

Pertenece a UME
Unidad de Microscopía Electrónica
Universidad de Costa Rica

Vegetación de bordes de un bosque nublado en el Parque Ecológico Clavijero, Xalapa, Veracruz, México

Guadalupe Williams-Linera

Instituto de Ecología, Apartado Postal 63, Xalapa, Ver. 91000, México.

(Rec. 1-XII-1992. Acep. 22-VII-1993)

Abstract: Neotropical cloud forests are been reduced to fragments, increasing forest edges. This study estimates variations in the vegetation structure and floristic composition of forest edge in relation to management practices of adjacent land. In the "Parque Ecológico Clavijero", Xalapa, Veracruz, Mexico, vegetation structure was determined in plots located along three transects (east, west, south) from the border to 60 m into the forest. Species were classified into primary, secondary, and others (planted, introduced, unclassified). Data on species presence-absence and plots were subjected to correspondence analyses. Edges were distinct among themselves both in vegetation structure and floristic composition due to different history and adjacent field management. Edge effect was better reflected by woody vegetation < 5 cm dbh than by trees \geq 5 cm dbh. The eastern aspect had the highest density and basal area at the edge, and a distinct set of edge plants. On the western aspect, a remnant orange grove was contiguous to the forest. Thus, density and basal area were low at the edge; planted trees and two edge species were found at this edge. The southern aspect had two edges: the original edge was delimited by barbed wire 25 m into the forest from the new edge.

Key words: forest edges, cloud forest, edge plants, Veracruz, Mexico.

La fragmentación de la vegetación en regiones templadas y tropicales está incrementando la extensión de los bordes de bosque (Levenson 1981, Wilcove *et al.* 1986, Lovejoy *et al.* 1984). Recientemente se han llevado a cabo varios estudios que consideran a los bordes como parte integral del bosque. Estos estudios informan de cambios en la estructura de la vegetación y la composición florística y el microambiente de los bordes (Ranney *et al.* 1981, Wales 1982, Lovejoy *et al.* 1984, 1986, Kapos 1989, Palik y Murphy 1990, Williams-Linera 1990a), movimiento de propágulos a través de bordes (Willson y Crome 1989), el área núcleo que permanece dentro del fragmento de bosque (Levenson 1981, Laurance y Yensen 1991) y el papel de amortiguamiento que los bordes forestales puedan jugar para mantener las condiciones microambientales hacia el interior del bosque (Ranney *et al.* 1981, Lovejoy *et al.* 1986, Williams-Linera 1990a,b).

El bosque nublado neotropical es una de las comunidades forestales que está desapareciendo en forma rápida debido a presiones demográficas. Aunque se le considera como un ecosistema muy frágil que juega un papel hidrológico y ecológico muy importante, eventualmente podría desaparecer por estar sujeto a una fuerte perturbación (Ewel 1980, Stadtmuller 1987).

Actualmente, el bosque nublado ("lower montane forest" *sensu* Holdridge *et al.* (1971), bosque mesófilo de montaña *sensu* Rzedowski (1978), bosque caducifolio *sensu* Gómez-Pompa (1980)) en el centro de Veracruz está representado por remanentes aislados unos de otros por campos agrícolas, cafetales, potreros y asentamientos humanos. Debido a que en el área de estudio y en muchos otros sitios de México y Latinoamérica el bosque se encuentra representado por parches, el presente estudio se enfocó en estudiar los bordes del bosque remanente.

Los objetivos del presente estudio fueron: 1) determinar variaciones en la estructura y composición florística de la vegetación de borde en relación a las prácticas de manejo en terrenos adyacentes y a la orientación y, 2) estimar la distancia dentro del bosque a la cual el efecto de borde se refleja en la vegetación.

MATERIAL Y METODOS

Sitio de estudio: Este estudio se llevó a cabo en el Parque Ecológico Clavijero. El parque es una área protegida de 55 ha a unos 2.5 km al sur de Xalapa, Veracruz (19° 30'N, 96° 57' W); los remanentes de bosque nublado abarcan aproximadamente una tercera parte. La topografía es muy irregular con pendientes hasta de 40%. La altitud es 1225 m, la precipitación anual 1514 mm, y la temperatura media anual 17.9 °C (Ortega 1981). Este es el único bosque nublado protegido en la región (una reserva ecológica rodea a la ciudad de Xalapa pero se ha puesto en práctica muy poca protección para el bosque primario). Las especies arbóreas más importantes son *Carpinus caroliniana*, *Liquidambar macrophylla*, *Quercus germana*, *Turpinia insignis*, *Clethra mexicana*, *Quercus xalapensis*, *Ocotea* sp., *Cinnamomum effusum*, *Eugenia xalapensis*, *Lonchocarpus* sp., *Meliosma alba*, *Ilex tolucana* y *Oreopanax xalapensis*, y la altura promedio del dosel es 24.6 m (d.e. = 1.1) (Williams-Linera, no publicado).

El bosque remanente estudiado (2 ha) nunca fue deforestado ya que sirvió de cortina rompevientos; tiene forma de media luna formando un semicírculo en la falda del cerro. Cuatro bordes fisonómicamente diferentes se pueden distinguir en diferentes orientaciones. El borde noroeste no está bien definido porque el bosque se estrecha y es cruzado por un camino empedrado. Después de este camino el bosque continúa como un bosque perturbado que termina en la carretera. Ese borde no se consideró para este estudio.

El borde noreste (de aquí en adelante llamado "este") se encuentra abajo de la loma. Fisonómicamente es el que se distingue más fácilmente. Adyacente al bosque hay unos 30 m de claro en el que la vegetación es cortada pe-

riódicamente para que permanezca abierto. Cruzando el claro se encuentra un bosque secundario de unos 40 años que se derivó de un naranjal abandonado.

El borde suroeste (en adelante "oeste") es un remanente de naranjal abandonado que se localiza en la parte superior de la loma y que está contiguo al bosque.

El borde sureste (en adelante "sur") tiene en realidad dos bordes paralelos: el borde original está delimitado por alambre de púas y se localiza a unos 25 m bosque adentro del nuevo borde. El borde nuevo ha estado en este lugar por al menos quince años (observación personal) y está adyacente a un pastizal inundable.

Métodos: La estructura de la vegetación se determinó a lo largo de tres transectos para cada uno de los bordes (este, oeste y sur) seleccionados al azar que iban del borde a 60 m en el interior del bosque. El dap (diámetro a la altura del pecho, 1.3 m) y las especies de todos los árboles ≥ 5 cm dap se registraron en seis lotes de 10 x 10 m localizados a lo largo de los tres transectos de cada borde. La vegetación leñosa de < 5 cm dap pero > 2 m de altura se registró de una manera similar en doce lotes de 5 x 5 m a lo largo de los mismos transectos. Las especies se clasificaron en primarias y secundarias *sensu* Gómez Pompa (1980), y en "otras" (plantadas, no nativas o sin clasificar). Los especímenes testigo se depositaron en el Herbario XAL del Instituto de Ecología.

La ordenación de los datos de presencia-ausencia de especies y de lotes correspondientes a las diferentes distancias del borde a 60 m dentro del bosque se llevó a cabo mediante análisis de correspondencia (Pielou 1984, Montaña y Greig-Smith 1990). Para cada borde, las matrices de especies de árboles ≥ 5 cm dap en seis lotes y las matrices de plantas leñosas < 5 cm dap en doce lotes, con tres repeticiones por lote, se sometieron a un análisis de correspondencia utilizando el programa Orden (Ezcurra 1991). Las columnas representaron lotes a diferentes distancias dentro del bosque y los renglones representaron las especies.

RESULTADOS

Se registraron 66 especies de plantas leñosas en los tres bordes estudiados (Apéndice).

Estructura de la vegetación

Árboles > 5 cm dap: En los tres bordes, la densidad (individuos/100 m²) y el área basal (m²/100 m²) no mostraron una tendencia coherente con la distancia del borde hacia el interior del bosque (Fig. 1). En la orientación este, la densidad y área basal más altas se registraron entre 10 y 20 m dentro del bosque pero la proporción de especies secundarias fue baja (Fig. 1a). En el oeste, los valores más bajos se encontraron entre 0 y 10 m debido a la presencia

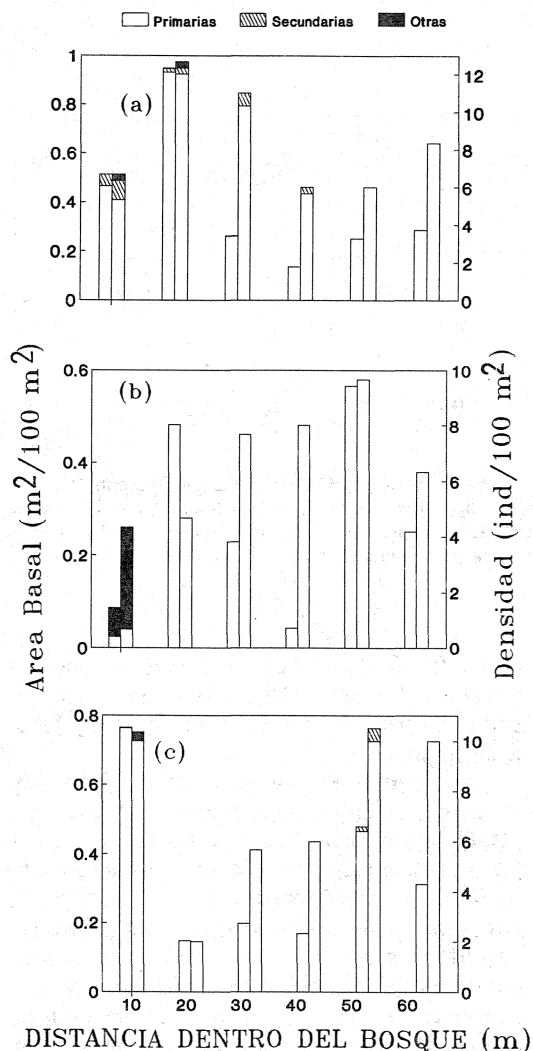


Fig. 1. Area basal (barra izquierda) y densidad (barra derecha) de árboles ≥ 5 cm dap en función de la distancia del borde al interior del bosque. (a) Orientación este, (b) orientación oeste y (c) orientación sur de un remanente de bosque nublado en el Parque Ecológico Clavijero, Xalapa, Veracruz, México.

del remanente de naranjal en el borde del bosque (Fig. 1b). El sur tuvo la densidad y el área basal altas en el borde nuevo (0 a 10 m); sin embargo, la densidad y el área basal fueron bajas entre el borde original y el nuevo (10 a 20 m). En este sitio se registró un sólo individuo de especie secundaria, entre 40 y 50 m dentro del bosque (Fig. 1c).

Plantas leñosas < 5 cm dap: En el este, los valores de densidad y área basal decrecieron con la distancia dentro del bosque, igual

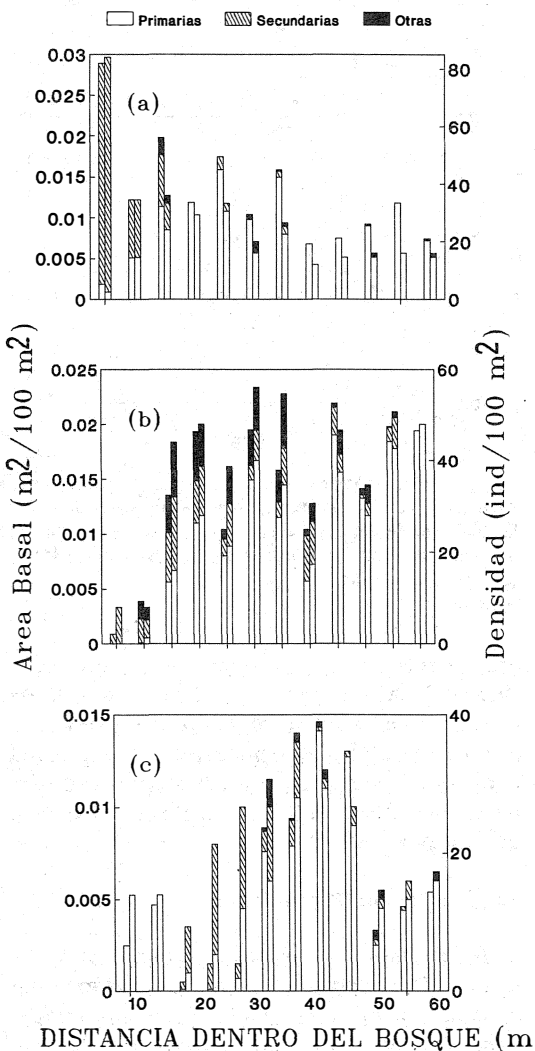


Fig. 2. Area basal (barra izquierda) y densidad (barra derecha) de plantas leñosas < 5 cm dap en función de la distancia del borde al interior del bosque. (a) Orientación este, (b) orientación oeste y (c) orientación sur de un remanente de bosque nublado en el Parque Ecológico Clavijero, Xalapa, Veracruz, México.

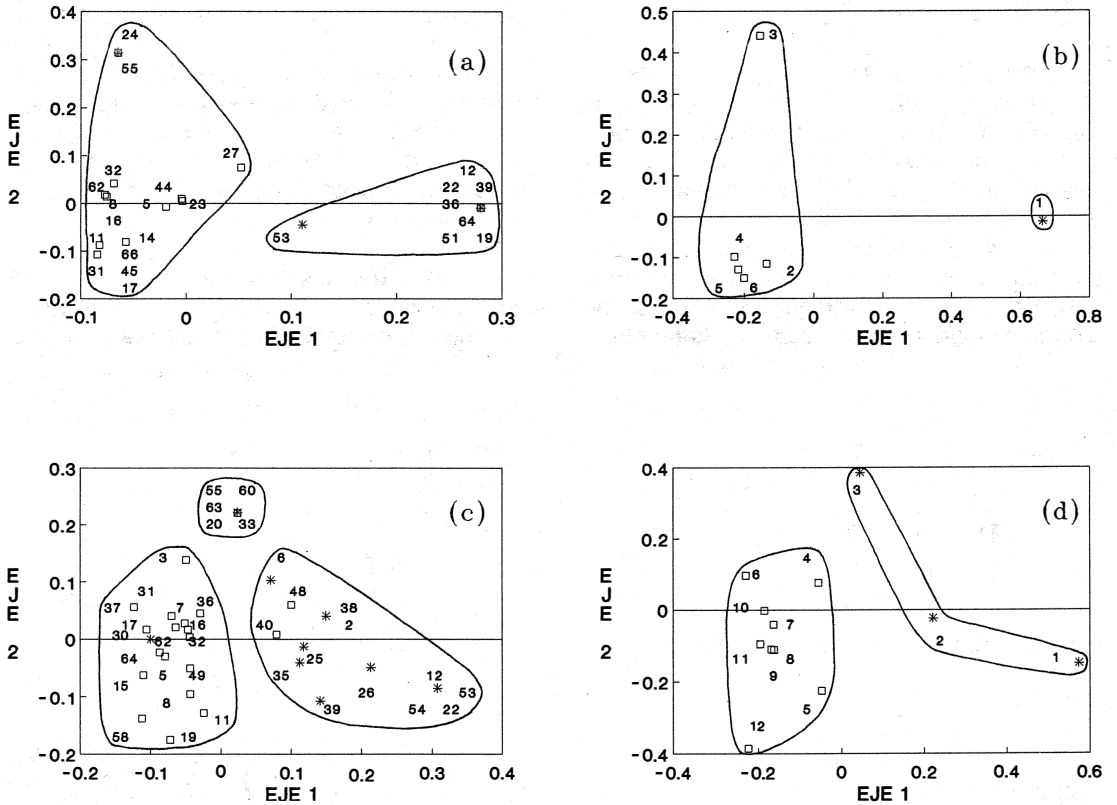


Fig. 3. Orientación este de un remanente de bosque nublado en el Parque Ecológico Clavijero, Xalapa, Veracruz, México. Análisis de correspondencia de matrices de ausencia-presencia de especies y lotes del borde a 60 m en el interior del bosque. (a) Especies de árboles ≥ 5 cm dap y (b) seis lotes a intervalos de 10 m. (c) Especies leñosas < 5 cm dap y (d) doce lotes a intervalos de 5 m. Las especies que corresponden a los números en 3a y 3c se encuentran en el Apéndice. El * representa especies secundarias.

que la proporción de especies secundarias (Fig. 2a). Al contrario, en el oeste y sur, los valores más bajos se registraron en el borde del bosque. La proporción de especies secundarias e introducidas (plantadas e invasoras) disminuyó con la distancia dentro del bosque (Fig. 2b, 2c).

Análisis de correspondencia

Borde este: Las especies secundarias de árboles > 5 cm dap se ubicaron hacia el extremo derecho del eje 1 en la Fig. 3a (*Cnidoscopus aconitifolius*¹², *Piper* aff. *hispidum*³⁹, *Lippia myrioccephala*²², y *Senecio grandifolius*²³). Sin embargo, en esta posición hay también especies de interior de bosque como *Ilex toluicana*¹⁹, *Rhamnus* sp.⁵¹, *Perrottetia ovata*³⁶ y una Lauraceae⁶⁴. Estas especies se registraron en el

lote 1 (0-10 m), el cual se separó al extremo derecho del eje 1 (Fig. 3b). La varianza explicada para los ejes 1 y 2 fue de 47% y 19%, respectivamente.

Las especies de plantas leñosas < 5 cm dap se dividieron en tres grupos distintos (Fig. 3c): plantas secundarias hacia la derecha del eje 1 (ej. *Bambusa vulgaris*², *Malvaviscus arboreus*²⁶, *Palicourea padifolia*³⁵, *Piper auritum*³⁸, *Solanum aphyodendron*³⁴); plantas primarias abundantes en el interior del bosque a la izquierda del eje 1 (ej. *Eugenia xalapensis*¹⁶, *Carpinus caroliniana*⁷), y una combinación de plantas del interior y del borde de bosque en la parte superior del eje 2 (ej. *Trichilia havanensis*⁶⁰, *Solanum* sp.⁵⁵). Estos tres grupos se registraron en los lotes 1, 2 y 3 (1-15 m), respectivamente, los cuales se separaron de los otros lotes (Fig. 3d). Los lotes que representaron el inte-

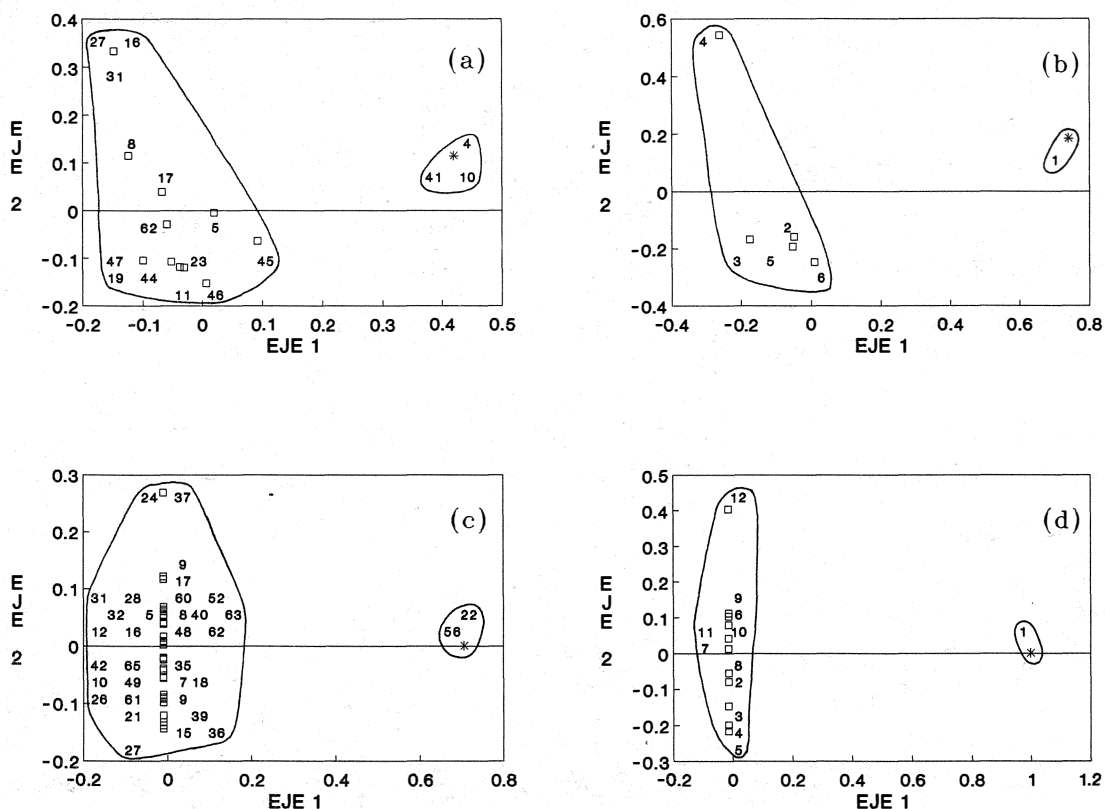


Fig. 4. Orientación oeste de un remanente de bosque nublado en el Parque Ecológico Clavijero, Xalapa, Veracruz, México. Análisis de correspondencia de matrices de ausencia-presencia de especies y lotes del borde a 60 m en el interior del bosque. (a) Especies de árboles > 5 cm dap y (b) seis lotes a intervalos de 10 m. (c) Especies leñosas < 5 cm dap y (d) doce lotes a intervalos de 5 m. Las especies que corresponden a los números en 4a y 4c se encuentran en el Apéndice. El * representa especies secundarias.

rior del bosque (4 a 12) se ubicaron en la esquina inferior izquierda de la Fig. 3d. La varianza explicada para los ejes 1 y 2 fue 22% y 15%, respectivamente.

Borde oeste: El análisis de correspondencia para los árboles ≥ 5 cm dap separó las especies plantadas, *Citrus* spp.¹⁰, *Casuarina cunninghamiana*⁴ y *Platanus mexicana*⁴¹, en el extremo derecho del eje 1 (Fig. 4a). Estas especies se registraron exclusivamente en el lote 1, el cual se separó en la Fig. 4b. El eje 2 separó, en el extremo superior izquierdo (Fig. 4a, 4b) a especies primarias presentes únicamente en el lote 4. La varianza explicada para los ejes 1 y 2 fue 37% y 27%, respectivamente.

Especies de plantas leñosas < 5 cm dap y los lotes se alinearon perpendicularmente al eje 1 (Fig. 4c, 4d). Las únicas especies que se sepa-

raron fueron las secundarias, *Solanum* sp.⁵⁶ y *Lippia myriocephala*²² (Fig. 4c), que se registraron en el lote 1 (0 a 5 m; Fig. 4d). La varianza explicada para los ejes 1 y 2 fue de 37% y 27%, respectivamente. La ordenación se repitió excluyendo el lote 1 pero no se detectó una mejor separación de especies y/o lotes.

Borde sur: La ordenación de árboles ≥ 5 cm dap no separó especies secundarias de primarias. En el extremo inferior izquierdo se separaron *Trema micrantha*⁵⁹ y *Quercus* sp.⁴⁷ registrados en el lote 5 (40 a 50 m) y en el extremo inferior derecho se separaron *Eryobotrya japonica*¹⁵, *Cinnamomum effusum*⁸ y *Q. acutifolia*⁴³ registradas en el lote 1 (0 a 10 m)(Fig. 5a, 5b). La varianza explicada para los ejes 1 y 2 fue de 39% y 33%, respectivamente.

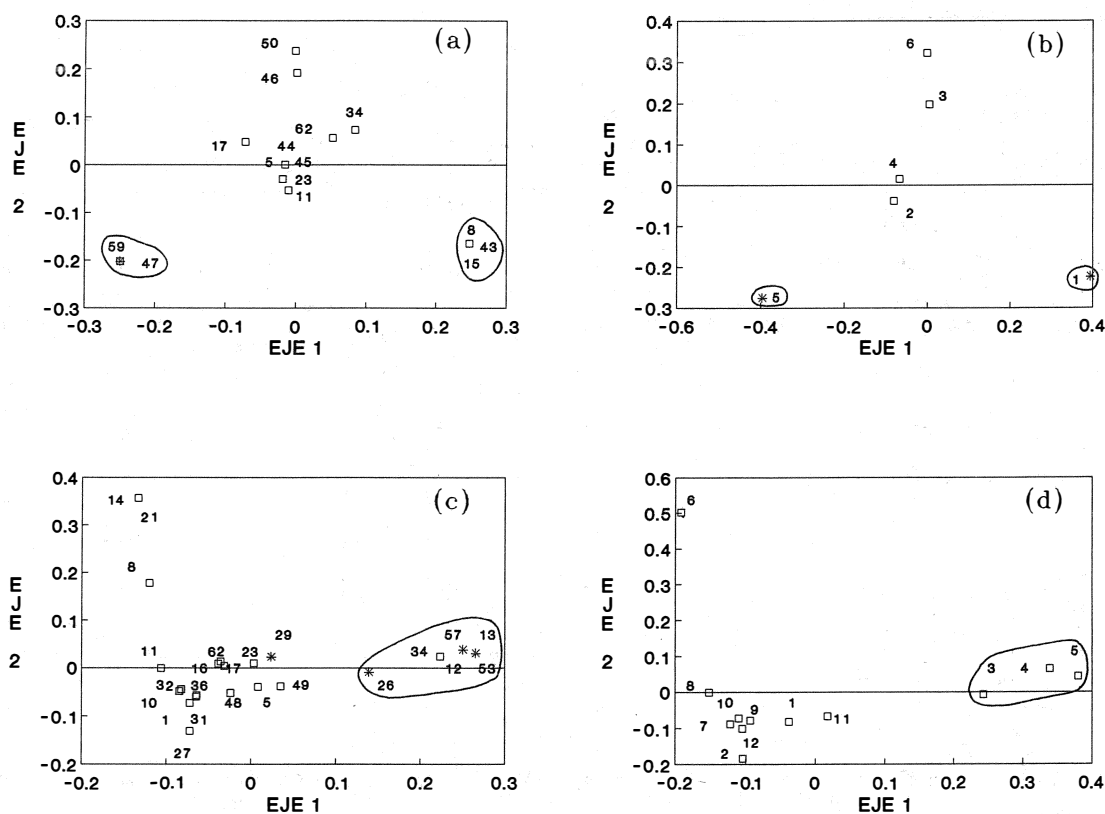


Fig. 5. Orientación sur de un remanente de bosque nublado en el Parque Ecológico Clavijero, Xalapa, Veracruz, México. Análisis de correspondencia de matrices de ausencia-presencia de especies y lotes del borde a 60 m en el interior del bosque. (a) Especies de árboles > 5 cm dap y (b) seis lotes a intervalos de 10 m. (c) Especies leñosas < 5 cm dap y (d) doce lotes a intervalos de 5 m. Las especies que corresponden a los números en 5a y 5c se encuentran en el Apéndice. El * representa especies secundarias.

El análisis de correspondencia para plantas leñosas < 5 cm dap diferenció especies secundarias como *Solanum* sp.⁵⁷, *Cnidoculus aconitifolius*¹², *Cordia spinescens*¹³, *Senecio grandifolius*⁵³ y *Malvaviscus arboreus*²⁶, y una especie de interior de bosque *Ostrya virginiana*²⁴, en el extremo derecho del eje 1. Estas especies se registraron en los lotes 3, 4, y 5 (10 a 25 m, frente al alambre de púas del borde original) (Fig. 5c, 5d). La varianza explicada para los ejes 1 y 2 fue de 23% y 18%, respectivamente.

Los análisis de correspondencia mostraron que, al menos en dos orientaciones (este y oeste), la distribución de las especies secundarias está influenciada por la distancia desde el borde hacia el interior del bosque. Esta variabilidad en la composición florística fue mejor expresada por el eje 1.

DISCUSION

Los bordes estudiados son diferentes tanto en estructura como en composición florística. La densidad y el área basal de los árboles ≥ 5 cm dap fueron diferentes pero no de manera coherente entre el borde y el interior del bosque. El lado este representa un borde estabilizado en una posición debido a prácticas de mantenimiento de un claro contiguo por el cual pasa una brecha. En contraste, los bordes originales del bosque en el oeste y el sur se encontraron varios metros hacia el interior del fragmento de bosque a partir del borde nuevo, aunque por diferentes razones. El borde oeste se mantuvo en su posición original debido a que el terreno adyacente se utilizó como naranjal y posteriormente se abandonó. En el borde sur, el abando-

no condujo a la regeneración natural mas allá del borde ya establecido y a la formación de un borde nuevo que llegó hasta el pie de la loma, contiguo al pastizal inundable. En ambos casos, el borde viejo se puede distinguir aunque la posición del borde físico del bosque cambió de lugar. El avance gradual de bordes ha sido observado en bosques templados (Wales 1972, Ranney *et al.* 1981).

La vegetación formada por plantas leñosas < 5 cm dap mostró, en la orientación este, la más alta densidad y área basal en el borde del bosque. Densidades y áreas basales altas en bordes forestales han sido mencionadas en varios estudios llevados a cabo en bosques caducifolios templados (Ranney *et al.* 1981, Palik y Murphy 1990), y en bosques tropicales húmedos (Williams-Linera 1990a). En el oeste, debido a la presencia del naranjal abandonado, el borde mostró valores de densidad y área basal bajos. Aunque la presencia de lianas y bejucos fue una característica distintiva en esta orientación, no se registraron lianas en el naranjal (0 a 10 m) que actualmente representa el borde del bosque. Este naranjal debió preservar las condiciones microambientales de interior de bosque, aunque la proliferación de lianas puede indicar que cuando el naranjal estaba recientemente plantado, las condiciones ambientales de borde facilitaron su establecimiento (Putz 1984). En el sur, las plantas < 5 cm dap no presentaron la estructura de la vegetación de bordes de bosque mencionada arriba.

Especies de plantas secundarias > 5 cm dap se registraron en el borde este pero no en los bordes oeste y sur. En el borde oeste, las plantas de borde fueron árboles plantados. En el borde sur, todos los árboles registrados fueron especies de bosque (*Eryobotrya japonica* es una exótica naturalizada en este bosque, y *Trema micrantha* indica la presencia en el pasado de una abertura en el dosel ya que esta especie no se establece bajo un dosel forestal (Brokaw 1987)), por lo tanto la ordenación no indicó el efecto de borde sobre la composición florística.

Un conjunto distintivo de especies secundarias en el borde se observó para plantas leñosas < 5 cm dap. En el borde este, estas plantas fueron más abundantes y se separaron más claramente que en los otros bordes. En el borde oeste, sólo dos especies se registraron y éstas no fueron abundantes. El borde sur, por otra parte, no presentó ninguna planta secundaria en el

borde del bosque pero algunas especies se registraron entre 10 y 25 m dentro del bosque. En un bosque tropical premontano, las plantas de borde no fueron abundantes en los bordes del bosque (Williams-Linera 1990a); sin embargo, en bosque tropical (Lovejoy *et al.* 1984) y en bosques templados caducifolios, plantas intolerantes a la sombra prevalecieron en los bordes del rodal (Wales 1972). En el borde sur de un bosque de *Acer-Fagus* se registró un gradiente de importancia creciente de especies tolerantes a la sombra con el concomitante decremento de especies intolerantes a la sombra (Palik y Murphy 1990).

La penetración del efecto de borde dentro del bosque fue de 10 a 15 m para el borde este, 5 a 10 m para el borde oeste y no determinada para el borde sur, según la separación de los lotes en el análisis de correspondencia. Estas distancias son intermedias respecto a las informadas para bordes de bosque tanto templados como tropicales (Ranney *et al.* 1981, Willson y Crome 1989, Palik y Murphy 1990, Williams-Linera 1990a). La penetración del efecto de borde depende de varios factores como son el tipo de vegetación, la edad, la historia de perturbación o el tipo de organismo estudiado. En relación a las plantas, los ámbitos varían de 0 a 100 m dentro del bosque. Respecto a semillas de plantas de claros, éstas llegan a dispersarse hasta 80 m dentro de un bosque tropical lluvioso (Willson y Crome 1989) y la densidad, el área basal y la mortalidad de árboles son altos hasta 15-25 m dentro de un bosque premontano húmedo (Williams-Linera 1990a). En bosques templados caducifolios, el efecto de borde sobre el área basal y la densidad de troncos se extiende 10-15 m desde el borde (Ranney *et al.* 1981, Palik y Murphy 1990).

En latitudes templadas del norte, una pendiente que enfrenta el sur, siempre tendrá una insolación total mayor que una pendiente con orientación norte en la misma región. Varios autores han informado que en bosques caducifolios del norte, o el borde norte no presenta un gradiente vegetacional o es más estrecho y menos complejo que el borde sur (Wales 1972, Ranney *et al.* 1981, Palik y Murphy 1990). En este estudio, sin embargo, el efecto de penetración de borde parece estar más fuertemente relacionado con otros factores como el tipo de vegetación adyacente y las prácticas de mantenimiento del borde.

En general, el efecto de borde se refleja más claramente en la estructura de la vegetación y la composición florística de las plantas leñosas de < 5 cm dap que en los árboles \geq 5 cm dap. El efecto de borde puede estimarse combinando datos estructurales y análisis de ordenación de especies y lotes muestreados.

Los tres bordes de bosque incluidos en el presente estudio difieren en orientación, historia de perturbación y prácticas de manejo de la vegetación adyacente. Los resultados demuestran que los bordes, aún en parches de tamaño pequeño pueden ser diferentes tanto en composición específica como en estructura de la vegetación. Este estudio apoya la cantidad creciente de investigación sobre el efecto de la fragmentación y la destrucción del hábitat en relación a la presencia de un grupo definido de especies vegetales y una estructura de la vegetación en los bordes de bosques remanentes.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada por CONACyT (REF:0063-N9106). Agradezco a Jorge Meave sus comentarios al manuscrito y a Javier Tolome, Irene Pérez, Olga Vázquez y Genoveva Cadena su ayuda con el trabajo de campo.

RESUMEN

El bosque nublado en muchos sitios de Latinoamérica está siendo reducido a fragmentos que están incrementando la extensión de los bordes del bosque. El presente estudio se llevó a cabo para estimar variaciones en la estructura y la composición florística de la vegetación de los bordes del bosque en relación con las prácticas de manejo en terrenos adyacentes y la orientación. En el Parque Ecológico Clavijero, Xalapa, Veracruz, México, la estructura de la vegetación se determinó en lotes situados a lo largo de tres transectos para cada uno de los bordes estudiados (este, oeste y sur). Las especies se clasificaron en primarias, secundarias y en "otras" (plantadas, no nativas o sin clasificar). Los datos de ausencia-presencia de especies en lotes correspondientes a diferentes distancias del borde a 60 m dentro del bosque se ordenaron mediante análisis de corresponden-

cia. El efecto de borde se reflejó más claramente tanto en estructura como en composición florística de la vegetación leñosa < 5 cm dap, que en los árboles \geq 5 cm dap. Los resultados indicaron que los bordes fueron diferentes en composición florística y en estructura de la vegetación debido a distintas historias y prácticas de manejo de los campos adyacentes.

REFERENCIAS

- Brokaw, N. V. L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *J. Ecol.* 75:9-19.
- Ewel, J. J. 1980. Tropical succession: Manifold routes to maturity. *Biotropica* 12(Suppl.):2-7.
- Ezcurra, E. 1991. Programa Orden (Versión 1.4; Julio 1991). Centro de Ecología. UNAM. México, D. F.
- Gómez-Pompa, A. 1980. Ecología de la Vegetación del Estado de Veracruz. INIREB. Continental, México, D. F. 91 p.
- Holdridge, L. R., W. C. Grenke, W. H. Hatheway, T. Liang & J. A. Tosi. 1971. *Forest Environments in Tropical Life Zones: A Pilot Study*. Pergamon, Oxford. 747 p.
- Kapos, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *J. Trop. Ecol.* 5:173-185.
- Laurance, W. F. & E. Yensen. 1991. Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biol. Conserv.* 55:77-92.
- Levenson, J. B. 1981. Woodlots as biogeographic islands in southeastern Wisconsin. p. 13-39 *In* R. L. Burgess, R. L. & D. M. Sharpe (eds.). *Forest Island Dynamics in Man-Dominated Landscapes*. Springer-Verlag, Nueva York.
- Lovejoy, T. E., J. M. Rankin, R. O. Bierregaard, K. S. Brown, L. H. Emmons & M. E. van der Voort. 1984. Ecosystem decay of Amazon forest remnants. p. 295-325. *In*: M. H. Nitecki (ed.). *Extinctions*. University of Chicago, Chicago.
- Lovejoy, T. E., R. O. Bierregaard, A. B. Rylands, J. R. Malcolm, C. E. Quintela, L. H. Harper, K. S. Brown, A. H. Powell, G. V. N. Powell, H. O. R. Schubart & M. B. Hays. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments, p. 257-285. *In* M. E. Soulé (ed.). *Conservation Biology: Science of Diversity*, Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Montaña, C. & P. Greig-Smith. 1990. Correspondence analysis of species by environmental variable matrices. *J. Veg. Sci.* 1:453-460.

- Ortega, O. R. V. 1981. Proyecto Parque Ecológico Francisco Javier Clavijero. Informe INIREB-8130034. Xalapa, Veracruz, México.
- Palik, B. J. & P. G. Murphy. 1990. Disturbance versus edge effects in sugar-maple/beech forest fragments. *For. Ecol. & Manag.* 32:187-202.
- Pielou, E. C. 1984. *The Interpretation of Ecological Data. A Primer on Classification and Ordination.* Wiley, Nueva York.
- Putz, F. E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 65:1713-1724.
- Ranney, J. W., M. C. Bruner & J. B. Levenson. 1981. The importance of edge in the structure and dynamics of forest islands, p. 67-95. *In* R. L. Burgess & D. M. Sharpe (eds.). *Forest Island Dynamics in Man-Dominated Landscapes.* Springer-Verlag, Nueva York.
- Rzedowski, J. 1978. *La Vegetación de México.* Editorial Limusa, México, D. F. 432 p.
- Stadtmüller, T. 1987. *Los Bosques Nublados en el Trópico Húmedo.* UNU, CATIE. Turrialba, Costa Rica. 85 p.
- Wales, B. A. 1972. Vegetation analysis of northern and southern edges in a mature oak-hickory forest. *Ecol. Monog.* 42:451-471.
- Wilcove, D. S., C. H. McLellan & A. P. Dobson. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone, 237-256. *In* M. E. Soulé (ed.). *Conservation Biology: Science of Diversity.* Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Williams-Linera, G. 1990a. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *J. Ecol.* 78:356-373.
- Williams-Linera, G. 1990b. Origin and early development of forest edge vegetation in Panama. *Biotropica* 22:235-241.
- Willson, M. F. & F. H. J. Crome. 1989. Patterns of seed rain at the edge of a tropical Queensland rain forest. *J. Trop. Ecol.* 5:301-308.

APÉNDICE

Especies y familias de plantas ≥ 2 m de altura registradas en las tres orientaciones estudiadas de un remanente de bosque nublado en el Parque Ecológico Clavijero, Xalapa, Veracruz, México. Las especies se clasificaron en p = primarias, s = secundarias y o = otras. Los números indican el lote en el cual se registró la especie¹.

ESPECIE	FAM	ESTE	OESTE	SUR
1. <i>Annona cherimola</i> Miller	ANNON p			6
2. <i>Bambusa vulgaris</i> Schrader ex Wendl.	GRAMI s	1-2		
3. <i>Bunchosia</i> sp.	MALPI o	2-3		
4. <i>Casuarina cunninghamiana</i> Miq.	CASUA o		1	
5. <i>Carpinus caroliniana</i> Walter	BETUL p	1-6	1-6	1-6
6. <i>Cestrum miradoreense</i> Francey	SOLAN s	1-2		
7. <i>Chamaedorea tepejilote</i> Liebm.	PALMA p	2-3, 5-6	2-3, 6	
8. <i>Cinnamomum effusum</i> (Meissner) Kosterm.	LAURA p	1-6	3-6	3-4
9. <i>Citiharexylum caudatum</i> L.	VERBE o		2-4	1
10. <i>Citrus</i> spp.	RUTAC o		1-2, 4-5	4-6
11. <i>Clethra mexicana</i> DC.	CLETH p	2-6	5	1, 3-5
12. <i>Cnidioscolus aconitifolius</i> I.M. Johnston	EUPHO s	1	4	2-3
13. <i>Cordia spinescens</i> L.	BORAG s			3
14. <i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Pl.	ARALI p	2		3
15. <i>Eryobotrya japonica</i> Lindl.	ROSAC o	3-4, 6	3	1
16. <i>Eugenia xalapensis</i> (HB & K) DC.	MYRTA p	1-5	5	1, 3-6
17. <i>Eugenia</i> sp.	MYRTA p	2-4	2-6	1, 3-6
18. <i>Hoffmania excelsa</i> (HB & K) Schumann	RUBIA p		3-4	
19. <i>Ilex tolucana</i> Hemsley	AQUIF p	1, 3, 6	3, 6	
20. <i>Kohleria deppeana</i> (Cham. & Schl.) Fr.	GESNE p	2		
21. <i>Ligustrum</i> sp.	OLEAC o		2	3
22. <i>Lippia myriocephala</i> Schlech. & Cham.	VERBE s	1	1	
23. <i>Liquidambar macrophylla</i> Oersted	HAMM p	1-4, 6	2-3, 5	1-6
24. <i>Lonchocarpus</i> aff. <i>purpureus</i> Pittier	LEGUM p	3	6	
25. <i>Lycianthes geminiflorum</i> Bitter	SOLAN s	1		
26. <i>Malvaviscus arboreus</i> Cav.	MALVA s	1	2-4	3, 6
27. <i>Meliosma alba</i> (Schlech.) Walp.	SABIA p	1-3	2, 4	1
28. <i>Miconia hyperprasina</i> Naudin	MELAS o		5	
29. <i>Miconia glaberrima</i> (Schlech.) Naudin	MELAS s			2-6
30. <i>Miconia</i> sp.	MELAS s	5		
31. <i>Ocotea</i> sp.	LAURA p	2, 4-6	1-6	1, 4-6
32. <i>Oreopanax xalapensis</i> (HB & K) Dec. & Pl.	ARALI p	2-3, 6		4-5
33. <i>Orthion</i> sp.	VIOLA o	2		
34. <i>Ostrya virginiana</i> (Miller) K. Koch	BETUL p			1-3, 6
35. <i>Palicourea padifolia</i> Taylor & Lorence	RUBIA s	1, 4	1-6	
36. <i>Perrottetia ovata</i> Hemsley	CELES p	1-2	2-3	5
37. <i>Picramnia antidesma</i> Swartz	SIMAR p	3	6	
38. <i>Piper auritum</i> HB & K	PIPER s	1-2		
39. <i>Piper</i> aff. <i>hispidum</i> Swartz	PIPER s	1, 3	2	
40. <i>Piper nudum</i> C. DC.	PIPER p	1-3	2, 4-6	
41. <i>Platanus mexicana</i> Moric.	PLATA o		1	
42. <i>Psychotria</i> sp.	RUBIA p		2-4	
43. <i>Quercus acutifolia</i> Nee	FAGAC p			1
44. <i>Quercus germana</i> Cham. & Schlech.	FAGAC p	1-3, 5-6	2-3, 4-5	1-6

45. <i>Quercus xalapensis</i> Humb. & Bonpl.	FAGAC	p	2, 4-6	1-2, 5-6	1-6
46. <i>Quercus</i> sp.	FAGAC	p		6	3, 6
47. <i>Quercus</i> sp.	FAGAC	p		3	5
48. <i>Quercus</i> spp. (juveniles)	FAGAC	p	1-2	2-6	1-2, 4-6
49. <i>Randia aculeata</i> L.	RUBIA	p	1-2, 5-6	2, 4-6	3, 5-6
50. <i>Rapanea</i> sp.	MYRSI	p			6
51. <i>Rhamnus</i> sp.	RHAMN	p	1		
52. <i>Saurauia leucocarpa</i> Schlech.	ACTIN	p		3, 5	
53. <i>Senecio grandifolius</i> Less.	COMPO	s	1-2		
54. <i>Solanum aphyodendron</i> S. Knapp	SOLAN	s	1		
55. <i>Solanum</i> sp.	SOLAN	s	2-3		
56. <i>Solanum</i> sp.	SOLAN	s		1	
57. <i>Solanum</i> sp.	SOLAN	s			2-3
58. <i>Symplocos</i> sp.	SYMPL	p	6		
59. <i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	ULMAC	s			5
60. <i>Trichilia havanensis</i> Jacq.	MELIA	p	2	3	
61. <i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bur.	MORAC	p		3-4	
62. <i>Turpinia insignis</i> (HB & K) Tul.	STAPH	p	2-6	2-6	1-6
63. <i>Xilosma flexuosum</i> (HB & K) Hemsley	FLACO	p	2	3-4	
64. Sin identificar	LAURA	p	1, 4		
65. Bejucos		o		2-6	
66. Sin identificar		o	2		

¹Distancias dentro del bosque:

- 1 0-10 m
- 2 10-20 m
- 3 20-30 m
- 4 30-40 m
- 5 40-50 m
- 6 50-60 m

Pertenece a UME
 Unidad de Microscopía Electrónica
 Universidad de Costa Rica