge effect on composition and structure of temperate forests. Sierra de Monte Alto, Central Mexico**

**CARLOS GRANADOS**

*Departamento de Geografía Física, Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, C.P. 04510, México, D.F., México.*

**DAVID SERRANO GINÉ**

*Departamento de Geografía, Facultad de Turismo y Geografía, Universitat Rovira i Virgili. Calle Joanot Martorell, 15, C.P. 43480, Vila Seca, Tarragona, España.*

**ARTURO GARCÍA-ROMERO**

*Departamento de Geografía Física, Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, C.P. 04510, México, D.F., México.  
Autor para correspondencia: [agromero@igg.unam.mx](mailto:agromero@igg.unam.mx)*

### **RESUMEN**

Se estudia el efecto de borde en bosques templados, tomando como objeto de estudio comunidades fragmentadas de pino-encino del centro de México. Se muestrearon 29 fragmentos de bosque para reconocer áreas de borde e interior con distinta composición y estructura vegetal. Con el fin de evaluar el efecto de borde a escala de paisaje, se analizó el impacto de la extensión de las áreas de borde e interior en 333 fragmentos con distintas características espaciales (tamaño, forma y conectividad). Los resultados indican la existencia de un gradiente borde-interior que impacta principalmente en la composición vegetal de los bosques. El área de menor calidad ecológica es el borde ( $\leq 50$  m), con valores altos de composición (diversidad, riqueza y abundancia), presencia de especies que muestran preferencia por ambientes de borde (*Prunus serotina*, *Quercus crassipes* y *Q. rugosa*), y de pinos cultivados (*Pinus patula*) o de ambientes perturbados (*P. leiophylla*). El área núcleo ( $> 100$  m), a diferencia del borde muestra valores más bajos de composición, pero con presencia de especies que prefieren ambientes de interior (*Q. crassifolia*, *Q. obtusata* y *P. montezumae*). Entre ambas se detecta un área de transición ( $> 50$  a  $100$  m) con solapamiento de especies de exterior e interior (*Prunus serotina*, *Q. obtusata* y *P. teocote*), pero valores de composición más bajos que en el borde y mayor similitud estadística con el área núcleo. Mientras que el 93% de la superficie forestal corresponde a fragmentos que todavía conservan un área núcleo y/o de transición, el 7% está repartida en una gran cantidad de pequeños fragmentos formados de manera exclusiva por áreas de borde; estos últimos tienen formas lineales que suponen un alto potencial para la conectividad y la restauración. Esta investigación aporta nueva información acerca de las consecuencias de la fragmentación del paisaje en bosques templados.

**Palabras clave.** Fragmentación forestal, efecto de borde, composición vegetal, estructura de la vegetación, diagnóstico forestal.

## ABSTRACT

Edge effects in temperate forests is studied, taking as a case study fragmented pine-oak communities of central Mexico. A total of 29 forest patches were sampled to recognize edge and interior areas with different composition and vegetation structure. In order to evaluate the edge effects at the landscape scale, we analyzed the impact of the amplitude of the edge and interior areas in 333 fragments with different spatial characteristics (size, shape and connectivity). The results indicate the existence of an edge-interior gradient that primarily impacts on forest biological composition. The area of lower ecological quality is the edge ( $\leq 50$  m), which has high values of composition (diversity, richness and abundance), presence of species showing preference for outdoor environments (*Prunus serotina*, *Quercus rugosa* and *Q. crassipes*) and cultivated pine (*Pinus patula*) or disturbed environments (*P. leiophylla*). The core area ( $> 100$  m), unlike the edge area shows lower compositional values, but with the presence of species that prefer indoor environments (*Q. crassifolia*, *Q. obtusata* and *P. montezumae*). A transition area ( $> 50$ -100 m) with overlapping exterior and interior species (*Prunus serotina*, *Q. obtusata* and *P. teocote*) was detected between both, but with lower composition values than those of the edge area and greater statistical similarity with the core area. While 93% of forest area corresponds to fragments still retain a core area and / or transition area, 7% is divided into a large number of small fragments formed exclusively by edge area; the latter are linear forms that pose a high potential for connectivity and restoration. This paper provides new information about the consequences of landscape fragmentation in temperate forests.

**Key words.** Forest fragmentation, edge effect, composition and structure of vegetation, forestry assessment.

## INTRODUCCIÓN

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

pold 1933, Hansson 2000, Cadenasso *et al.* 2003).

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

y a la invasión de especies exóticas (Cadenasso & Pickett 2000, Ries *et al.* 2004).

Además, diversos trabajos demuestran que los cambios en la composición vegetal afectan de manera directa la estructura de las comunidades de borde, principalmente su abundancia y densidad de individuos (Murcia 1995, Cayuela 2006, Šalek, *et al.* 2013). Otras afecciones se producen cuando los cambios en la composición y la estructura inciden en las interacciones entre especies y procesos ecológicos, como la dispersión de semillas (Cadenasso & Pickett 2000, Cadenasso *et al.* 2003), la polinización, el crecimiento de las plantas, los patrones de supervivencia o la migración de especies (Fagan *et al.* 1999, Turner *et al.* 2001, López-Barrera *et al.* 2007, Ries & Sisk 2010), con consecuencias en el funcionamiento y la productividad de las comunidades en el borde de los fragmentos (Pimm 1999, Carsjens & Lier 2002).

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

La extensión o distancia a la que el efecto de borde penetra en los fragmentos varía entre estudios realizados desde distintos ambientes y perspectivas. Por ejemplo, Šalek *et al.* (2013) indican un valor promedio de 12.5 m en bosques de ribera centroeuropeos, determinados a partir de variables dasométricas como la altura de los árboles, la altura de la

primera rama verde o el diámetro a la altura del pecho, entre otros; Montenegro & Vargas (2008) se centran en bosques altoandinos de Colombia y detectan una variación de bordes de entre 10 y 20 m, según la composición de distintas formaciones vegetales. Por su parte, Cadenasso & Pickett (2000), fijan bordes de entre 30 y 40 m en bosques del estado de Nueva York a partir de la influencia de la microfauna en la depredación de semillas; y Young & Mitchell (1994) establecen bordes de ~50 m de extensión en bosques de la isla Norte de Nueva Zelanda, mediante variables microclimáticas, como la temperatura del aire o la radiación fotosintéticamente activa. Las consecuencias ambientales y ecológicas del efecto de borde han sido estudiadas en distintos hábitats, a diferentes escalas y desde diversos planteamientos teóricos y prácticos (Zeng & Chen 2000, Williams-Linera *et al.* 2002, Fahrig 2003, Farina 2007). Sin embargo, son escasos los estudios que de manera explícita analizan la influencia de los atributos espaciales sobre el efecto de borde en bosques templados (Echeverría *et al.* 2007, Ewers *et al.* 2010), y tampoco se han podido identificar las variables de la vegetación en las que recaen los mayores impactos (Cadenasso *et al.* 2003, Montenegro & Vargas 2008).

Esta investigación parte de las siguientes hipótesis: (i) la influencia del efecto de borde en fragmentos de bosque se manifiesta con cambios en la composición y la estructura de árboles y arbustos a lo largo del gradiente borde-interior; (ii) los fragmentos de bosque presentan una estructura espacial interna que está controlada por la extensión de los bordes, siendo los fragmentos más pequeños y deformes donde es menos probable la existencia de áreas núcleo y mayor la de contener áreas de borde en su totalidad. La investigación se articula en torno a 2 objetivos principales: (i) Determinar la existencia, extensión y características de las áreas de borde e interior en cuanto a la composición y la estructura de ar-

bustos y árboles en bosques de pino-encino, y (ii) Evaluar cómo el efecto de borde impacta la estructura espacial de los fragmentos de bosque a escala de paisaje.

## METODOLOGÍA

### Área de estudio

El estudio se desarrolla en bosques templados del centro de México. Las montañas volcánicas que bordean la capital del país se encuentran por encima de los 2500 msnm, y muestran una fuerte transición topográfica (desniveles superiores a 1500 m) y climática (temperatura media anual de 2 a 18 °C y precipitación media anual entre 1000 y 1200 mm, entre la base y las cumbres), que favorece la formación de varios pisos de vegetación. El estudio aborda el caso de los bosques de pino-encino (*P. teocote* y *P. pseudostrobus* con *Quercus crassipes*, *Q. laurina*, *Q. rugosa*, *Q. lanceolata* y *Alnus firmifolia*), conformados por masas forestales compactas que se distribuyen en las laderas medias (2800 a 3100 msnm) de la sierra de Monte Alto, a 12 km del área urbana de la Ciudad de México (Rzedowski 1978, Sánchez 1980).

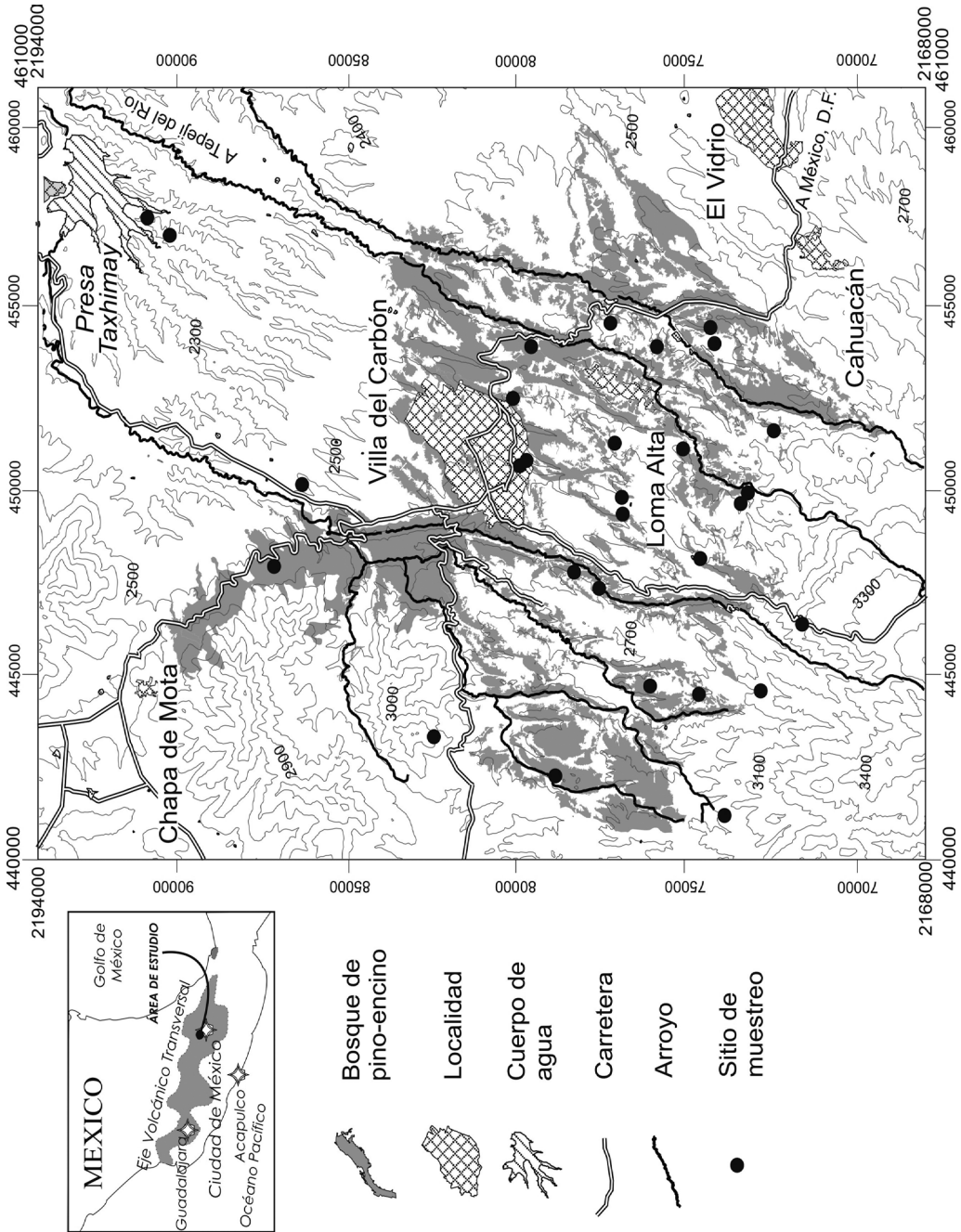
El interés por este territorio se debe a que es representativo de una problemática ambiental y social común a otras áreas cercanas a grandes ciudades, donde los cambios de uso del suelo incentivan una intensa deforestación (Galicia & García-Romero 2007). Sin embargo, una inspección preliminar de imágenes Landsat 1, 2 y 3 de 1972 y 1982 muestra que, no obstante su cercanía con la Ciudad de México, los fragmentos forestales del área de estudio han permanecido intactos durante los últimos 30 años, razón por la cual se le ha considerado como un área que provee un ambiente ideal para el estudio de cambios en la vegetación asociados al efecto borde (Figura 1).

### Cartografía y diagnóstico de la fragmentación del bosque de pino-encino

Se seleccionó un cuadrante de 692 km<sup>2</sup> que delimita a los fragmentos del bosque de pino-encino de la vertiente norte de la Sierra de Monte Alto. Se elaboró el mapa de fragmentos forestales (83.3 km<sup>2</sup>), con un área mínima cartografiable de 1 ha y antigüedad mínima de 30 años, mediante la clasificación supervisada de imágenes Landsat de 1982 y del Servicio de Imágenes del Planeta Google Earth™ de 2011. Se utilizaron campos de entrenamiento en pantalla y para medir la exactitud de la clasificación se elaboró una matriz de confusión a partir de datos de campo y su correspondencia con la clasificación obtenida (Congalton & Green 1999). El análisis de la fragmentación se centró en tres métricas básicas: a) tamaño; b) índice de forma de Patton –o relación perímetro-área, siendo 1 para formas circulares o regulares y > 1 para formas complejas o irregulares– (adaptado por Laurence & Yensen 1991); y c) conectividad –o distancia al fragmento forestal más cercano y de mayor superficie al fragmento nodal– (Mas & Correa 2000, Farina 2007); todas ellas tratadas mediante estadística descriptiva. El análisis cartográfico se hizo con ILWIS 3.0 © ITC (2001).

### Muestreo de campo

Se muestrearon 29 fragmentos de bosque de pino-encino (Figura 1), cuyos atributos espaciales son representativos de la variabilidad al interior del área de estudio: a) fragmentos grandes (4 repeticiones), medianos (14) pequeños (11), de forma compleja (16), de forma simple (13), conectados (25) y desconectados (4). El tipo de borde (abrupto) y la matriz circundante a los fragmentos (agrícola) son homogéneos en el área de estudio, por lo que no fueron considerados como criterios para la selección del muestreo.



**Figura 1.** Ubicación del área de estudio en la sierra de Monte Alto, NE de la cuenca de México. Se muestra la distribución del bosque de pino-encino y de los sitios de muestreo utilizados en el estudio.



Para el levantamiento florístico se utilizó el método de intercepción lineal propuesto por Canfield (1941). Se muestrearon 1397 individuos de árboles y arbustos en transeptos borde-interior, de 2 m de ancho y longitud variable (de 50 a 250 m) dependiendo de la dimensión de los fragmentos (McIntyre 1953, Montenegro & Vargas 2008). Para cada individuo se tomó registro de la especie, la talla (m), la cobertura (promedio de los diámetros mayor y menor de la copa en m) y el diámetro (m) a la altura del pecho en árboles (DAP) y a la altura de la base en arbustos (DAB) (Matteucci & Colma 1982, MOPT 1992, Hitimana *et al.* 2004).

### **Determinación de la extensión y las características de las áreas de borde e interior**

El análisis de la información recabada en campo tomó como base la pertenencia de los individuos a una forma de crecimiento (árboles o arbustos) y a un grupo florístico. Se consideraron tres grupos florísticos: pinos (todos los individuos arbóreos pertenecientes al género *Pinus*); otros árboles (todos los individuos arbóreos diferentes al género *Pinus*) y arbustos (todos los individuos arbustivos). Se generó una base de datos con 22 variables, de las cuales cuatro se refieren a riqueza biológica –de pinos, otros árboles, arbustos y total–, tres a abundancia –de pinos, otros árboles y arbustos–, cuatro a diversidad –índices de Simpson, Shannon-Wiener, Máxima y Equitatividad–, tres a talla –de pinos, otros árboles y arbustos–, tres a área basal –de pinos, otros árboles y arbustos–, tres a cobertura –de pinos, otros árboles y arbustos–, y dos a dominancia –relación pino-encino y árboles-arbustos.

La información se agrupó en 25 sectores de 10 m de longitud contados a partir del borde de

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

### **Diagnóstico del efecto de borde a escala de paisaje**

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

## RESULTADOS

### Características espaciales, de composición vegetal y de estructura

El cuadrante que delimita a los fragmentos de pino-encino (692 km<sup>2</sup>) está conformado por una matriz de cultivos (35% de la superficie total) y pastizales (18%) que tuvieron su mayor expansión en la década de los 60's. Desde entonces, el bosque de pino-encino entró en un proceso de fragmentación que lo dividió en 333 fragmentos, de los cuales cuatro son de tamaño grande (de 4.2 a 6.6 km<sup>2</sup>) y representan el 26.5% de la superficie boscosa; 14 son de tamaño medio (1.5 a 3.7 km<sup>2</sup>) y contribuyen con el 37.5%; y 315 son chicos (< 1.1 km<sup>2</sup>) y ocupan el 36% del total. En cuanto a geometría espacial, los fragmentos medianos y chicos están mejor conectados entre sí (15 m en promedio) que los grandes (300 m en promedio), los cuales forman extensas masas replegadas en los sectores de mayor elevación. El análisis de los índices de forma muestra un equilibrio entre los fragmentos de forma simple (167 fragmentos con IF = 1.12 a 2.72) y los de forma compleja (166 fragmentos con IF = 2.73 a 10.66).

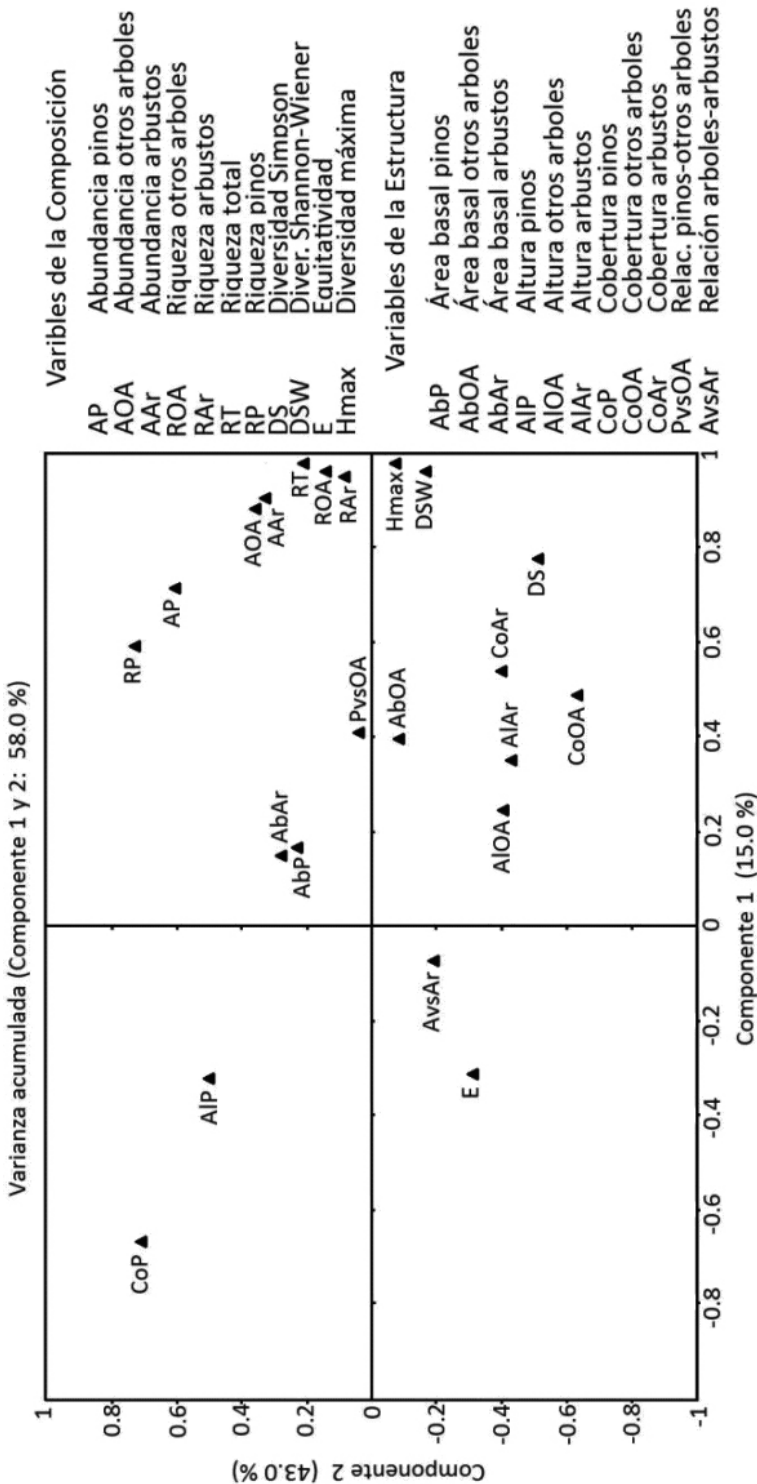
Los 1397 individuos registrados en los fragmentos revelan que los arbustos son el grupo más diverso (diversidad de Simpson = 0.78, H'max = 1.12 y Shannon–Wiener = 0.94), seguido de otros árboles distintos a pinos (diversidad de Simpson = 0.69, H'max = 1.12 y Shannon–Wiener = 0.72) y de pinos (diversidad de Simpson = 0.68, H'max = 0.69 y Shannon–Wiener = 0.68). La equitatividad entre especies es elevada (0.792) y se refleja en la relación entre árboles y arbustos (1 a 1), los cuales mantienen valores similares de riqueza y abundancia (19 y 703 en árboles y 21 y 694 en arbustos, respectivamente). Sin embargo, la estructura del bosque está dada por la relación entre árboles distintos a pinos

y pinos, que es de 6 a 1 (abundancia de 600 y 103, respectivamente). Destacan los individuos arbóreos de los géneros *Abies*, *Arbutus* y *Quercus*, que alcanzan una cobertura superior al 50% y tallas promedio de 6m. Por el contrario, la distribución de los pinos es opuesta, al formar un dosel abierto (cobertura de 17%), pero con promedios de talla más altos (13 m) y menor área basal (0.1 m<sup>2</sup>).

### Respuesta de la vegetación al efecto de borde

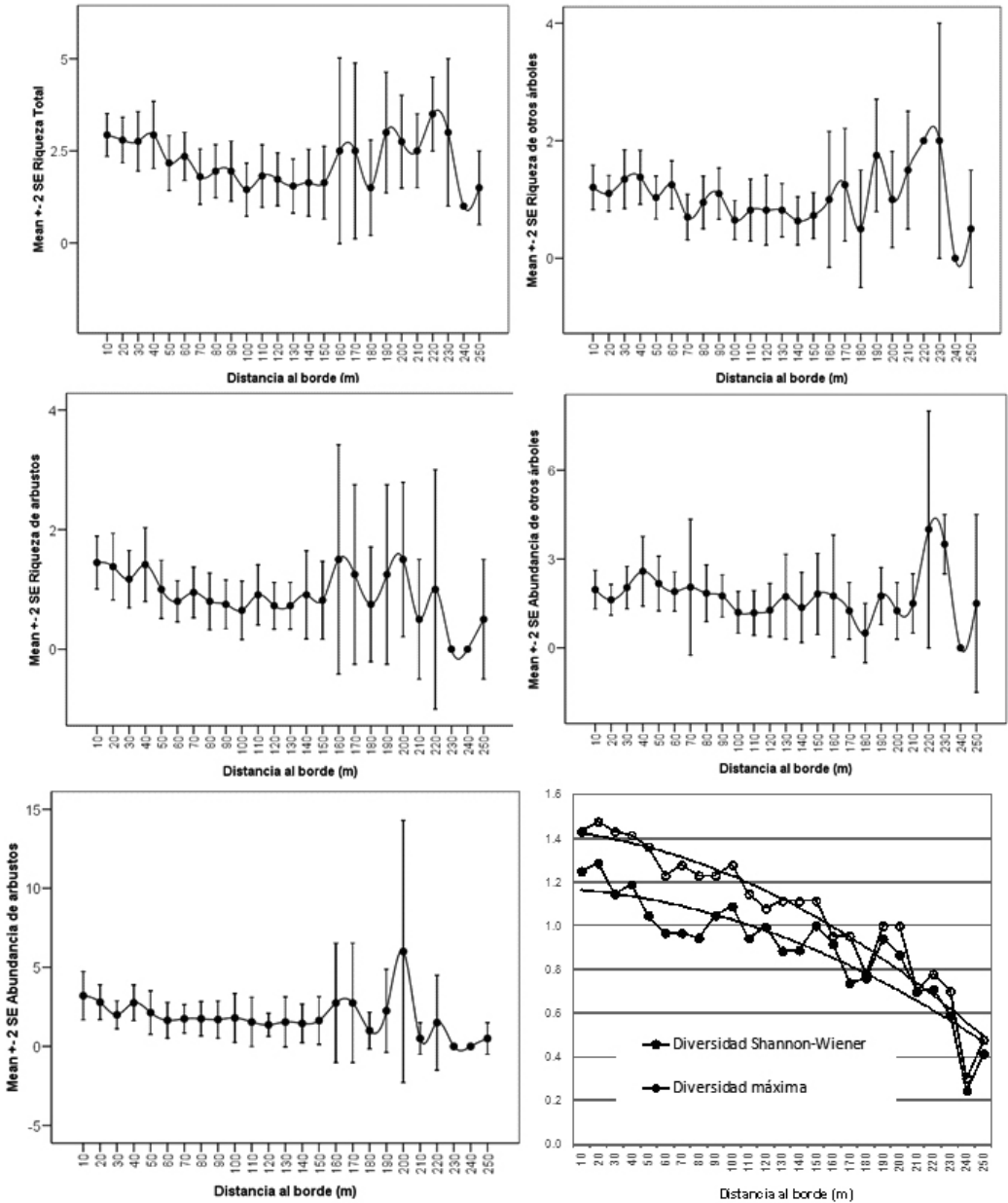
El ACP de las 22 variables de vegetación indica que la Componente 1 (43% de la varianza total), esencialmente relacionada con aspectos de la composición, es la componente estadística que mejor explica los cambios entre los sectores en los que se dividieron los transeptos. Esta componente incluye siete variables: riqueza de otros árboles distintos a pinos, riqueza de arbustos, riqueza total, diversidad de Shannon–Wiener, diversidad máxima, abundancia de otros árboles y abundancia de arbustos. Cabe señalar que la abundancia fue considerada como una variable de la composición porque los datos de diversidad se tomaron a partir de las especies y su abundancia. En todas las variables de la Componente 1 se obtuvo una carga factorial de > 0.8 (Figura 2).

Los valores más altos de riqueza, diversidad y abundancia se concentran en el borde de los fragmentos, desde donde tienden a disminuir hacia el interior (Figura 3). Esta tendencia es muy clara en el caso de la diversidad (DSW y H'max), sin embargo, el resto de las variables tienden a reducirse solo los primeros 100 a 150 m desde el borde, tras lo cual vuelven a incrementarse hacia el interior. A excepción de la riqueza de pinos, que obtuvo valores más altos en el núcleo de los fragmentos, en el resto de las variables los valores del interior no alcanzan a los obtenidos en el borde.



**Figura 2.** Análisis de componentes principales con 22 variables de composición vegetal y estructura de los bosques de pino-encino. Se utilizan las dos primeras componentes que en conjunto recogen el 58% de la varianza explicada.





**Figura 3.** Distribución de las variables de la composición en los 25 sectores (10 m de extensión) en los que fue dividido el transecto borde-interior. Se indican datos promedio en cada caso.

Áreas de borde, transición y núcleo

El análisis de conglomerados con las siete variables de composición demuestra que los cambios observados a lo largo de los 25 sectores del perfil borde-interior no son aleatorios, sino que revelan tres tramos con distinto contenido biológico (Figura 4). El área de borde (50 m de extensión) comprende los primeros 5 sectores de 10 m, los cuales definen la franja externa de los fragmentos de bosque hasta una distancia de 50 m. El área de transición (50 m de extensión) comprende los siguientes 5 sectores, y se extiende entre >50 y 100 m; y el área núcleo a los sectores posteriores (> 100 m), con una extensión variable. Si bien las variables de la composición obtuvieron valores parecidos entre las tres áreas (similitud de 75%), el área de transición muestra una mayor proximidad estadística con el área núcleo (similitud del 93%). El análisis ANOVA (Tabla 1) muestra que los valores estadísticos ( $F = 103.42$ ) tienen asociados niveles críticos muy pequeños ( $p < 0.0001$ ). Por lo tanto, las áreas de borde, transición y núcleo poseen coherencia al agrupar sectores de distancia con similitud estadística en sus variables de composición.

Por su parte, el post-hoc de Tukey (Tabla 1) revela que la riqueza total, la de otros árboles distintos a pinos y la de arbustos, así como la abundancia de otros árboles y la de arbustos, presentan diferencias claras entre las áreas de borde, transición y núcleo. Además, el área

de borde se define también por la diversidad máxima y la diversidad de Shannon–Wiener, en tanto que el área núcleo lo hace únicamente por esta última.

**Área de Borde.** El borde de los fragmentos forestales ( $\leq 50$  m) es el área con mayor riqueza florística y diversidad, en tanto que la abundancia supera a la obtenida en el área de transición pero no a la del núcleo (Tabla 1). La mayoría de las especies arbóreas son latifoliadas cosmopolitas o que tienen preferencia por ambientes de borde. Estas últimas suman el 44% de la abundancia de árboles, destacando la aportación de *Prunus serotina* (13%), *Q. crassipes* (9%) y *Q. rugosa* (9%). En cambio los pinos son menos abundantes, siendo los casos más notables *Pinus patula* (7%), especie no nativa que se ha introducido en el área con fines de reproducción, y *P. leiophylla* (4%) característico de ambientes perturbados. Como es de esperar, la mayoría de las especies de arbustos son especialistas en ambientes de borde (74% de las abundancias relativas de los arbustos), siendo las más abundantes *Eupatorium glabratum* (43%), *Baccharis conferta* (11%) y *Eupatorium* sp. (8%) (Tabla 2).

**Área de transición.** En este tramo (> 50 a 100 m) la diversidad y las otras variables de riqueza y abundancia son inferiores a las registradas en el área de borde (Tabla 1). Sin embargo, las especies de árboles que tienen preferencia por el área de transición suman un

**Tabla 1.** Resultados (*p-values*) de ANOVA de las 7 variables que forman a la componente composición para las áreas de borde ( $\leq 50$  m), transición (> 50 a 100 m) y núcleo (> 100 m) de los fragmentos de bosque de pino-encino. Los resultados significativos del post-hoc Tukey HSD se muestran con diferente letra.

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

Diferencias sigificativas al 95%

alto porcentaje (62%) del total de la abundancia de árboles. Resulta característica la mezcla de especies con preferencia por ambientes de borde, como *Prunus serotina* (8%) y *Cupressus lindleyi* (4%), o por ambientes de interior, como *Quercus obtusata* (42%) y *Pinus teocote* (11%). La misma situación ocurre con los arbustos, donde destacan por sus abundancias relativas *Eupatorium glabratum* (57%) y *Baccharis conferta* (10%), que tienen preferencia por ambientes de borde, y *Monnina ciliolata* (9%), propia de ambientes de interior. Sin embargo, el área de transición presenta una mayor similitud estadística con el núcleo de los fragmentos, en buena medida debido al dominio de *Quercus obtusata* (Tabla 2).

**Área núcleo.** En el interior de los fragmentos (> 100 m) se concentran las mayores abundancias tanto de arbustos (13.4 individuos por transecto) como de otros árboles distintos

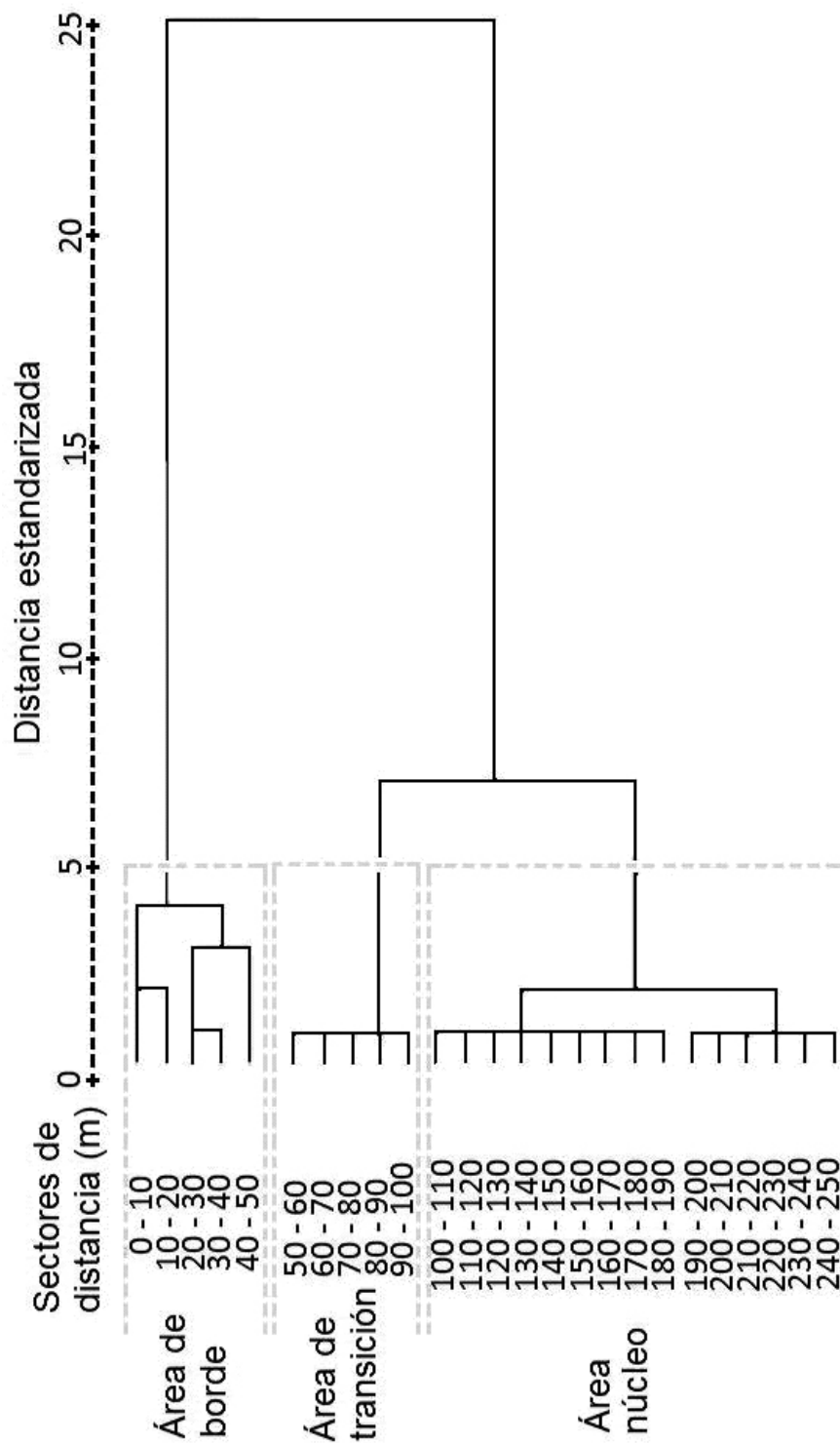
a pinos (11.6) (Tabla 1). De igual forma su riqueza florística y diversidad superan a las obtenidas en el área de transición, aunque son algo inferiores a las encontradas en el área de borde. El análisis de abundancias muestra que los porcentajes más altos corresponden a las especies que tienen preferencia por hábitats de interior. *Quercus obtusata* es la especie arbórea más abundante (38%), seguida por *Q. crassifolia* (25%). Los pinos representan el 12%, siendo dos especies de pinos nativos, *Pinus montezumae* y *P. teocote*, los más abundantes con 8 y 4%, respectivamente. Por su parte, las especies de arbustos que muestran preferencia por ambientes de interior suman el 46% de la abundancia total de arbustos, como es el caso de *Senecio salignus* (19%) y *Gaultheria acuminata* (14%). *Eupatorium glabratum* presenta una proporción inferior (26%) a la que obtuvo en las áreas de transición y borde (Tabla 2).

**Tabla 2.** Preferencias de las especies entre las áreas de borde, transición y núcleo. Se indican las abundancias relativas por especies de (a) arbustos y (b) árboles.

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

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



**Figura 4.** Análisis de conglomerados a partir de la abundancia promedio de 25 sectores de 10 m de extensión en los que fueron divididos los transeptos de campo. Se muestra la distribución de los bordes y el área núcleo en 3 clusters de distinta distancia contada desde el borde hacia el interior de los fragmentos.

## Efecto de borde a escala de paisaje

Los transeptos muestreados en campo representan la variabilidad de las métricas espaciales del área de estudio. En consecuencia, es posible inferir con fines de diagnóstico que la extensión de las áreas de borde, transición y núcleo se mantiene constante al interior de los fragmentos de bosque. La Figura 5 muestra la clasificación de 333 fragmentos forestales en tres categorías: a) Bosques con área núcleo, aquellos fragmentos cuya relación tamaño y forma resultan en una distancia borde-interior de  $> 100$  m, y que por lo tanto son los únicos que contienen área núcleo en su interior; b) Bosques con áreas de transición y borde, con una distancia borde-interior de  $> 50$  a  $100$  m, y que por lo tanto contienen en su interior ambientes de transición y borde, pero carecen de área núcleo; y c) Bosques con área de borde, con una distancia borde-interior de  $\leq 50$  m, y que por lo tanto corresponden a áreas de borde en su totalidad.

El análisis Chi-cuadrada (Tabla 3) señala que existen diferencias entre las áreas de borde, transición y núcleo con respecto a las características espaciales: tamaño ( $X^2 = 135.041$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0.0001$ ), forma ( $X^2 = 78.276$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0.0001$ ) y conectividad ( $X^2 = 8.420$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.02$ ) (Figura 5). El 93% de la superficie forestal se refiere a fragmentos de bosque que contienen áreas de núcleo y/o de transición. Se trata de fragmentos comparativamente escasos (41 y 64, respectivamente) y extensos ( $1.6 \text{ km}^2$  y  $0.2 \text{ km}^2$ ), deformes ( $IF = 5.4$  y  $3.6$ ) y distantes entre sí (351 y 34m), que se ubican replegados en los sectores al-

tos de la sierra. El restante 7% de la superficie forestal está repartido en 228 fragmentos pequeños ( $0.03 \text{ km}^2$ ), de forma regular ( $IF = 2.6$ ) y elevada cercanía entre sí ( $50.64$  m), que están constituidos de manera exclusiva por áreas de borde.

## DISCUSIÓN

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

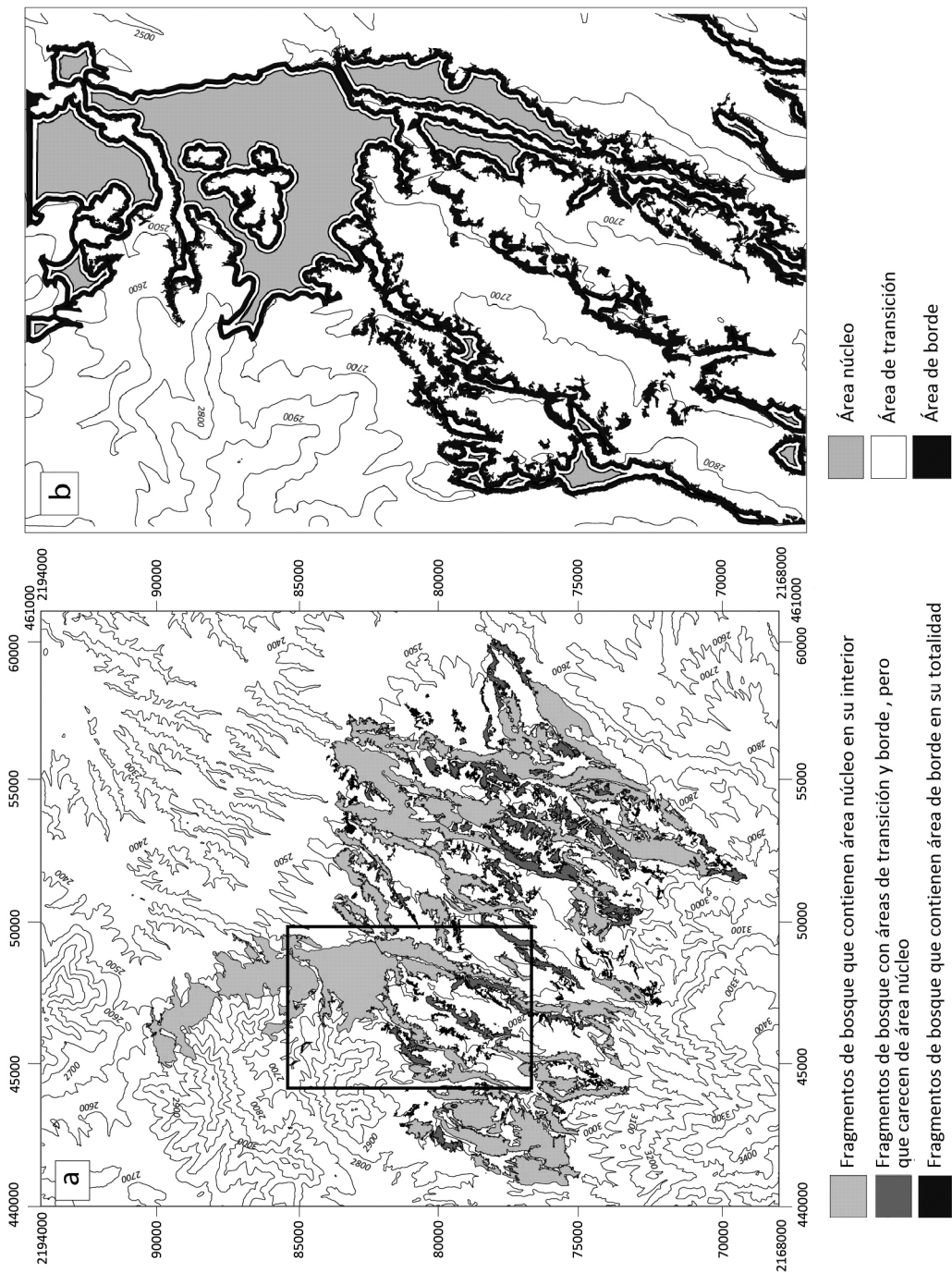
Es significativo que los cambios percibidos se refieren mayormente a siete variables de la composición vegetal, coincidiendo con otros estudios (Cadenasso & Pickett 2000, Ries *et al.* 2004), donde el impacto sobre los atributos estructurales del bosque resultó poco significativo. Esta situación permite reconocer la importancia de los atributos relativos a la composición vegetal, incluso

**Tabla 3.** Distribución y características espaciales de los fragmentos de bosque de pino-encino, reclasificados según su estructura interna.

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

(a) Tamaño= Superficie del fragmento en km<sup>2</sup>; (b) Forma=Índice de forma de Patton; (c) Distancia al fragmento más cercano de mayor superficie en metros.





**Figura 5.** Clasificación de los fragmentos de bosque según el impacto de la extensión de las áreas de borde, transición y núcleo en su estructura espacial (a), y Estructura interna de algunos fragmentos, indicando la extensión de las áreas de borde, transición y núcleo (b).

en estudios que tradicionalmente basan sus interpretaciones en atributos de estructura (Cayuela 2006), como es el caso de diversas interpretaciones derivadas de técnicas de teledetección (Williams-Linera 2002).

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

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

Suárez (2008) en el páramo andino, que tienen por objeto favorecer la conectividad de remanentes de bosque montano alto.

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

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

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

señaladas por su preferencia por hábitats de interior.

Las diferencias entre las áreas de borde, transición y núcleo no nos permite determinar amenazas por pérdida de especies (Ries *et al.* 2004). Sin embargo, se puede confirmar la existencia de especies que se benefician de los procesos de fragmentación, y que resultan más abundantes en el borde de los fragmentos (Murcia 1995, Fagan *et al.* 1999, Cadenasso & Pickett 2000, López-Barrera *et al.* 2007).

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

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

## CONCLUSIONES

El estudio aborda la extensión del efecto de borde y sus consecuencias en la composición y la estructura de fragmentos de bosque de

pino-encino. Se demuestra que los cambios afectan principalmente a siete variables de la composición vegetal: riqueza de otros árboles distintos a pinos, riqueza de arbustos, riqueza total, diversidad de Shannon–Wiener, diversidad máxima, abundancia de otros árboles y abundancia de arbustos.

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

Los resultados señalan que las variables de la composición se incrementan hacia el borde de los fragmentos, y que la abundancia de árboles latifoliados supera por mucho a la obtenida por los pinos en el interior de los fragmentos. Sin embargo, se identificaron algunas especies que concentran sus abundancias en ambientes poco alterados de interior (áreas de transición y núcleo), como *Q. crassifolia*, *Q. obtusata*, *P. montezumae* y *P. teocote*, y otras que tienen preferencia por ambientes de borde, como *Prunus serotina*, *Quercus crassipes*, *Q. rugosa*, *Pinus patula* y *P. leiophylla*. Ello permite confirmar al área de borde como la de menor calidad ecológica dentro de la estructura forestal.

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

## AGRADECIMIENTOS

La presente investigación ha sido financiada con los proyectos PAPIIT IN300911 e IN301414, otorgados por la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la UNAM, y con apoyo de la beca *Santander Iberoamérica Jóvenes Profesores e Investigadores España 2012*. Las oportunas sugerencias de los revisores de Caldasia han ayudado a mejorar este manuscrito.

## LITERATURA CITADA

- ASBJORNSEN, H., M. ASHTON, D. VOGT & S. PALACIOS. 2004. Effects of habitat fragmentation on the buffering capacity of edge environments in a seasonally dry tropical oak forest ecosystem in Oaxaca, Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 103: 481-495.
- BROADVENT, E., G. ASNER, M. KELLER, D. KNAPP, P. OLIVEIRA & J. SILVA. 2008. Forest fragmentation and edge effects from deforestation and selective logging in the Brazilian Amazon. *Biological Conservation* 141: 1745-1757.
- BUREL, F. & J. BAUDRY. 2002. *Ecología del paisaje*. Mundi-Prensa, Madrid.
- CADENASSO, M., S. PICKETT. 2000. Linking forest edge structure to edge function: meditation of herbivore damage. *Journal of Ecology* 88: 31-44.
- CADENASSO, M.L., S.T.A. PICKETT, K.C. WEATHERNS & C.G. JONES. 2003. A framework for a theory of ecological boundaries. *BioScience* 53/8: 750-759.
- CANFIELD, R. 1941. Application of the Line Interception Method in Sampling Range Vegetation. *Forestry* 39: 388-349.
- CARSJENS, G.J. & V.N. LIER. 2002. Fragmentation and land-use planning: an introduction. *Landscape and Urban Planning* 58: 79-82.
- CAYUELA, L. 2006. Deforestación y fragmentación de bosques tropicales montanos en los Altos de Chiapas, México. Efectos sobre la diversidad de árboles. *Ecosistemas* 15/3: 192-198.
- CHEN, J. & T. SPIES. 1992. Vegetation responses to edge environments in old-growth douglas-fir forests. *Ecological Applications* 2 (4): 387-396.
- CONGALTON, G.C. & K. GREEN. 1999. *Assessing the accuracy of remote sensed data: Principles and practices*. Lewis publishers, Florida, USA. 137 pp.
- DELAGADO, J., N. ARROYO, J. ARÉVALO & J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS. 2007. Edge effects of roads on temperature, light, canopy cover, and canopy height in laurel and pine forests (Tenerife, Canary Islands). *Landscape and urban Planning* 81: 328-340.
- DONOV, P., K. HARPER, D. SILVA-MATOS. 2013. The role of edge contrast and forest structure in edge influence: vegetation and microclimate at edges in the Brazilian cerrado. *Plant ecology* 214: 1345-1359.
- EWERS, R., C. MARSH & O. WEARN. 2010. Making statistics biologically relevant in fragmented landscapes. *Trend in Ecology and Evolution* 25: 699-704.
- FAGAN, W., R. CANTRELL & C. COSNER. 1999. How habitat edges change species interactions. *American Naturalist* 153: 165-182.
- FAHRIG, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 487-515.
- FARINA, A. 2007. *Principles and methods in landscape ecology*. Springer, Dordrecht, Netherlands. 412 pp.
- GALICIA, L. & A. GARCÍA-ROMERO. 2007. Land use and land cover change in highland temperate forests in the Iztá-Popo National Park, Central Mexico. *Mountain Research and Development* 27/1: 48-57.
- HANSSON, L. 2000. Landscape and edge effects on population dynamics: approaches and examples. En: Sanderson, J. & L. Harris (ed.). *Landscape Ecology. A top-down approach*: 246. Lewis Publishers, New York.



- HARPER, K., E. MACDONALD, P. BURTON, J. CHEN, K. BROSOFSKE, S. SAUNDERS, E. EUSKIRCHEN, D. ROBERTS, M. JAITEH & P. ESSEEN. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscape. *Conservation Biology* 19 (3):768-782
- HILTY, J.A., W.Z. LIDICKER JR. & A.M. MERENLENDER. 2006. *Corridor ecology. The science and practice of linking landscapes for biodiversity conservation*. Island Press, Washington.
- HITIMANA, J., J. LEGILISHO & J. THAIRU. 2004. Forest structure characteristics in disturbed and undisturbed sites of Mt. Elgon Moist Lower Montane Forest, western Kenya. *Forest Ecology and Management* 194: 269-291.
- HONNAY, O., K. VERHEYEN & M. HERMY. 2002. Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *Forest Ecology and Management* 161: 109-122.
- ITC. 2001. *Ilwis 3.0 Academic User's Guide*. International Institute for Aerospace Survey and Earth Sciences (ITC), Enschede, Netherlands. 530 pp.
- LEOPOLD, A. 1933. *Game management*. John Wiley, New York. 481 pp.
- LAURENCE, W. & E. YENSEN. 1991. Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation* 55: 77-92.
- LÓPEZ-BARRERA, F., R. MANSON, M. GONZÁLEZ-ESPINOSA & A. NEWTON. 2007. Effects of varying forest edge permeability on seed dispersal in a neotropical montane forest. *Landscape Ecology* 22: 189-203.
- MAS, J.F. & J. CORREA-SANDOVAL. 2000. Análisis de la fragmentación del paisaje en el área protegida Los Retenes, Campeche, México. *Investigaciones Geográficas* 43: 41-59.
- MATTEUCCI, S. & A. COLMA. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. Organización de Estados Americanos, Washington D.C. 168 pp.
- MCINTYRE, G. 1953. Estimation of plant density using line transects. *The Journal of Ecology* 41: 319-330.
- MONTENEGRO, A.L. & O. VARGAS. 2008. Caracterización de bordes de bosque alto andino e implicaciones para la restauración ecológica en la Reserva Forestal de Cogua (Colombia). *International Journal of Tropical Biology* 56: 1543-1556.
- MOPT. 1992. *Guía para la elaboración de estudios del medio físico. Contenido y metodología*. Ministerio de Obras Públicas y Transportes, Madrid. 809 pp.
- MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- PIMM, S.L. 1999. The dynamics of the flows of matter and energy. En: Mc Glade, J. (ed.). *Advanced ecological theory, principles and applications*. Blackwell Science, London.
- OOSTERHOORN, M. & 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.
- PINCHEIRA-ULBRICH, J., J.R. RAU, F. PEÑA-CORTÉS. 2009. Tamaño y forma de fragmentos de bosque y su relación con la riqueza de especies de árboles y arbustos. *Fyton. Revista internacional de botánica experimental* 78: 121-128.
- RIES, L., R. FLETCHER, J. BATTIN & T. SISK. 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 491-522.
- RIES, L. & THE. SISK. 2010. What is an edge species? The implications of sensitivity to habitat edges. *Oikos* 119: 1636-1642.
- RZEDOWSKI, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México. 432 p.
- ŠALEK, L., D. ZAHRADNIK, R. MARUŠAK, L. JERABKOVA & J. MERGANICA. 2013. Forest edges in managed riparian forest in the eastern part of the Czech Republic. *Forest Ecology and Management* 305: 1-10.



- SÁNCHEZ, O. 1980. *La flora del valle de México*. Herrero, México. 519 pp.
- TABARELLI, W. MANTOVANI & C. PERES. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological conservation* 91: 119-127.
- TURNER, M., R. GARDNER & R. O'NEILL. 2001. *Landscape Ecology in theory and practice*. Springer-Verlag, New York. 401 pp.
- WALES, B. 1972. Vegetation analysis of north and south edges in a mature oak-hickory forest. *Ecological Monographs* 42: 451-471.
- WILLIAMS-LINERA, G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Ecology* 78 (2): 356-373.
- WILLIAMS-LINERA, G., R. MANSON & E. ISUNZA. 2002. La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques* 8: 73-89.
- YOUNG, A. & N. MITCHELL. 1994. Microclimate and vegetation edge effects in a fragmented podocarp-broadleaf forest in New Zealand. *Biological Conservation* 67: 63-72.
- ZENG, D. & J. CHEN. 2000. Edge effects in fragmented landscapes: a generic model for delineating area of edge influences (D-ADEI). *Ecological Modelling* 132: 175-190.

Recibido: 18/09/2013

Aceptado: 02/11/2014