

# Estructura y función en bordes de bosques

F. López-Barrera

Institute of Atmospheric and Environmental Science, University of Edinburgh, Darwin Building, Mayfield Rd, Edinburgh EH9 3JU, UK.

Recientemente algunos estudios de la fragmentación de bosques han probado hipótesis mecanísticas sobre el efecto del borde en procesos ecológicos tales como las interacciones planta-animal. Experimentos que comparan bordes con distinta estructura indican que estas diferencias tienen gran influencia en la dirección y magnitud de la penetración de los efectos de borde. El considerar a los bordes como membranas que modulan el intercambio de materia y organismos entre dos hábitats ha llevado al concepto de permeabilidad de bordes. La permeabilidad determinada por distintos tipos de bordes (suaves o abruptos) tiene importantes implicaciones en términos de la conservación y la regeneración de bosques, así como en el manejo de la vida silvestre.

## Introducción

Una de las consecuencias más evidentes de la fragmentación de los sistemas forestales es la susceptibilidad de los fragmentos de bosque a los efectos negativos de sus bordes. Los efectos deletéreos de los bordes que se han documentado reportan mayor mortalidad de fauna o flora cerca del borde con respecto al interior del bosque (Chen *et al.*, 1992; Mills, 1995) y la consecuente reducción del área del fragmento (Harris, 1988; Gascon *et al.*, 2000). Sin embargo, en la actualidad el concepto de efecto borde comprende diversos mecanismos, dependiendo del organismo o variable de estudio. El objetivo de este artículo es el explorar los recientes aportes hacia la generación de teorías de bordes de bosques. La primera parte de esta revisión describe los conceptos relacionados con el borde e incluye una breve descripción del desarrollo reciente en los estudios de bordes. La segunda parte revisa algunas investigaciones que relacionan la estructura del borde con procesos ecológicos e indica las perspectivas para estudios futuros.

## Conceptos

### Borde

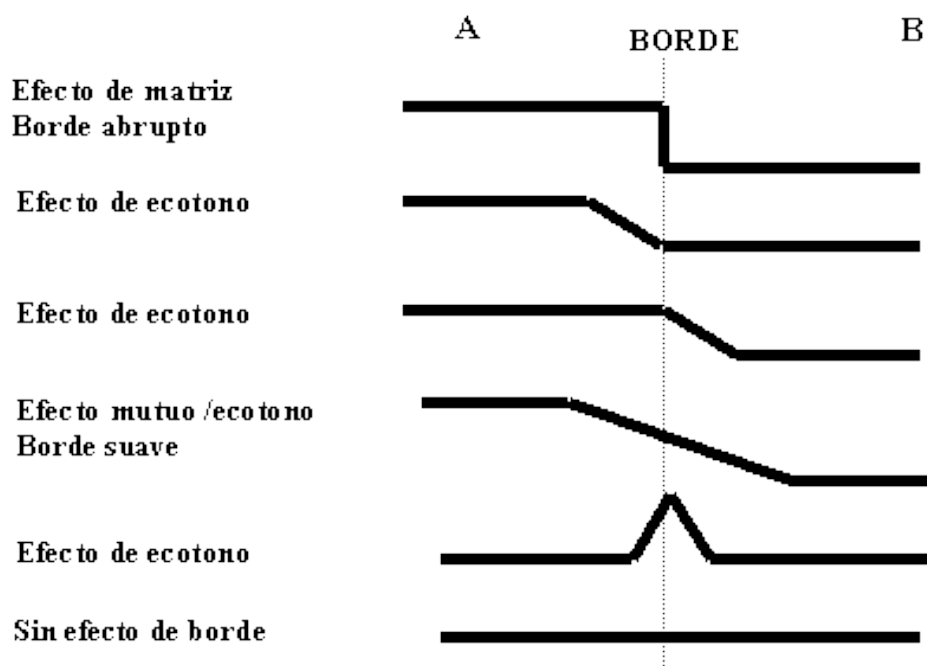
El borde se ha definido como la zona de transición entre hábitats adyacentes. Términos como ecotono ('ecotone') o límite ('boundarie') se han utilizado como sinónimos de borde ('edge') y la diferencia entre ellos no es clara. Sarlov-Herlin (2001) revisó la utilización de los tres conceptos en la literatura y encontró que el término ecotono se utiliza para indicar la transición entre formaciones continentales o comunidades a una escala espacial más amplia (Weltzin y McPherson, 1999), como por ejemplo en las transiciones entre ambientes acuáticos y terrestres. El concepto de límite ha sido ampliamente utilizado con distintos significados, desde el término administrativo o político hasta el funcional en ecología del paisaje, considerado al límite como el filtro que regula el intercambio de materia y energía entre hábitats (Wiens *et al.*, 1985; Wiens, 1995; Marin *et al.*, 2001).

A pesar de que los bordes han sido extensivamente estudiados, la definición y medición del borde genera varias restricciones al depender del investigador u observador, del organismo o variable estudiada y de la escala espacial del estudio (Lidicker y Peterson, 1999). La percepción de un borde por un artrópodo variará mucho de la de un mamífero. Por ello los bordes pueden ser específicos para una especie y según recientes estudios con mamíferos pequeños la percepción del borde puede ser relativa al sexo o edad de los animales dentro de una misma especie (Lidicker y Peterson, 1999).

## Efectos de borde

El término 'efecto de borde' fue utilizado por primera vez en 1933 por Leopold, quien lo usó para explicar la alta riqueza de especies cinegéticas registrada en los bordes. Posteriormente el concepto incluyó los efectos negativos de borde sobre la comunidad forestal y ha sido ampliamente estudiado para el diseño de zonas de amortiguamiento en áreas naturales protegidas (Laurance, 1991; Revilla *et al.*, 2001; Bogaert *et al.*, 2001). En nuestros días, el concepto comprende un amplio espectro de procesos, influencias mutuas y flujos ecológicos que pueden resultar en cambios en la estructura y composición de los bordes y hábitats adyacentes (Fry y Sarlov-Herlin, 1997; Fagan *et al.*, 1999; Sarlov-Herlin, 2001).

El efecto de borde puede definirse como el resultado de la interacción de dos ecosistemas adyacentes (Murcia, 1995) o cualquier cambio en la distribución de una variable dada que ocurre en la transición entre hábitats (Lidicker, 1999; Lidicker y Peterson, 1999). Recientemente Lidicker (1999) propuso dos tipos generales de efectos: el efecto de matriz y el efecto de ecotono. Esta clasificación se basa en reconocer si el borde presenta o no propiedades emergentes, es decir, si el borde se comporta como un hábitat diferente a los adyacentes. El efecto de matriz (efecto de hábitat *sensu* Kingston y Morris, 2000) se refiere a un cambio abrupto de la distribución de una variable que ocurre en la zona borde (**Fig. 1**). Este tipo de cambio se debe únicamente a que los hábitats adyacentes son diferentes y no genera ningún efecto de borde. Existen en la literatura muchos ejemplos de efectos de matriz o de hábitat, particularmente con pequeños mamíferos que no cruzan el hábitat adyacente (Heske, 1995; Mills, 1995; Stevens y Husband, 1998). Este cambio ha sido también definido como borde abrupto en otros estudios (**Fig. 1**, Duelli *et al.*, 1990).



**Figura 1.** Representación de algunas respuestas potenciales de una variable dada a lo largo del gradiente de dos hábitats adyacentes A y B. Modificado a partir de Duelli *et al.* (1990).

El efecto de ecotono comprende toda la variedad de respuestas que potencialmente el borde puede presentar (positivas, negativas o mutuas), lo que genera que el borde pueda definirse como un hábitat diferente (**Fig. 1**). Ejemplos de efectos de ecotono son los que documentan una mayor riqueza de especies de plantas (Matlack, 1994; Lopez de Casanave *et al.*, 1995; Gehlhausen *et al.*, 2000) y de mamíferos pequeños (Stevens y Husband, 1998) en el borde con respecto al interior del bosque.

También existe la posibilidad de que no se registre ningún cambio en la distribución de una variable en la transición entre dos hábitats (**Fig. 1**). Esta situación se documenta en algunos estudios con mamíferos pequeños donde se ha registrado la misma abundancia y patrones de movimiento a lo largo del gradiente bosque-borde-exterior (Bayne y Hobson, 1998; Menzel *et al.*, 1999). Los cambios potenciales de una variable en la transición de dos hábitats permite probar hipótesis experimentales. Sin embargo, pocos experimentos se han generado a partir de las mismas (Lidicker y Peterson, 1999; Kingston y Morris, 2000). Por ejemplo, el efecto de matriz o la falta de percepción de borde pueden ser consideradas hipótesis nulas. Cualquier efecto de ecotono implica que el borde presenta propiedades emergentes y estas respuestas pueden considerarse hipótesis experimentales.

## Desarrollo reciente en los estudios de bordes

Murcia (1985) realizó una revisión sobre la investigación de bordes y enfatizó que la mayoría de los estudios describían patrones estáticos y que pocos probaban hipótesis mecanísticas de los efectos del borde. Ella sugirió que la falta de consenso entre los estudios se debía a la falta de consistencia en la metodología, a la pseudorepetición y a la alta simplificación en la percepción del borde. Con respecto a este último punto, indicó que factores como la edad, orientación e historia de uso del borde y hábitat adyacente o matriz deberían considerarse en estudios futuros.

En los años 90 se registró un incremento en los estudios de borde con respecto a los 80 (ver revisión en Lidicker, 1999). Los estudios en bosques se enfocaron principalmente a describir la composición y estructura de la vegetación a diferentes distancias a partir del borde hacia el interior del bosque (Chen *et al.*, 1992; Lopez de Casanave *et al.*, 1995; Jose *et al.*, 1996; Benitez-Malvido, 1998; Euskirchen *et al.*, 2001) y relacionaron los patrones de vegetación con variables microclimáticas, principalmente los cambios en luz, temperatura y humedad del suelo (Williams-Linera, 1990a; Chen *et al.*, 1995; Jose *et al.*, 1996; Kapos *et al.*, 1997). Los estudios de Williams-Linera (1990b) fueron importantes al establecer la comparación de la comunidad forestal y las variables microambientales antes y después de la formación del borde (Sizer y Tanner, 1999). Al incluir la variación temporal en las variables de respuesta se encontró que los bordes son muy dinámicos (Matlack, 1994; Chen *et al.*, 1995; Saunders *et al.*, 1999; Newmak, 2001). También se ha documentado una alta variabilidad en la dinámica de los procesos y comunidades de los suelos forestales en función de la distancia a partir del borde, principalmente en bosques tropicales (Quintana-Ascencio *et al.*, 1996; Johnson y Wedin, 1997; Didham, 1998; Didham *et al.*, 1998; Sizer *et al.*, 2000).

La complejidad de los sistemas forestales con actividad antropogénica llevó a algunos estudios de bordes sobre vegetación y procesos de regeneración a considerar factores como el efecto de los claros, otros bordes cercanos y diferentes formas de disturbio en bosques tropicales (Malcolm, 1994; Fox *et al.*, 1997), neotropicales (Restrepo y Gomez, 1998; Williams-Linera *et al.*, 1998; Restrepo y Vargas, 1999; Restrepo *et al.*, 1999) y bosques templados (Goldblum y Beatty, 1999; Kupfer y Runkle, 2003).

En cuanto a los estudios sobre el efecto de borde en la fauna, además de los estudios que documentaron cambios en el borde en la riqueza, composición y abundancia de especies (Pasitschniak-Arts y Messier, 1998; Menzel *et al.*, 1999; Horvath *et al.*, 2001; Harrington *et al.*, 2001; Wolf y Batzli, 2002; Kristan III *et al.*, 2003), otros mostraron que la presencia del borde también afecta los patrones de comportamiento o movimiento de los individuos (Brotons *et al.*, 1992; Rodríguez *et al.*, 2001; Anderson y Boutin, 2002).

La mayor parte de las investigaciones mencionadas se enfocaron en el gradiente borde-bosque. Algunos estudios se enfocaron a la regeneración de áreas abiertas adyacentes al bosque, estimando la depredación de semillas o plántulas en el gradiente borde-pastizal (Manson *et al.*, 1998; Jones *et al.*, 2003). Recientemente más estudios consideran los cambios de las variables a lo largo del gradiente bosque-borde-exterior, como en estudios de la vegetación (Oosterhoorn y Kappelle, 2000), abundancia de mamíferos y de invertebrados (Menzel *et al.*, 1999; Molnar *et al.*, 2001) y en experimentos sobre el establecimiento y depredación de plántulas (Meiners *et al.*, 2002; Wahungu *et al.*, 2002).

Los estudios que aportaron datos sobre la complejidad de las interacciones biológicas relacionadas con el borde fueron las contribuciones de Ostfeld *et al.* (1997), quienes mostraron que los patrones de depredación de semillas y plántulas de árboles en el gradiente de borde-campo abandonado se deben a la competencia interespecífica entre meteoros (*Microtus pennsylvanicus*) y ratones (*Peromyscus leucopus*). Este y estudios subsecuentes (Manson y Stiles, 1998; Manson *et al.*, 1998; Manson *et al.*, 1999) resaltaron la necesidad de investigar las preferencias de microhábitat y las interacciones entre especies de depredadores en el gradiente espacial y sus consecuencias en términos de la regeneración del bosque.

Los estudios del efecto del borde sobre interacciones han sido extensivamente estudiados en el campo de la depredación de nidos de aves en las últimas dos décadas. Existen diversas revisiones al respecto (Andren, 1994; Andren, 1995; McCollin, 1998; Lahti, 2001). A pesar de que muchos estudios indican mayor depredación de nidos cerca del borde (Andren y Angelstam, 1988; Estrada *et al.*, 2002), según la última revisión (54 estudios de 1978-1998) solo en el 43% de los sitios se registró algún efecto de borde en al menos un tratamiento (Lahti, 2001). Igualmente contradictoria es la relativamente reciente evidencia sobre la depredación o remoción de semillas cerca del borde. Así, mientras algunos estudios reportan mayor depredación cerca del borde (Bonfil y Soberon, 1999; Kollmann y Buschor, 2002; Jones *et al.*, 2003), otros documentan menor depredación (Bowers y Dooley, 1993; Burke, 1993; Manson y Stiles, 1998; Restrepo y Vargas, 1999; Diaz *et al.*, 1999), e incluso otros no encuentran diferencias significativas entre el borde y el interior del bosque (Myster y Pickett, 1993; Notman *et al.*, 1996). La falta de consenso en ambos casos se debe a la complejidad de la comunidad de depredadores. En la mayor parte de los estudios los nidos o semillas están expuestos a diferentes depredadores, lo cual genera gran variabilidad en los resultados tanto espacialmente como temporalmente. Muy pocos estudios llegan a identificar los depredadores a nivel de género o especie y han estudiado los factores que afectan su abundancia, como las preferencias de microhábitat en el gradiente espacial (Manson y Stiles, 1998; Song y Hannon, 1999; Kollmann y Buschor, 2002) o la variabilidad temporal en sus recursos y poblaciones (Conner y Perkins, 2003).

## Estructura y función

### Tipos de borde y sus efectos

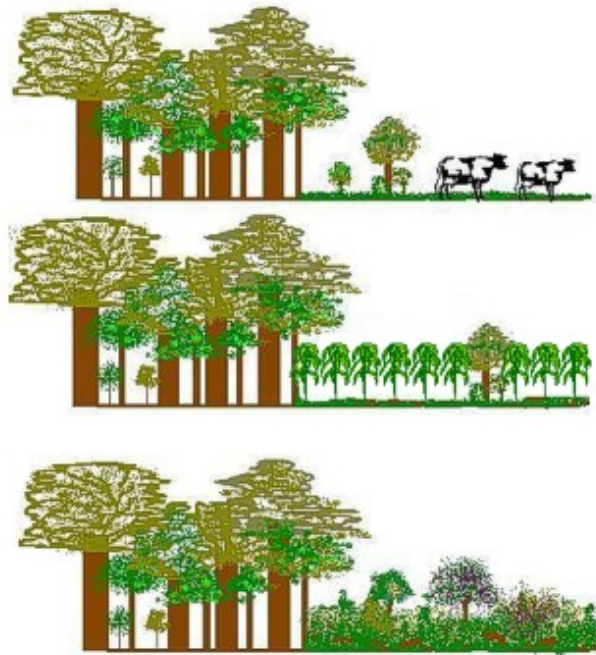
Laurance *et al.* (2001), al recopilar las conclusiones de un taller sobre estructura y función de bordes en mosaicos ecológicos, describen una serie de hipótesis ecológicas basadas en principios físicos, geométricos y biológicos. Entre ellas se encuentra la hipótesis que indica que conforme el grado de contraste entre dos hábitats se incrementa, los flujos biológicos (por ejemplo, el movimiento de organismos entre hábitats) disminuyen y los flujos físicos aumentan (como la penetración de luz lateral dentro del bosque). A pesar de que los sistemas biológicos son complejos y multifactoriales, existen varios ejemplos que apoyan las hipótesis mecánicas basadas en principios físicos (Laurance *et al.*, 2001). Considerando la información existente sobre como la estructura del hábitat afecta las interacciones de especies, recientes estudios experimentales han definido o manipularon *a priori* la estructura del borde para conocer como estas diferencias afectan los procesos ecológicos (**Tabla 1**). La constante en estos estudios es la comparación entre bordes estructuralmente más complejos o intactos (con sotobosque o cobertura del estrato herbáceo) y bordes abiertos (bordes perturbados o donde se remueve el sotobosque), modificando con ello el grado de contraste entre el bosque y el hábitat adyacente. La intensidad y dirección de los efectos de borde pueden ser modificados por el tipo de borde por distintos mecanismos. Por ejemplo, en el estudio de Kollmann y Buschor (2002), los bordes que mantuvieron el estrato arbustivo posiblemente proveyeron más cobertura a los ratones y como resultado se registró mayor remoción de semillas comparados con los bordes donde los arbustos fueron removidos. Sin embargo, el efecto contrario puede registrarse (mayor depredación en bordes abiertos) lo cual puede sugerir que los depredadores provienen del hábitat adyacente hacia el bosque y las presas (nidos o semillas) se hacen más evidentes sin una cubierta de vegetación (Huhta y Jokimaki, 2001).

**Tabla 1.** Recientes estudios experimentales que comparan los efectos de bordes con distintas estructuras sobre diferentes variables dentro del bosque.

Tipo de bordes comparados			Variables estudiadas	Efecto del tipo de borde	Referencia
Abierto	vs.	Intacto	Abundancia, riqueza y depredación de nidos de aves	Diferencias en la composición de especies de aves  Sin efectos significativos en la depredación de nidos	Fleming y Giuliano, 1998
Abierto (Por fuego)	vs.	Cerrados	Variables microclimáticas y estructura de la vegetación	De dos a cinco veces mas influencia del borde en las variables microclimáticas y en la vegetación en bordes abiertos con respecto a los bordes cerrados	Didham y Lawton, 1999
Pastizal adyacente (borde abrupto)	vs.	Pastizal en regeneración (borde suave)	Mortalidad de árboles	Mayor mortalidad de árboles y a mayores distancias a partir del borde en bordes abruptos que en bordes suaves	Mesquita <i>et al.</i> , 1999
Antropogénico (abrupto)	vs.	Natural (suave)	Depredación de nidos artificiales de aves	Sin efectos significativos. Alta variación temporal	Song y Hannon, 1999
Abierto (sin sotobosque)	vs.	Intacto	Herbivoría de plántulas de árboles por meteoros	Mayor herbivoría cerca del borde en el borde intacto que en el borde abierto, pero solo en un sitio.	Cadenasso y Pickett, 2000
Abierto	vs.	Intacto	Dispersión de semillas por viento del pastizal al bosque	Las semillas en bordes clareados penetraron mas en el bosque que al cruzar los bordes intactos	Cadenasso y Pickett, 2001

Abierto	vs.	Intacto	Éxito reproductivo de passerinas.	Mas depredación de nidos en bordes abiertos que en bordes naturales	Huhta y Jokimaki, 2001
Abierto	vs.	Intacto	Flujos de agua, concentración de nutrientes y contaminantes	Mayor penetración del agua, nutrientes y contaminantes en bordes abiertos que en el los bordes intactos o cerrados	<i>Weathers et al., 2001</i>
Abrupto	vs.	Suave	Depredación de nidos artificiales de aves	Mas depredación de nidos en bordes suaves que en bordes abruptos	Conner y Perkins, 2003
Sin estrato arbustivo (abrupto)	vs.	Con estrato arbustivo (suave)	Depredación de semillas de <i>Prunus</i> y <i>Viburnum</i> spp.	Mayor depredación de semillas cerca de los bordes con estrato arbustivo (bordes suaves)	Kollmann y Buschor, 2002

Estudios de flujos de organismos apoyan la teoría de que cuanto menor es el contraste entre los hábitats adyacentes mayor es el flujo de organismos (Cadenasso y Pickett, 2000; Cadenasso y Pickett, 2001) y menor el flujo de variables físicas (Didham y Lawton, 1999; Mesquita *et al.*, 1999; Weathers *et al.*, 2001). La medida en la que borde incrementa o disminuye los flujos de materia o energía se ha denominado permeabilidad de bordes. La permeabilidad de los bordes ha sido estudiada evaluando otros flujos tales como invertebrados del bentos hacia los pastos marinos (Holmquist, 1998), malezas exóticas hacia el bosque (Honnay *et al.*, 2002) y artrópodos hacia áreas cultivadas (Duelli *et al.*, 1990).



**Figura 2.** Representaciones de tipos de bordes con distintos hábitats adyacentes comunes en Los Altos de Chiapas, México. De arriba hacia abajo: bosque-pastizal, bosque-milpa y bosque-matorral. En términos de permeabilidad de bordes pueden considerarse un borde impermeable (borde abrupto), semipermeable y permeable (borde suave), respectivamente (López-Barrera, 2003).

La permeabilidad de borde puede modular el efecto de la fragmentación sobre especies características del bosque. Stamps *et al.* (1987) indicaron que los bordes abruptos (*hard edges*) o impermeables actúan como una barrera que nunca es cruzada por organismos especializados en un hábitat o con mayor riesgo de ser consumidos en el hábitat adyacente. Los bordes suaves (*soft edges*) funcionan como membranas permeables a los organismos emigrantes. Entre los bordes suaves y abruptos pueden existir varios niveles de permeabilidad. Duelli *et al.* (1990) definió seis tipos de borde basados en la resistencia que ejerce el borde al movimiento de artrópodos. Si consideramos que el movimiento de organismos entre



hábitats está sujeto a la permeabilidad de los bordes, y que este movimiento puede determinar la movilidad de semillas, la permeabilidad puede entonces también afectar la invasión de especies arbóreas y con ello la expansión del bosque a partir de borde. Por ejemplo, se ha encontrado que los bordes suaves (bordes con estrato herbáceo alto, **Fig. 2**) incrementan la abundancia y movilidad de los dispersores (*Peromyscus* spp.) de bellotas a pastizales abandonados con respecto a los bordes abruptos con pastizales pastoreados adyacentes (López-Barrera, 2003).

### Perspectivas para estudios futuros

La alta degradación y fragmentación a la que están actualmente sujetos los sistemas forestales hace urgente el entendimiento de sus impactos sobre las comunidades del bosque. El nivel de heterogeneidad y el grado de contraste entre hábitats (bordes suaves o abruptos) en paisajes forestales determinará la capacidad de recuperación del bosque, la penetración de los efectos de borde y la capacidad de las especies de animales de adaptarse y moverse dentro de distintos hábitats perturbados. La escala espacial de los efectos de borde ha sido señalada como un factor muy importante en la detección de la influencia del borde (Donovan *et al.*, 1997; Bergin *et al.*, 2000). Lahti (2001) revisó 55 estudios experimentales de 1978 a 1998 sobre el efecto del borde en la depredación de nidos de aves, indicando que estos estudios no presentan un consenso en el efecto del tipo de borde. Sin embargo, el 63% de los sitios de estudio presentaron un efecto de borde en al menos un tratamiento en paisajes altamente fragmentados, mientras que el 30% presentó un efecto de borde en paisajes con ligera fragmentación. Las futuras investigaciones deben en lo posible comparar el efecto de borde a varias escalas espaciales como en mosaicos forestales (a una escala espacial menor y con mayor proporción de bordes suaves) y paisajes muy fragmentados (escala espacial mayor y con mayor proporción de bordes abruptos).

La manipulación de la estructura del borde provee la oportunidad de probar hipótesis mecánicas sobre interacciones planta-animal. En casos como la depredación de aves o de semillas, la identificación de la comunidad de depredadores y el entendimiento de su historia de vida son clave. Por ejemplo, si los depredadores y/o dispersores de una especie de semillas consumen una amplia variedad de organismos, la manipulación o el monitoreo de la variación temporal de esos recursos indicará si el efecto de borde varía según la abundancia de depredadores y/o recursos. Se ha documentado que en un año con mucha abundancia de semillas, los individuos de *Peromyscus* spp. no cruzaron los bordes abruptos; sin embargo, en el siguiente año con poca abundancia de semillas y una población más grande de ratones, algunos individuos se arriesgaron a cruzar los mismos bordes (López-Barrera, 2003). El microhábitat y el ambiente lumínico a diferentes escalas dentro del gradiente espacial bosque-borde-exterior deben también ser caracterizados (Manson y Stiles, 1998; Banks, 1998; Estrada *et al.*, 2002) ya que permiten separar los efectos del microhábitat de los efectos del borde.

La evidencia acumulada hasta nuestros días muestra la complejidad del efecto de borde, lo cual debe dirigir la futura investigación a establecer hipótesis mecánicas basadas en el conocimiento previo de los procesos ecológicos a estudiarse. Aun cuando los sistemas biológicos son complejos, la mayoría de los recientes estudios que consideran bordes con distinto contraste apoyan las teorías generales basadas en modelos físicos o de percolación de membranas. La generación de teorías del efecto de borde en diferentes procesos como la dispersión de semillas dependerá de la calidad de los futuros estudios experimentales. Este conocimiento será básico para establecer estrategias de recuperación de hábitats (bordes permeables) o estimar el impacto de la fragmentación en la persistencia de especies especialistas del bosque (bordes impermeables).

## Agradecimientos

A Pedro Quintana-Ascencio y Tarin Toledo por sus comentarios a este manuscrito. Este artículo forma parte la investigación asociada a mis estudios de posgrado con el apoyo económico de CONACYT (beca 131197), Consejo Británico (beca MEX2900177) y la Comisión Europea conjuntamente con ECOSUR (Proyecto BIOCORES PL ICA4-2000-10029).

## Referencias

- Anderson, E. M. y Boutin, S. 2002. Edge effects on survival and behaviour of juvenile red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*). *Canadian Journal of Zoology* 80: 1038-1046.
- Andren, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366.
- Andren, H. 1995. Effects of landscape composition on predation rates at habitat edges. En *Mosaic Landscapes and Ecological Processes* (eds. Hansson, L., Fahrig, L. y Merriam, G.), pp. 225-255, Chapman and Hall, Londres, U.K.
- Andren, H. y Angelstam, P. 1988. Elevated predation rates as an edge effect in habitat islands: experimental evidence.

*Ecology* 69: 544-547.

Banks, J. E. 1998. The scale of landscape fragmentation affects herbivore response to vegetation heterogeneity. *Oecologia* 117: 239-246.

Bayne, E. M. y Hobson, K. A. 1998. The effects of habitat fragmentation by forestry and agriculture on the abundance of small mammals in the southern boreal mixedwood forest. *Canadian Journal of Zoology* 76: 62-69.

Benitez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12: 380-389.

Bergin, T. M., Best, L. B., Freemark, K. E. y Koehler, K. J. 2000. Effects of landscape structure on nest predation in roadsides of a midwestern agroecosystem: a multiscale analysis. *Landscape Ecology* 15: 131-143.

Bogaert, B., Eysenrode, S. V., Impens, I. y Van Hecke, P. 2001. The interior-to-edge breakpoint distance as a guideline for nature conservation policy. *Environmental Management* 27: 493-500.

Bonfil, C. y Soberon, J. 1999. *Quercus rugosa* seedling dynamics in relation to its re-introduction in a disturbed Mexican landscape. *Applied Vegetation Science* 2: 189-200.

Bowers, M. A. y Dooley, J. J. 1993. Predation hazard and seed removal by small mammals: microhabitat versus patch scale effects. *Oecologia* 94: 247-254.

Brotans, L., Desrochers, A. y Turcotte, Y. 1992. Food hoarding behaviour of black-capped chickadees (*Poecile atricapillus*) in relation to forest edges. *Oikos* 95: 511-519.

Burkey, T. V. 1993. Edge effects in seed and egg predation at two neotropical rainforest sites. *Biological Conservation* 66: 139-143.

Cadenasso, M. L. y Pickett, S. T. A. 2000. Linking forest edge structure to edge function: mediation of herbivore damage. *Journal of Ecology* 88: 31-44.

Cadenasso, M. L. y Pickett, S. T. A. 2001. Effect of edge structure on the flux of species into forest interiors. *Conservation Biology* 15: 91-97.

Carvalho, K. S. y Vasconcelos, H. L. 1999. Forest fragmentation in central Amazonia and its effects on litter-dwelling ants. *Biological Conservation* 91: 151-157

Chen, J., Franklin, J. F. y Spies, T. A. 1992. Vegetation responses to edge environments in old-growth Douglas-Fir forests. *Ecological Applications* 2: 387-396.

Chen, J., Franklin, J. F. y Spies, T. A. 1995. Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth Douglas-Fir forest. *Ecological Applications* 5: 74-86.

Conner, L. M. y Perkins, M. W. 2003. Nest predator use of food plots within a forest matrix: an experiment using artificial nests. *Forest Ecology and Management* 182: 371-380.

Diaz, I., Papic C. y Armesto, J. J. 1999. An assessment of post-dispersal seed predation in temperate rain forest fragments in Chiloe Island, Chile. *Oikos* 87: 228-238.

Didham, R. K., Hammond, P. M., Lawton, J. H., Eggleton, P. y Stork, N. E. 1998. Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs* 68: 295-323.

Didham, R.K., 1998. Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. *Oecologia* 116: 397-406.

Didham, R. K. y Lawton, J. H. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica* 31: 17-30.

Donovan, T. M., Jones, P. W., Annand, E. M. y Thompson III, F. R. 1997. Variation in local-scale edge effects:

mechanisms and landscape context. *Ecology* 78: 2064-2075.

Duelli, P., Studer, M. Marchand, I. y Jakob, S. 1990. Population movements of arthropods between natural and cultivated areas. *Biological Conservation* 54: 193-207.

Estrada, A., Rivera, A. y Coates-Estrada, R. 2002. Predation of artificial nests in a fragmented landscape in the tropical region of Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 106: 199-209.

Euskirchen, E. S., Chen, J. y Bi, R. 2001. Effects of edges on plant communities in a managed landscape in northern Wisconsin. *Forest Ecology and Management* 148: 93-108.

Fagan, W. F., Cantrell, R. S. y Cosner, C. 1999. How habitat edges change species interactions. *The American Naturalist* 153: 165-182.

Fleming, K. K. y Giuliano, W. M. 1998. Effect of border-edge cuts on birds at woodlot edges in southwestern Pennsylvania. *Journal of Wildlife Management* 62: 1430-1437.

Fox, B. J., Taylor, J. E., Fox, M. D. y Williams, C. 1997. Vegetation changes across edges of rainforest remnants. *Biological Conservation* 82: 1-13.

Fry, G. y Sarlov-Herlin, I. 1997. The ecological and amenity functions of woodland edges in the agricultural landscape, a basis for design and management. *Landscape and Urban Planning* 37: 45-55.

Gascon, C., Williamson, G. B. y Da Fonseca, G. A. B. 2000. Receding forest edges and vanishing reserves. *Science* 288: 1356-1358.

Gehlhausen, S. M., Schwartz, M. W. y Augspurger, C. K. 2000. Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology* 147: 21-35.

Goldblum, D. y Beatty, S. W. 1999. Influence of an old field/forest edge on a northeastern United States deciduous forest understory community. *Journal of the Torrey Botanical Society* 126: 335-343.

Harrington, G. N., Freeman, A. N. D. y Crome, F. H. J. 2001. The effects of fragmentation of an Australian tropical rain forest on populations and assemblages of small mammals. *Journal of Tropical Ecology* 17: 225-240.

Harris, L. D. 1988. Edge effects and conservation of biotic diversity. *Conservation Biology* 2: 330-332.

Heske, E. J. 1995. Mammalian abundances on forest-farm edges versus forest interiors in southern Illinois: is there an edge effect? *Journal of Mammalogy* 76: 562-568.

Holmquist, J. G. 1998. Permeability of patch boundaries to benthic invertebrates: influences of boundary contrast, light level, and faunal density and mobility. *Oikos* 81: 558-566.

Honnay, O., Verheyen, K. y Hermy, M. 2002. Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *Forest Ecology and Management* 161: 109-122.

Horvath, A., March, I. J. y Wolf, J. H. D. 2001. Rodent diversity and land use in Montebello, Chiapas, Mexico. *Studies on Neotropical fauna and environment* 36: 169-176.

Huhta, E. y Jokimaki, J. 2001. Breeding occupancy and success of two hole-nesting passerines: the impact of fragmentation caused by forestry. *Oikos* 24: 431-440.

Johnson, N.C. y Wedin, D. A. 1997. Soil carbon, nutrients, and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland. *Ecological Applications* 7: 171-182.

Jones, F. A., Peterson, Ch. J. y Haines, B. L. 2003. Seed predation in neotropical pre-montane pastures: site, distance, and species effects. *Biotropica* 35: 219-225.

Jose, S., Andrew, R. G., George, S. J. y Kumar, B. M. 1996. Vegetation responses along edge-to-interior gradients in a



high altitude tropical forest in peninsular India. *Forest Ecology and Management* 87: 51-62.

Kapos, V., Wandelli, E., Camargo, J. L. y Ganade, G. 1997. Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in central Amazonia. En *Tropical Forest Remnants Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities* (eds. Laurence, W.F. y Bierregaard, R.O.J.), pp. 33-43, The University Chicago Press, Chicago, USA.

Kingston, S. R. y Morris, D. W. 2000. Voles looking for an edge: habitat selection across forest ecotones. *Canadian Journal of Zoology* 78: 2174-2183.

Kollmann, J. y Buschor, M. 2002. Edge effects on seed predation by rodents in deciduous forests of northern Switzerland. *Plant Ecology* 164: 249-261.

Kristan III, W. B., Lynam, A. J., Price, M. V. y Rotenberry, J. T. 2003. Alternative causes of edge-abundance relationships in birds and small mammals of California coastal sage scrub. *Ecography* 26: 29-44.

Kupfer, J. A. y Runkle, J. R. 2003. Edge-mediated effects on stand dynamic processes in forest interiors: a coupled field and simulation approach. *Oikos* 101: 135-146.

Lahti, D. C. 2001. The 'edge effect on nest predation' hypothesis after twenty years. *Biological Conservation* 99: 374.

Laurance, W. F. 1991. Edge effects in tropical forest fragments-applications of a model for the design of nature-reserves. *Biological Conservation* 57: 205-219.

Laurence, W. F., Didham, R. K. y Power, M. E. 2001. Ecological boundaries: a search for synthesis. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 70-71.

Leopold, A. 1933. *Game Management*, Charles Scribner, Nueva Cork, USA.

Lidicker, W. Z. J. 1999. Responses of mammals to habitat edges: an overview. *Landscape Ecology* 14: 333-343.

Lidicker, W. Z. J. y Peterson, J. A. 1999. Responses of small mammals to habitat edges. En *Landscape Ecology of Small Mammals* (eds Barrett, G.W. y Peles, J.D.), pp. 211-227, Springer-Verlag, Berlin, Germany.

Lopez de Casanave, J., Pelotto, J. P. y Protomastro, J. 1995. Edge-interior differences in vegetation structure and composition in a Chaco semi-arid forest, Argentina. *Forest Ecology and Management* 72: 61-69.

López-Barrera, F. 2003. *Edge effects in a forest mosaic: implications for the oak regeneration in the Highlands of Chiapas, Mexico*. Tesis doctoral. Universidad of Edimburgo, U.K

Malcolm, J. R. 1994. Edge effects in central Amazonian forest fragments. *Ecology* 75: 2438-2445.

Manson, R. H., Ostfeld, R. S. y Canham, C. D. 1998. The effects of tree seed and seedling density on predation rates by rodents in old fields. *Ecoscience* 5: 183-190.

Manson, R. H., Ostfeld, R. S. y Canham, C. D. 1999. Responses of a small mammal community to heterogeneity along forest-old-field edges. *Landscape Ecology* 14: 335-367.

Manson, R. H. y Stiles, E. W. 1998. Links between microhabitat preferences and seed predation by small mammals in old fields. *Oikos* 82: 37-50.

Marin, M., Bastardie, F., Richard, D. y Burel, F. 2001. Studying boundary effects on animal movement in heterogeneous landscapes: the case of *Abax ater* (Coleoptera carabidae) in hedgerow network landscapes. *Ecologie* 324: 1029-1035.

Matlack, G. R. 1994. Vegetation dynamics of the forest edge - trends in space and successional time. *Journal of Ecology* 82: 113-123.

McCollin, D. 1998. Forest edges and habitat selection in birds: a functional approach. *Ecography* 21: 247-260.

- Meiners, S. J., Pickett, S. T. A. y Handel, S. N. 2002. Probability of tree seedling establishment changes across a forest-old field edge gradient. *American Journal of Botany* 89: 466-471.
- Menzel, M. A., Ford, W. M., Laerm, J. y Krishon, D. 1999. Forest to wildlife opening: habitat gradient analysis among small mammals in the southern Appalachians. *Forest Ecology and Management* 114: 227-232.
- Mesquita, R. C. G., Delamonica, P. y Laurance, W. F. 1999. Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 91: 129-134.
- Mills, L. S. 1995. Edge effects and isolation: Red-Backed voles on forest remnants. *Conservation Biology* 9: 395-402.
- Molnar, T., Magura, T., Tothmeresz, B. y Zoltan, E. 2001. Ground beetles (*Carabidae*) and edge effect in oak-hornbeam forest and grassland transects. *European Journal of Soil Biology* 37: 297-300.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- Myster, R. W. y Pickett, S. T. A. 1993. Effects of litter, distance, density and vegetation patch type on postdispersal tree seed predation in old fields. *Oikos* 66: 381-388.
- Newmak, W. D. 2001. Tanzanian forest edge microclimatic gradients: dynamic patterns. *Biotropica* 33: 2-11.
- Notman, E., Gorchoy, D. L. y Cornejo, F. 1996. Effect of distance, aggregation, and habitat on levels of seed predation for two mammal-dispersed neotropical rain forest tree species. *Oecologia* 106: 221-227.
- Oosterhoorn, M. y Kappelle, M. 2000. Vegetation structure and composition along an interior-edge-exterior gradient in a Costa Rican montane cloud forest. *Forest Ecology and Management* 126: 291-307.
- Pasitschniak-Arts, M. y Messier, F. 1998. Effects of edges and habitats on small mammals in a prairie ecosystem. *Canadian Journal of Zoology* 76: 2020-2025.
- Quintana-Ascencio, P.F., González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., Domínguez-Vázquez, G. y Martínez-Icó, M.. 1996. Soil seed banks and the regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, México. *Biotropica* 28: 192-209.
- Restrepo, C. y Gomez, N. 1998. Responses of understory birds to anthropogenic edges in a Neotropical Montane Forest. *Ecological Applications* 8: 170-183.
- Restrepo, C., Gómez, N. y Heredia, S. 1999. Anthropogenic edges treefall gaps and fruit-frugivore interactions in a Neotropical montane forest. *Ecology* 80: 668-685.
- Restrepo, C. y Vargas, A. 1999. Seeds and seedlings of two Neotropical montane understory shrubs respond differently to anthropogenic edges and treefall gaps. *Oecologia* 119: 419-426.
- Revilla, E., Palomare, F. y Delibes, M. 2001. Edge-core effects and the effectiveness of traditional reserves in conservation: Eurasian Badgers in Doñana National Park. *Conservation Biology* 15: 148-158.
- Rodriguez, A., Andren, H. y Jansson, G. 2001. Habitat-mediated predation risk and decision making of small birds at forest edges. *Oikos* 95: 383-396.
- Sarlov-Herlin, I. 2001. Approaches to forest edges as dynamics structures and functional concepts. *Landscape Research* 26: 27-43.
- Saunders, S. C., Chen, J., Drummer, T. D. y Crow, T. R. 1999. Modelling temperature gradients across edges over time in a managed landscape. *Forest Ecology and Management* 117: 17-31.
- Sizer, N. y Tanner, E. V. J. 1999. Responses of woody plant seedlings to edge formation in a lowland tropical rainforest, Amazonia. *Biological Conservation* 91: 135-142.

- Sizer, N.C., Tanner, E.V.J. y Kossmann, I.D. 2000. Edge effects on litterfall mass and nutrient concentrations in forest fragments in central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 16, 853-863.
- Song, S. J. y Hannon, S. J. 1999. Predation in heterogeneous forests: A comparison at natural and anthropogenic edges. *Ecoscience* 6: 521-530.
- Stevens, S. M. y Husband, T. P. 1998. The influence of edge on small mammals: evidence from Brazilian Atlantic forest fragments. *Biological Conservation* 85: 1-8.
- Wahungu, G. M., Catterall, C. P. y Olsen, M. F. 2002. Seedling predation and growth at a rainforest-pasture ecotone, and the value of shoots as seedling analogues. *Forest Ecology and Management* 162: 251-260.
- Weltzin, J. F. y McPherson, G. R. 1999. Facilitation of conspecific seedling recruitment and shifts in temperate savanna ecotones. *Ecological Monographs* 69: 513-534.
- Weathers, K. C., Cadenasso, M. L. y Pickett, S. T. A. 2001. Forest edges as nutrient and pollutant concentrators: potential synergisms between fragmentation, forest canopies, and the atmosphere. *Conservation Biology* 15: 1506-1514.
- Wiens, J. A. (1995) *Landscape Mosaics and Ecological Theory*. Chapman & Hall, London, UK.
- Wiens, J. A., Crawford, C. S. y Gosz, J. R. 1985. Boundary dynamics: a conceptual framework for studying landscape ecosystems. *Oikos* 45: 421-427.
- Williams-Linera, G. 1990a. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Ecology* 78: 356-373.
- Williams-Linera, G. 1990b. Origin and early development of forest edge vegetation in Panama. *Biotropica* 22: 235-241.
- Williams-Linera, G., Dominguez-Gastelu, V. y Garcia-Zurita, M. E. 1998. Microenvironment and floristics of different edges in a fragmented tropical rainforest. *Conservation Biology* 12: 1091-1102.
- Wolf, M. y Batzli, G. O. 2002. Effects of forest edge on populations of white-footed mice *Peromyscus leucopus*. *Ecography* 25: 193-199.