

# Efectos de borde en la vegetación de remanentes de bosque muy húmedo tropical en el norte de Costa Rica, y sus implicaciones para el manejo y la conservación

*Siempre se ha cuestionado la sostenibilidad de las características originales de la vegetación en bosques fragmentados, debido a la pérdida de área de hábitat y a los efectos de borde. Sin embargo, fragmentos en matriz de potreros con bordes de 20 años de formación revelan un proceso efectivo de recuperación del bosque mediado por la regeneración de especies heliófitas durables y el mantenimiento de la composición y diversidad del bosque original.*

Angela Forero Molina  
Bryan Finegan

## RESUMEN

Este estudio pretendió detectar efectos de borde en la composición, estructura, y diversidad de cinco remanentes de bosque muy húmedo tropical con y sin perturbación por aprovechamiento de madera, con bordes formados hace más de 20 años y una matriz de pasturas. Se trabajó en el cantón de Sarapiquí, provincia de Heredia, Costa Rica, con suelos de fertilidad moderada o baja. Se establecieron 36 parcelas permanentes de muestreo (PPM) de 0,2 ha y se procuró el establecimiento de 9 PPM por fragmento, distribuidas en transectos de tres parcelas ubicadas en el borde, a 150 m del borde y a 300 m o más del borde. Las mediciones fueron del rodal > 10 cm dap, incluyendo lianas.

El análisis estadístico reveló mayores abundancias de especies heliófitas, individualmente y como gremio, en los bordes, en categorías diamétricas indicando su regeneración después de la formación de los bordes. Patrones de riqueza, diversidad y variables indicadoras de perturbación (árboles muertos, ocupación de copa por lianas y forma de la copa) no existieron con respecto a la distancia al borde, salvo el caso de árboles cortados clandestinamente, que fueron significativamente más abundantes en los bordes. Los resultados indican que estos remanentes de bosque conservan la mayoría de sus características de composición y diversidad de árboles y lianas durante las primeras tres décadas después de la formación de bordes con potreros, y que hay una recuperación efectiva del bosque en los hábitats de borde después de su formación. Sin embargo, se debe contemplar estrategias silviculturales en los bordes, para poder controlar las perturbaciones naturales sucesivas por la muerte de aquellas especies heliófitas durables que han concluido su ciclo de vida; y evitar que estas vayan en detrimento del fragmento y hagan expansivas las condiciones de borde.

**Palabras clave:** Fragmentación, efecto de borde, composición florística, riqueza florística, diversidad florística, estructura horizontal, región Huetaar Norte, bosque muy húmedo tropical, tipos de bosque, bosque terraza aluvial, bosque de topografía ondulada.

## SUMMARY

**Edge Effects on Remnant Vegetation of Very Humid Tropical Forest in Northern Costa Rica, and their Implications for Conservation and Management.** The present study aimed at detecting edge effects on the composition, structure and diversity of five very humid tropical forest remnants with and without disturbance due to timber harvesting, located in a pastureland matrix. Edges were formed more than 20 years ago. The work was carried out in the canton of Sarapiquí, Heredia Province, Costa Rica, in a zone of low to moderate fertility soils. Thirty-six permanent samples plots (PSPs) of 0.2ha were established, with 9 PSPs per fragment, distributed in transects of three plots, located in the forest edge, at 150m from the edge, and at  $\geq 300$ m from the edge. All stems > 10cm were measured, including lianas. Statistical analysis revealed higher abundance of heliophytic species in the edge plots, both individually and as a guild, in diameter classes indicating their origin after edge formation. There were no trends in richness, diversity and disturbance indicators (dead trees, crown occupation by lianas, crown form) with respect to distance from the edge, except for clandestinely logged trees, which were significantly more common in the edge plots. The results indicate that these forest remnants retain most of the compositional and diversity characteristics during the first three decades after formation of the forest-pastureland edges, and that there is an effective recuperation of forest in edge habitats after their formation. However, silvicultural strategies suitable for forest edges should be considered, in order to control natural disturbance resulting from mortality of long-lived heliophytes, which otherwise may lead to deterioration of fragments through expansion of edge conditions.

**Key words:** Fragmentation, edge effect, floristic composition, floristic richness, floristic diversity, horizontal structure, Huetaar Norte region, very humid tropical forest, forest types, alluvial gallery forest, undulating topography forest types.

La fragmentación es el aislamiento de parches de hábitat dentro de una matriz de usos de tierra disímiles. Aunque la fragmentación es una categoría de impacto humano negativo en las comunidades naturales, se conoce poco sobre sus consecuencias para el bosque húmedo tropical en aspectos como la distribución de especies vegetales dentro y entre fragmentos y en el paisaje mismo (diversidad  $\alpha$  y  $\beta$ ). Los resultados de los pocos estudios en este campo han sido contradictorios (por ejemplo: Laurance y Bierregaard 1997, Davies y Margules 1998). Si tomamos en cuenta que en una misma zona climática en el trópico puede existir una alta heterogeneidad en biotipos que pueden ser explicados por la variabilidad edáfica y geológica (Tuomisto *et al.*, citado por Condit 1996), también hay que reconocer la existencia de otros elementos que pueden estar determinando o influyendo en los patrones florísticos, tales como las perturbaciones antropogénicas y naturales, y la mayor o menor adaptación de las especies arbóreas a condiciones distintas (Condit 1996). Esto, aunado a diferencias metodológicas entre estudios y de historia y ubicación en el paisaje de los fragmentos estudiados, podría ser una razón por la cual surgen contradicciones entre los estudios que hacen más difícil hacer predicciones generalizadas de los cambios y la evolución de las comunidades vegetales en los remanentes boscosos.

Los mayores cambios ecológicos en comunidades fragmentadas se presentan en los alrededores de la transición abrupta o borde entre el bosque fragmentado y la matriz que rodea el fragmento (Murcia 1995). A las interacciones resultantes entre estos dos ecosistemas se les conoce como efecto de borde y estos pueden ser de diferente índole –abióticos, biológicos directos e indirectos (Murcia 1995). Una expectativa señalada por muchos autores es que los efectos de borde conducirán a una degradación y simplificación del bosque en esas áreas expuestas a tales efectos: invasión de especies pioneras, disminución de la diversidad, desaparición de árboles grandes característicos de la vegeta-

ción original y reducción de la biomasa (Laurance *et al.* 2000). Para el presente estudio, se tomó en cuenta que debido a que los árboles son organismos de larga vida, es probable que en bordes formados por lo menos 20 años atrás, puedan identificarse evidencias de tales procesos de sucesión y adaptación de la vegetación producto de la perturbación ocasionada por la formación de bordes. Además, muchos estudios sobre fragmentación se han realizado en fragmentos de bosque natural sin ninguna perturbación por extracción de madera –por ejemplo el Proyecto Dinámica Biológica de Fragmentos de Bosques (BDFFP, por sus siglas en inglés) en Brasil (Laurance, Vasconcelos y Lovejoy 2000)–. Por lo anterior, hay interés en generar conocimiento en fragmentos de bosques productores de madera, puesto que se desconoce la tolerancia de las especies arbóreas a las perturbaciones por el aprovechamiento, sumadas a los efectos de la fragmentación. Así, el presente estudio pretendió identificar las relaciones entre las características de la vegetación y la proximidad al borde con potreros, en remanentes de bosque muy húmedo tropical manejados para producción de madera y con bordes formados hace 20 años o más.

#### Materiales y métodos

El estudio se llevó a cabo en cinco fragmentos de bosque muy húmedo tropical (según la clasificación de Zonas de Vida de Holdridge) en el Cantón de Sarapiquí, Distrito de Heredia, Costa Rica: Ladrillera 3, Selva Verde, Ladrillera 1, Rojomaca y Paniagua. El promedio anual de precipitación es de 3.962 mm y la temperatura promedio anual de 24°C en la Estación Biológica La Selva, cerca de la zona de estudio (Sanford *et al.* 1994). Forero (2001) presenta información más detallada sobre los sitios de estudio y los métodos usados.

Los fragmentos se seleccionaron con la ayuda de la imagen de satélite LANDSAT del 2000, proporcionada por FUNDECOR (Fundación para el Desarrollo de la Cordillera Volcánica Central) (Figura 1). Fotografías aéreas de los fragmentos, proporcionadas por el Instituto Geográfico Nacional de Costa Rica, y que datan de 1981, fue-

ron usadas para identificar los bordes formados por lo menos 20 años atrás, a causa de un cambio de uso a pastos para ganadería.

Los fragmentos Ladrillera3 (42,5 ha) y Selva Verde (202,3 ha) situados en la margen sur del río Sarapiquí, se encuentran muy cercanos, separados uno del otro por una matriz de pastos. Se aprovechó madera en Ladrillera3 después de efectuado este estudio; Selva Verde no tiene extracción reciente de madera. Los demás fragmentos Ladrillera1 (40,7 ha), Rojomaca (117 ha) y Paniagua (137,3 ha), se encuentran al norte del río Sarapiquí, dispersos y separados considerablemente uno de otro en un paisaje fragmentado (Figura 1). Los fragmentos poseen topografía ondulada desde moderada hasta abrupta y en gran parte suelos residuales del orden Ultisol, que son de muy baja fertilidad. Ladrillera3, por el contrario es de topografía casi plana, posee suelos de origen aluvial del orden Inceptisol.

Se establecieron 36 parcelas permanentes de muestreo (PPM) de 20 m x 100 m para el estudio. Se procuró el establecimiento de 9 parcelas en cada uno de los fragmentos, pero solo se establecieron cinco en Ladrillera1, debido a la irregularidad de sus bordes y al tamaño pequeño del fragmento. Las cuatro parcelas restantes se establecieron en Selva Verde, puesto que presentaba características comunes a Ladrillera1 (vegetación, la topografía y el tipo de suelo). Las parcelas se distribuyeron de acuerdo con la distancia al borde en tres categorías (tres parcelas por categoría por fragmento), a) *de borde*, establecidas de manera aleatoria dentro de los primeros 30 m a partir del borde debido a la asimetría de los bordes; b) *intermedias* a una distancia de 150 m del borde; c) *de interior* a 300 m o más del borde. El eje largo de cada parcela se estableció paralelo al borde del fragmento. Las parcelas fueron ubicadas al azar después de tomar en cuenta tres consideraciones generales: a) evitar áreas anegadas con características de vegetación de pantano, b) evitar patios de recolección de madera y c) procurar una distancia mínima de 100 m para separar las parcelas en cada categoría (en algunos casos hubo que reducir esta distancia a 80 m).

En todas las parcelas se midieron, registraron e identificaron todos las especies de árboles, palmas y lianas  $\geq 10$  cm dap, así como todas las lianas además de 13 especies arbóreas entre  $\geq 2,5 \leq 9,9$  cm dap<sup>1</sup>.

Para cada árbol registrado se calificó el grado de ocupación de la copa por lianas. En cada parcela se contó el número de árboles  $\geq 10$  cm dap en condición de muertos caídos, muertos en pie, desraizados y cortados. Por último, se identificaron y midieron variables asociadas a las perturbaciones producidas por el aprovechamiento de madera o perturbaciones naturales (área de claros, área de caminos y distancia de caminos a la parcela); además de algunas condiciones físicas (intensidad lumínica y altitud).

### Análisis de los datos

El presente artículo indica sobre los resultados para la vegetación  $\geq 10$  cm dap. Forero (2001) amplía otros resultados. Se calcularon las variables, abundancia, área basal y el Índice de Valor de Importancia (IVI) para cada especie ( $\geq 10$  cm dap), algunas familias y por gremios forestales. Bajo el diseño estadístico de "Bloques Generalizados" se efectuaron análisis de varianza (ANDEVA), covarianza (ANCOVA), de comparación múltiple (Tukey) y de regresión lineal para los IVI y las abundancias de cinco familias y 17 especies. Para la riqueza de especies y los índices de diversidad calculados -Alfa de Fisher ( $\alpha$ ), Shannon ( $H'$ ) y Simpson, y para la estructura horizontal, tanto total como por clase diamétrica. Los ANCOVA tomaron en cuenta la influencia en los resultados de las variables de perturbación por aprovechamiento. Se estableció un  $\alpha = 0,05$  para el análisis estadístico.

### Resultados

#### Variación florística y estructural con respecto a la distancia al borde

##### Composición

De las familias analizadas, solo Euphorbiaceae presentó un patrón de distribución con respecto a la distancia al borde ( $P > F = 0,06$ ); ésta fue más abundante en las parcelas de borde y menos en las parcelas del interior (Cuadro 1). Especies arbóreas heliófitas como *Goethalsia meiantha*, *Cecropia insignis* y *Apeiba membranacea* también mostraron un patrón a un nivel de significancia menor pero cercano a  $\alpha = 0,05$ . *G. meiantha* presentó un IVI alto en las parcelas de borde y menor en las parcelas del interior, en los fragmentos Ladrillera3 y Ladrillera1 (Cuadro 1). *A. membranacea* reportó un IVI mayor en las parcelas de borde e interior, y menor en las parcelas a 150 m del borde. Los valores mayores se debieron a una mayor abundancia de árboles relativamente pequeños en los bordes y a pocos árboles grandes en las parcelas de interior (Forero 2001). *C. insignis* solo fue reportada en las parcelas de borde en Rojomaca y Paniagua con IVI muy bajo. La

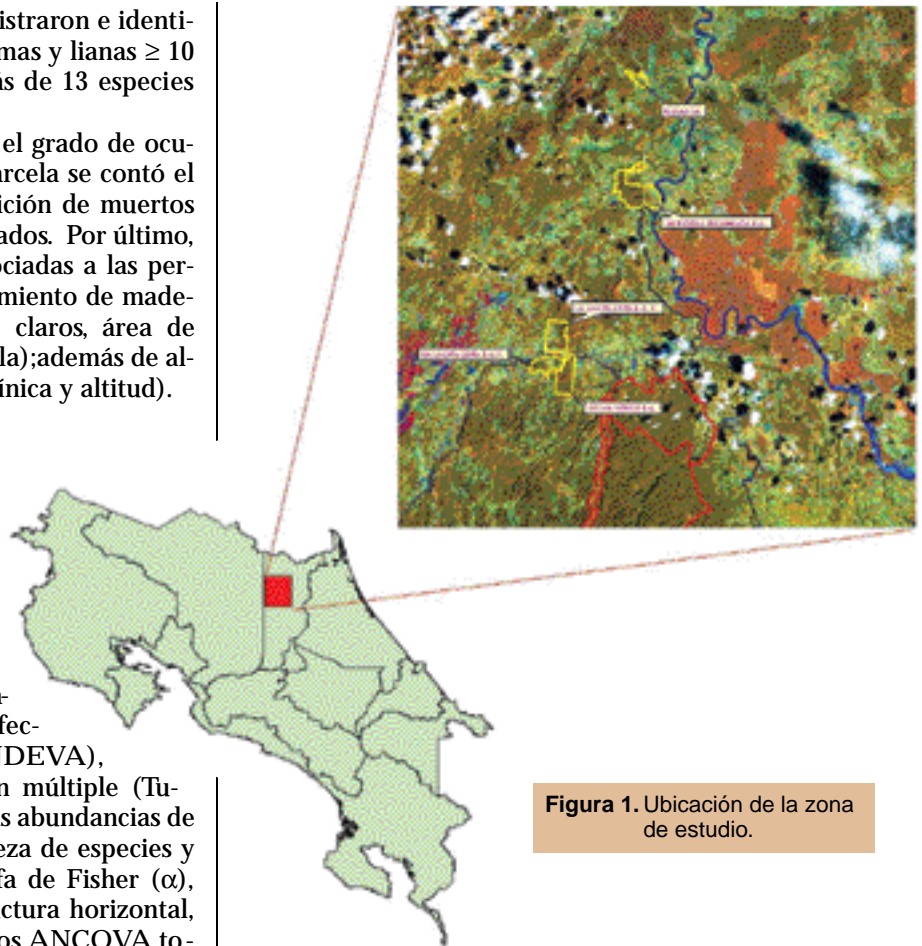


Figura 1. Ubicación de la zona de estudio.

prueba de regresión simple mostró una relación positiva del IVI de esta especie con el área de claros y la distribución de la especie parece responder a claros formados por caída y tala de árboles, más que a los bordes (Forero 2001). Otras relaciones de variables medidas a disturbios asociados con el manejo forestal son reportados por Forero (2001). Para completar el panorama de respuestas de especies heliófitas sobretodo a la formación de bordes, el IVI promedio de las heliófitas durables como gremio fue significativamente mayor en las parcelas de borde y menor en las parcelas intermedias y de interior (Cuadro 1). Una excepción al panorama anterior la reportaron las palmas *Welfia georgii*, *Socratea exorrhiza* y *Euterpe precatoria* que se distribuyeron con mayor IVI en las parcelas intermedias o del interior y valores menores en las parcelas de borde (Cuadro 1).

##### Riqueza, diversidad y estructura

No existieron diferencias estadísticamente significativas de las variables riqueza y diversidad con respecto a la distancia al borde. A nivel de estructura horizontal el área basal fue significativamente mayor en los bordes que a 150 m de los mismos y por clase diamétrica la abundancia para la clase 30-39 cm dap fue mayor en las parcelas de borde, y

<sup>1</sup> La identificación botánica fue realizada por Nelson Zamora, Curador de Botánica del Instituto de Biodiversidad (INBio), Santo Domingo de Heredia, Costa Rica, y para las especies más comunes por un parataxónomo, Vicente Herra, supervisado por Zamora.



menor en las parcelas a 150 m del borde tanto como las de interior (Cuadro 1). A nivel de gremios, las heliófitas durables entre 20 cm - 29 cm dap fueron más abundantes en las parcelas de borde y menos en las parcelas a 150 m de borde e interior; igual resultados se encontró para las heliófitas durables y generalistas en la clase diamétrica 30 cm - 39 cm. Hubo una tendencia hacia una mayor abundancia de las heliófitas durables entre 60 cm - 69 cm dap en las parcelas de borde ( $P > F = 0,07$ , Cuadro 1), y mayor abundancia de generalistas entre 70 cm - 79 cm dap en las parcelas intermedias y de interior que en las de borde ( $P > F = 0,08$ ). De las variables de respuesta que reflejaban algún grado de perturbación asociadas con la distancia al borde, solo la condición de árboles cortados en las parcelas de borde mostró un incremento en los bordes en comparación con las otras categorías de distancia (Cuadro 1).

Discusión y conclusiones

En cuanto a la variación de la composición de estos bosques fragmentados, el estudio reveló un panorama de mayor importancia de especies heliófitas en los bordes. La familia Euphorbiaceae, de mayor IVI en las parcelas de borde, se caracteriza por agrupar especies, en la mayoría de los casos, consideradas como heliófitas como *Croton smithianus*, *C. schiedeanus*, *Conceveiba pleiostemona* e *Hyeronima alchorneoides*, entre otras (Finegan 1992).

Trabajando en fragmentos del bosque Atlántico del Brasil, Tabarelli, Mantovani y Pares (1999) también señalaron una mayor abundancia de especies ruderales (equivalentes a heliófitas efímeras o pioneras) de esta familia en los bordes; su abundancia, además, fue correlacionada negativamente con el tamaño del fragmento, debido a que los efectos de borde son proporcionalmente mayores en fragmentos más pe-

queños. Las heliófitas durables *G. meiantha* y *A. membranacea* son otras especies muy características de los bordes de estos fragmentos del norte de Costa Rica.

La disponibilidad de un banco de semillas (Finegan 1996), árboles maderes en el bosque tanto como en áreas agrícolas -ya que son de bajo valor comercial- combinadas con la perturbación provocada por la fragmentación, pudieron favorecer la germinación y el desarrollo de estas especies en los bordes. Estas especies heliófitas durables y otras registradas en los fragmentos también son frecuentes en los bosques secundarios neotropicales, formando poblaciones relativamente coetáneas en áreas recién disturbadas (Finegan 1992).

Una mayor abundancia de especies intolerantes a la sombra, incluyendo la proliferación de árboles pioneros de vida corta, lianas y trepadoras, parece ser característica de condiciones de borde en bosques neotropicales fragmentados, sobre todo cuando la formación del borde es reciente (1-7 años) (Benítez Malvido 1998, Laurance *et al.* 1997). El presente estudio no encontró patrones de abundancia de árboles pioneros, lianas y trepadoras en relación a los bordes, pero muestra que en bordes de mayor edad, las heliófitas durables pueden llegar a ser abundantes. La abundancia de árboles de estas especies en las clases diamétricas comprendidas entre 20 cm y 49 cm dap sugiere que este estudio registró un punto en el desarrollo de una sucesión iniciada en los bordes en los primeros meses después de su formación.

Otro efecto de borde fue el ligado a la menor población de palmas y mayor número de árboles cortados por debajo del diámetro permitido para aprovechamiento forestal (< 40 cm dap) en las parcelas de borde. Estos resultados se deben a la accesibilidad al borde que tiene la comunidad vecina a estos bosques, que aprovechan para extraer de manera ilegal palmito para su consumo y árboles para utilizarlos como leña o postes para sus fincas.

No obstante, no se encontró ninguna evidencia de que, hasta la fecha, la fragmentación de estos bosques haya ocasionado su simplificación

**Cuadro 1.** Variables que presentaron patrones estadísticamente significativos de distribución con respecto a la distancia al borde. Medias con letras distintas entre las tres categorías de distancia al borde son estadísticamente diferentes ( $P > F$ , Tukey  $\alpha = 0,05$ ). El rodal entero son valores de abundancia absoluta para las parcelas de 0,2 ha.


Variable	Nivel taxonómico	0-30 m borde	150 m intermedio	>300 m Interior	P>F
<b>Familia</b>					
N	Euphorbiaceae	4,9 (4,2)A	4,2 (2,7)AB	1,7 (1,3)B	0,06
<b>Especie &gt; 10 cm dap</b>					
IVI	<i>Apeiba membranacea</i>	1,1 (0,7)A	0,7 (0,5)B	1,4 (0,7) A	0,04
IVI	<i>Goethalsia meiantha</i>	1,6 (4,2)A	0,6 (1,8)AB	0,3 (0,8)B	0,04
IVI	<i>Cecropia insignis</i>	0,2 (0,4)AB	0,9 (2,5)A	0,1 (0,1)B	0,07
IVI	<i>Welfia georgii</i>	2,9 (1,7)B	3,8 (2,2)AB	4,4 (1,2)A	0,01
IVI	<i>Socratea exorrhiza</i>	0,8 (0,3)B	2,3 (0,8)A	1,1 (0,4)AB	0,02
IVI	<i>Euterpe precatoria</i>	0,6 (0,3)B	1,3 (1,4)AB	1,5 (1,8)A	0,03
<b>Riqueza y diversidad</b>					
N	Especies	48,6 (10,6)	45,4 (5,2)	45,3 (9,6)	0,71
$\alpha$	Índice Alfa de Fisher	35,7 (14,0)	34,7 (6,0)	33,9 (10,8)	0,32
H'	Índice Shannon	3,4 (0,3)	3,4 (0,2)	3,4 (0,3)	0,44
D'	Índice Simpson	0,94 (0,02)	0,94 (0,02)	0,94 (0,02)	0,81
<b>Estructura</b>					
G	Área basal	5,9 (1,0)	4,9 (0,9)	5,4 (1,1)	0,05
<b>Gremio</b>					
IVI	Heliófita durable	19,2 (6,2)A	16,6 (7,9)B	13,8 (4,8)B	0,04
<b>Clases diamétricas</b>					
N	20-29 Heliófitas durables	4,5 (1,0)A	2,2 (1,4)B	1,9 (1,2)B	0,003
N	30-39 Rodal entero	9,0 (3,3)a	7,0 (5,0)B	5,3 (1,5)B	0,002
N	30-39 Generalistas	5,2 (1,7)A	4,4 (1,7)AB	2,9 (1,5)B	0,06
N	30-39 Heliófitas durables	2,6 (1,5)A	0,7 (0,4)B	0,8 (0,4)B	0,02
N	60-69 Rodal entero	1,2 (1,4)	1,3 (0,3)	0,8 (0,2)	0,07
N	70-79 Rodal entero	0,1 (0,2)	0,6 (0,9)	0,8 (0,4)	0,08
<b>Perturbación</b>					
N	Árboles cortados	2,7 (3,0)A	0,2 (0,4)B	0,3 (0,6)B	0,0001

desde el punto de vista de su composición, riqueza y diversidad. Si hubo una importancia mayor de especies heliófitas en sitios perturbados – los bordes, hace 20 años ó más, y en años más recientes, los claros y otros sitios abiertos ligados al aprovechamiento forestal-. Pero la riqueza y diversidad no fueron menores ni siquiera en los bordes, y se encuentran dentro de los rangos reportados para bosques comparables de la zona y libres de perturbación. Además, las especies características en los fragmentos son las mismas que las encontradas para bosques libres de perturbación (Forero 2001).

La ausencia de otras relaciones de variables asociadas a la perturbación en los bordes, junto con un área basal mayor que en los demás sitios, sugiere además que aquellos con edad superior a los 20 años en estos fragmentos se encuentran en un punto avanzado de recuperación después de la perturbación que ocasiona la formación de dichos bordes. Los resultados contradicen, en cierta forma, los resultados y las predicciones generados por el proyecto BDFFP (Laurance *et al.* 1997). Los autores mencionados indican una pérdida alarmante de biomasa en los bordes de bosques fragmentados a causa de la mortalidad de árboles grandes, que supera la ganancia de biomasa por el reclutamiento de nuevos árboles.

Es posible que en los fragmentos de este estudio se haya dado una degradación estructural en los primeros años después de la formación de los bordes, posibilidad subrayada por la tendencia hacia un número menor de árboles grandes de especies generalistas, indicada por este estudio. Sin embargo, tal proceso parece haber sido contra-

restado por la regeneración de heliófitas durables y generalistas como *Pentaclethra maculosa*. Un monitoreo posterior de la dinámica en los fragmentos en este estudio podrá arrojar más evidencia acerca de si existen cambios en los procesos ecológicos y si es así, cual sería la magnitud de los mismos.

Los resultados del presente trabajo indican la necesidad de considerar estrategias de silvicultura en los bordes dada la dominancia de especies heliófitas durables; tomando en cuenta además que muchas de estas especies son de importancia comercial y se podría favorecer su extracción sin detrimento del desarrollo sucesional. También es importante considerar en el manejo del borde la restricción del aprovechamiento de especies generalistas (< 50 cm dap), puesto que su presencia puede favorecer el mantenimiento de las condiciones microclimáticas por efectos de sombra en beneficio del mantenimiento de los procesos ecológicos. Finalmente, debido a que los paisajes son variables y dinámicos, precisa determinar la relación de sus características a las de comunidades fragmentadas como las estudiadas. 

Angela Forero Molina

Máster en Manejo y Conservación de Bosques

Tropicales y Biodiversidad

Correo electrónico: lforero@telesat.com.co

Bryan Finegan

CATIE

Correo electrónico: bfinegan@catie.ac.cr

#### Literatura citada

- Benítez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12(2):380-389.
- Condit, R. 1996. Defining and mapping vegetation types in megadiverse tropical forest. *Trends in Ecology and Evolution* 11(1):4-5.
- Davies, KF; Margules, CR. 1998. Effects of habitat fragmentation on carabid beetles: experimental evidence. *Journal of Animal Ecology* 67:160-171
- Finegan, B. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* 47: 295-321.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution* 11(3):119-124.
- Forero, LA. 2001. Caracterización de la vegetación y efectos de borde en la comunidad de árboles y lianas de remanentes de bosque muy húmedo tropical, región Huetar Norte, Costa Rica. Tesis Mag. Sc., Turrialba, Costa Rica. CATIE. 88p.
- Laurance, WF.; Bierregaard, RO. 1997. Tropical forest remnants: Ecology, management and conservation of fragmented communities. Chicago, University of Chicago Press. 616p.
- Laurance, WF.; Ferreira, LV; Rankin de Merona, JM; Laurance, SG; Gascon, C; Lovejoy, TE. 1997. Biomass collapse in Amazonia forest fragments. *Science* 278:1117-1118.
- Laurance, WF; Vasconcelos, HL; Lovejoy, TE. 2000. Forest loss and fragmentation in the Amazon: implications for wildlife conservation. *Oryx* 34(1):39-45.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10(2): 52-62.
- Sanford, RL, Jr; Paaby, P; Luval, JC.; Phillips, E. 1994. Climate, geomorphology, and aquatic systems. In McDade, L. A.; Bawa, K.S.; Hespenheide, H.A.; Hartshorn, G.S. eds. *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. Chicago, University of Chicago Press. p. 19-33.
- SAS Institute. 1999. Guide for personal computers. Version 8 edition. Cary, NC. 1686 p.
- Tabarelli, M.; Mantovani, W.; Pares, CA. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the mountain Atlantic Forest of Southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91:119-127.