

Heterogeneidad del paisaje y diversidad de especies arbóreas en un bosque tropical. Desarrollo y validación de una propuesta metodológica

L.A. Delgado ^{1,*}

(1) Centro de Investigaciones Ecológicas de Guayana (CIEG), Departamento Hombre-Ambiente, Universidad Nacional Experimental de Guayana, Puerto Ordaz, Calle Chile, Urbanización Chilemex (8050), Venezuela

* Autor de correspondencia: L.A. Delgado [luisa.delgadom@gmail.com]

> Recibido el 19 de julio de 2017 - Aceptado el 26 de enero de 2018

Delgado L.A. 2018. Heterogeneidad del paisaje y diversidad de especies arbóreas en un bosque tropical. Desarrollo y validación de una propuesta metodológica. *Ecosistemas* 27(1): 105-115. Doi.: 10.7818/ECOS.1475

En bosques tropicales modificados por el hombre, una consecuencia de la naturaleza dinámica de los sistemas socio-económicos que los regula, es el hecho de que muchos paisajes existen como mosaicos espacio-temporales inestables donde los patrones de cambio de la biodiversidad están afectados por procesos naturales y por la interacción dinámica entre factores sociales y ecológicos. Sin embargo, una proporción importante de estudios han realizado generalizaciones sobre los valores relativos de la biodiversidad, sin tomar en cuenta los altos niveles de heterogeneidad interna en las propiedades biofísicas y usos del suelo de cada sitio. El propósito de este estudio es proponer y validar una metodología para delimitar la heterogeneidad del paisaje basada en criterios que integran el acoplamiento de los sistemas humano-ecológicos como son: dinámica espacio-temporal de la deforestación y fragmentación; complejidad de la estructura del paisaje; uso del suelo actual e histórico y variabilidad biofísica. Para ello se combinó el uso de imágenes de satélite, métricas del paisaje, trabajo de campo, revisión documental y análisis multivariante. La metodología propuesta tiene la intención de ayudar a guiar la delimitación empírica de la heterogeneidad del paisaje, como un prerrequisito para la selección de paisajes y parches de bosque similares en los estudios de la diversidad de especies arbóreas, que permitan hacer comparaciones fiables, a fin de brindar una oportunidad para controlar las posibles dificultades que ocasionan la variabilidad en la proporción de bosque, configuración del paisaje y estados sucesionales, en la estimación de sus efectos en la riqueza y composición florística.

Palabras clave: patrón espacio-temporal de la deforestación; fragmentación; métricas del paisaje; cambios de uso del suelo; Reserva Forestal Imataca

Delgado L.A. 2018. Landscape Heterogeneity and tree species diversity in a tropical forest. Development and validation of a methodological proposal. *Ecosistemas* 27(1): 105-115. Doi.: 10.7818/ECOS.1475

Many landscapes exist as unstable spatial-temporal mosaics where changes in patterns of biodiversity are affected by nature processes and the dynamic interaction between social and ecological factors. It is a consequence of the natural dynamics of socio-economic systems that regulate man-made tropical forests. However, a significant proportion of studies have made generalizations about the relative values of biodiversity, without taking into account the high levels of internal heterogeneity in the biophysical properties and land uses of each site. The purpose of this study is to propose and validate a methodology to delimit the heterogeneity of the landscape based on criteria that integrate the coupling of human-ecological systems such as: space-time dynamics of deforestation and fragmentation; complexity of the landscape structure; current and historical land use and biophysical variability. For this, the use of satellite images, landscape metrics, field work, documentary review and multivariate analysis were combined. The proposed methodology is intended to help guide the empirical delimitation of landscape heterogeneity as a prerequisite for the selection of similar landscapes and forest patches in studies of the diversity of tree species, in order to provide an opportunity to control the possible difficulties caused by variability in the proportion of forests, landscape configuration and successional states, in estimating its effects on forest richness and floristic composition.

Key words: spatial-temporal pattern of deforestation; fragmentation; landscape metrics; change of land use; Imataca Forest Reserve

Introducción

En los bosques tropicales modificados por el hombre, una consecuencia de la naturaleza dinámica de los sistemas socio-económicos que los regula, es el hecho de que muchos de los paisajes existen como territorios heterogéneos conformados por mosaicos complejos de espacios naturales y antrópicos, donde los patrones de cambio de la biodiversidad no sólo están afectados por procesos naturales sino por la interacción dinámica entre factores sociales y ecológicos (Gardner et al. 2009).

En estos paisajes, la intensificación del uso del suelo aumenta la probabilidad de talar el bosque, impulsando los patrones de deforestación y fragmentación (Laurance 1999; Kapos y Jenkins 2002; Etter et al. 2006), incorporando a través del tiempo, heterogeneidad espacial, diferencias en el grado de conectividad entre los elementos del paisaje y contingencia histórica contemporánea, (Candenasso et al. 2006). La heterogeneidad, por tanto, varía a través del espacio, tiempo y unidades organizacionales, y en consecuencia pequeñas diferencias iniciales en los cambios en la cobertura del bosque por deforestación, pueden precipitar diver-

gencias marcadas y acumulativas en la riqueza, composición de especies y funcionamiento del ecosistema boscoso (Franklin y Forman 1987; Turner 1989; Kapos et al. 2000; Metzger 2000; Pickett et al. 2001; Turner et al. 2001; DeFries et al. 2004; Foley et al. 2005; Wagner y Fortin 2005; Bennett et al. 2006; FAO 2006; Laurance et al. 2007; Lindenmayer et al. 2008; Gardner et al. 2009). Es así, que el patrón de distribución de especies está influenciado por los altos niveles de variabilidad en la proporción de bosque, estructura del paisaje y variación de los estados sucesionales, que resultan de la variabilidad espacial de las tasas de deforestación y fragmentación, actuales e históricas, dentro del paisaje (FAO 2006).

Es por ello, que estudiar la biodiversidad en paisajes boscosos tropicales modificados por las sociedades humanas, plantea serios desafíos para hacer frente a probables interacciones entre cambios espaciales pasados y actuales, los cuales pueden resultar de historias contrastantes y por lo tanto revelar patrones divergentes de la biodiversidad (Franklin y Forman 1987; Kapos et al. 2000; Metzger 2000; Turner et al. 2001; Foley et al. 2005; Bennett et al. 2006; FAO 2006). Sin embargo, un grupo importante de estudios ha realizado generalizaciones entre sistemas y regiones en paisajes boscosos neotropicales, al asumir que los valores relativos de la biodiversidad a través de los usos del suelo, son regionalmente coherentes pero no han tomado en cuenta los niveles de heterogeneidad interna en las propiedades biofísicas del paisaje y en la dinámica de usos del suelo en cada paisaje (Gardner et al. 2009).

El propósito de este estudio es proponer y validar una metodología que permita analizar la relación biodiversidad-cambios en el uso y cobertura del suelo, identificando y delimitando la heterogeneidad interna del paisaje, basada, no solo en su variabilidad biofísica, sino utilizando criterios que integren el acoplamiento de los sistemas humano-ecológicos como son la dinámica espacio-temporal de la deforestación, el incremento en la complejidad de la estructura del paisaje y el patrón histórico y actual del uso del suelo. La metodología es validada en una cuenca de la Reserva Forestal Imataca (RFI), en Venezuela. Esta Reserva es de gran relevancia nacional y mundial, ya que forma parte del bloque continuo de bosques tropicales más extenso del planeta, los bosques amazónicos y al igual que el resto de las reservas existentes en el mundo (DeFries et al. 2005; Wittemyer et al. 2008) presenta patrones de actividad humana en zonas adyacentes a sus fronteras, que están poniendo en riesgo la viabilidad de los bosques y de la biodiversidad que contienen. En el caso de paisajes que incluyen fronteras a la RFI tales patrones han sido identificados en un estudio previo en la cuenca alta del río Botanamo (CARB), donde conviven dos grupos indígenas (Kamaracotos y Kariñas) y comunidades de nativos y extranjeros "criollos", asociadas a ecosistemas forestales de alta complejidad (Delgado et al. 2005). Se parte del supuesto que la variabilidad en la heterogeneidad del paisaje de la cuenca es el resultado de la variación en el patrón de pérdida y fragmentación del bosque, debido a que la deforestación en los últimos 30 años ha sido practicada de forma desigual, por cambios en el uso del suelo.

En particular, la implementación de la metodología propuesta permite determinar y delimitar la variabilidad espacio-temporal de la perturbación, cobertura boscosa y estructura del paisaje, a fin contribuir con la selección de parches y paisajes boscosos similares, que permitan hacer comparaciones fiables de la riqueza y composición de especies arbóreas. De esta manera, es posible minimizar el efecto de la variabilidad de la heterogeneidad espacial en las estadísticas espaciales, las métricas del paisaje y la modelización estadística de la correlación especie-ambiente.

La metodología propuesta combina diferentes métodos empíricos y de complejidad para estudiar la variación espacial y temporal de los paisajes, involucrando el análisis de los elementos y patrones que determinan su estructura y evolución a escala local, a fin de entender la implicancia o magnitud de estos cambios locales en la riqueza y distribución de especies arbóreas (Turner 1989; Matteucci 2006).

Materiales y métodos

Área de estudio

Este trabajo está realizado en la CARB (Fig. 1), la cual fue seleccionada porque constituye una unidad ecogeográfica relevante para analizar los efectos de los patrones de la actividad humana en la estabilidad a largo plazo de los bosques de la RFI y de la biodiversidad que contiene. En ella confluyen tierras bajo régimen de administración especial perteneciente a la RFI (52%), cubierta casi en su totalidad por bosques continuos. Los principales usos del suelo en la cuenca pueden resumirse en cuatro momentos históricos: 1- antigua, hasta mediados del siglo XVII donde solo se usaba la tierra para agricultura de subsistencia (conucos) por el pueblo indígena Kamaracoto; 2- conquista, donde a finales de este siglo la actividad ganadera fue introducida por las misiones españolas al fundar la población de Tumeremo, capital actual del municipio Si-fontes, la cual se intensificó en los siguientes dos siglos debido al incremento poblacional. Esta actividad conjuntamente con la agricultura de subsistencia se mantuvo como vanguardia en la zona hasta finales del siglo XIX, cuando fue incorporada la producción de balatá, que es un material muy duro similar al caucho que se obtiene del látex del árbol *Manilkara bidentata*, conocido, localmente, como Purguo; 3- contemporánea, en 1885 con el descubrimiento de grandes yacimientos de oro se inició la actividad minera. Finalmente, 4- moderna, en la segunda mitad del siglo XX se creó la RFI y se otorgaron las primeras concesiones madereras en la zona, acentuándose también, el auge de la explotación aurífera (Delgado et al. 2017).

El patrón orográfico de la cuenca consiste en una pequeña cadena de montañas (5%) en el límite superior de la cuenca, donde nace el río Botanamo, tributario del río Cuyuní dentro de la cuenca del río Esequibo, perteneciente a la red de drenaje del escudo Guayanés y escurre en una extensa peniplanicie muy disectadas hacia el noreste, donde nace el río Corumo. En ambos casos la corriente del colector principal desemboca en extensas peniplanicies, conformando en cada subcuenca una red hidrográfica unidireccional (Figs. 2b, 2c). En casi toda su extensión la cuenca está ubicada geológicamente sobre el complejo Supamo (Fig. 2a), los suelos son de origen residual y han sido clasificados como ultisoles (CVG TECMIN 1987) (Fig. 2b). El bioclima es ombrófilo macrotrémico, con una temperatura media mensual de 26 °C y un gradiente de precipitación entre 1100 y 1600 mm/año en sentido oeste-este (Fig. 2c), con una precipitación media anual de 1284 mm (CVG TECMIN 1987). Asociados a este gradiente, están presentes los bosques semidecíduos y semi-siempreverdes en combinación con extensas sabanas gramíneas, arbustales edáficos y matorrales secundarios.

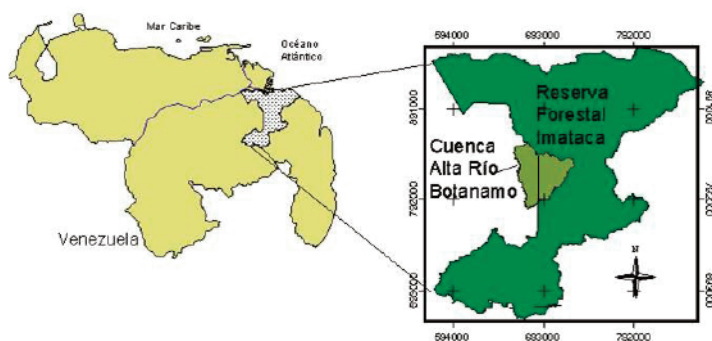


Figura 1. Ubicación relativa de la Reserva Forestal Imataca y de la cuenca alta del río Botanamo. Sistema de coordenadas proyectadas WGS_1984. Sistema de Proyección Geográfica "Universal Transverse Mercator" (UTM), zona 20N. Elaboración propia.

Figure 1. Imataca Forest Reserve relative location and the Botanamo Upper Basin. Projected Coordinate System WGS_1984. Geographic Projection System "Universal Transverse Mercator" (UTM), zona 20N. Own elaboration.

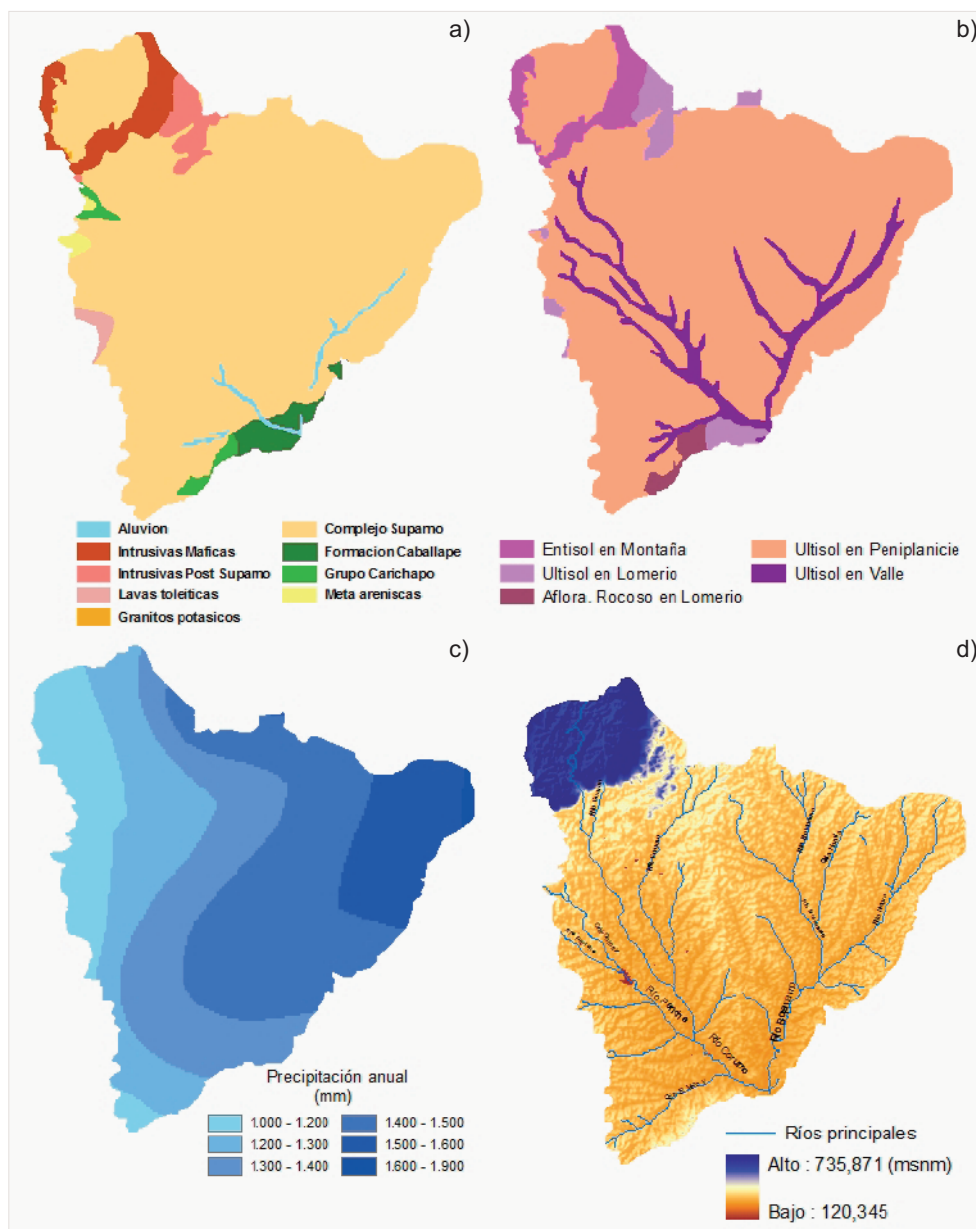


Figura 2. Distribución espacial de las variables ambientales que caracterizan la cuenca alta del río Botanamo. a) Geología. b) Suelos-Geomorfología. c) Precipitación. (Fuente: modificado de CVG Tecmin, 1987). d) Red hidrográfica.

Figure 2. Spatial distributions of environmental variables in upper Botanamo basin: a) Geology. b) Soil-geomorphology. c) Precipitation. (Source: modified of CVG Tecmin 1987), d) Hydrographic network.

En síntesis, a nivel de meso-escala, la complejidad ambiental de la cuenca, basada en la distribución espacial del conjunto de elementos físico-ambientales que la caracterizan, pudiera clasificarse como baja debido a que las condiciones ambientales son homogéneas.

Métodos

En la metodología propuesta se combina: 1) el análisis multi-temporal para detectar y delimitar la extensión y antigüedad de la deforestación y relacionarla con los cambios de uso del suelo y con los estados sucesionales del bosque, 2) el cálculo de métricas del paisaje para evaluar los cambios en la estructura del paisaje, describir y comparar sitios y evaluar cambios en el tiempo (Botequilha y Ahren 2002; Matteucci y Silva 2005; Echeverría et al. 2006), 3) la revisión de documentos históricos y verificación en campo, y 4) la evaluación de la significación estadística de las posibles diferencias mediante la comparación de los valores métricos de los paisajes delimitados y las diferencias actuales entre ellos, utilizando análisis multivariado.

Elaboración de mapas de cobertura y usos del suelo

Debido a la imposibilidad de contar con imágenes de satélite libres de nubes, que permitieran tener una clasificación supervisada confiable de las coberturas del suelo, los mapas de cobertura y uso del suelos se elaboraron a partir de la interpretación visual de imágenes de satélite LANDSAT. Se utilizaron cuatro imágenes Landsat 5TM y Landsat 7ETM+ (Path 233/Row 055, correspondientes a los años 1987 (14 de Octubre), 1997 (23 de Septiembre), 2005 (05 de Septiembre) y 2011 (8 de Octubre). En el caso de las imágenes LANDSAT 7 no hubo necesidad de hacer correcciones de los datos faltantes que presentan estas imágenes, ya que el área de la cuenca está ubicada hacia el centro de las imágenes donde este problema se reduce en su totalidad. Las cuatro imágenes de satélite fueron corregidas geométricamente usando el programa ERDAS Imagine 8.1. Se utilizó el método de interpolación espacial y la calidad del algoritmo de interpolación y de los puntos seleccionados fue evaluada usando el método de la raíz cuadrada del error medio (RMS por sus siglas en inglés), dando un error medio estándar menor de 0.3 píxeles (< 9m). En la segunda fase las bandas de las imágenes

restantes fueron co-registradas o ajustadas geométricamente a la imagen rectificadas a fin de asegurar una correcta superposición. No se hicieron correcciones radiométricas en las imágenes ya que las mismas fueron analizadas individualmente (Song et al. 2001). Tanto las imágenes como los mapas fueron transformados y analizados en el sistema de coordenadas proyectadas WGS_1984, "Universal Transverse Mercator" (UTM), zona 20N.

En el caso de las imágenes que mostraron una cubierta parcial de nubes, la clasificación se realizó comparando imágenes de fechas anteriores y posteriores (2 años). La resolución espacial de las imágenes LANDSAT fue mejorada sobreponiéndolas sobre ortoimágenes de Radar (resolución 5x5) del Proyecto Cartosur II del Instituto Geográfico Simón Bolívar. Este proceso se realizó con la ayuda del Sistema de Información Geográfica ARCGIS 9.2 (ESRI 2008).

Los tipos de cobertura del suelo fueron clasificados a nivel de tipo de formación vegetal: bosque fragmentado, bosque de galería, bosque continuo, arbustal, matorral (vegetación secundaria), sabana y pastizal. Otros tipos de cobertura como cuerpos de agua y zonas urbanas también fueron diferenciados. A cada polígono delimitado, mayor de 1.4 ha, se le asoció el tipo de uso dominante:

forestal, pecuario, agrícola de subsistencia, urbano, periurbano, agua para abastecimiento, minero y sin uso aparente. Todos los tipos de usos y de cobertura fueron verificados en observaciones de campo en 100 puntos de muestreo, distribuidos en toda la cuenca.

El resultado final fue de cuatro capas vectoriales de cobertura/uso del suelo correspondientes a los años 1987, 1997, 2005 y 2011 (Figs. 3 a, b, c, d).

Evaluación del Patrón espacial y temporal de la deforestación y delimitación de la heterogeneidad del paisaje

Se realizó un análisis comparativo del patrón espacial y temporal de la deforestación, a partir de la superposición de las capas de cobertura del suelo de los años 1987, 1997, 2005 y 2011 con la finalidad de relacionarlo con la variabilidad en los estados sucesionales del bosque y con los cambios en la estructura del paisaje. La detección de cambios fue realizada usando el Modelador de Cambio del Terreno para la Sostenibilidad Ecológica del programa IDRISI Selva (Eastman 2012). Así, se construyeron mapas de pérdida y ganancia de bosque, cambio neto y persistencia para

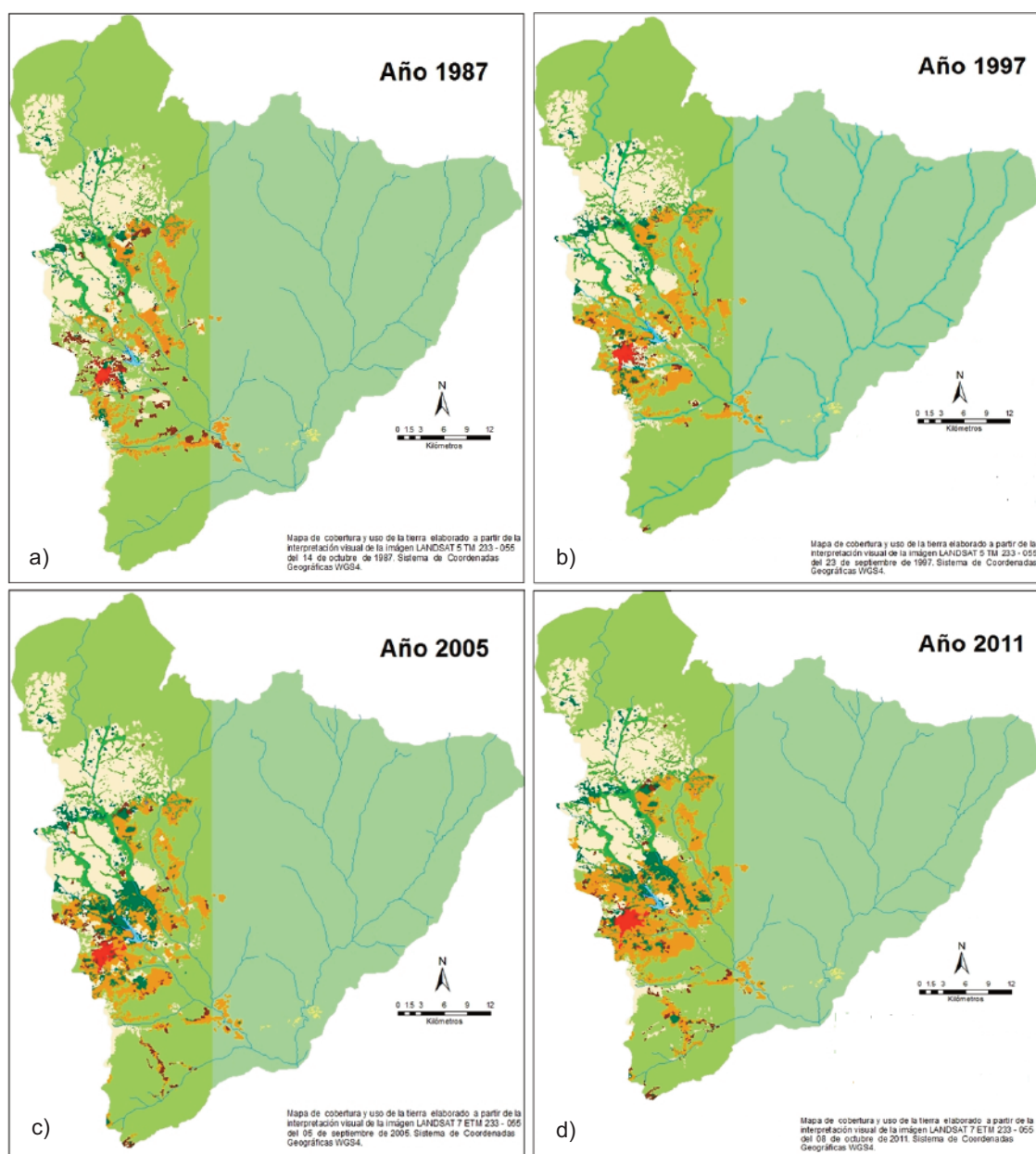


Figura 3. Mapas de cobertura y uso del suelo para los cuatro periodos considerados: a) 1987; b) 1997; c) 2005; d) 2011

Figure 3. Maps of coverage and land use for the four periods considered: a) 1987; b) 1997; c) 2005; d) 2011.

los periodos 1987-1997, 1997-2005 y 2005-2011. Las capas de pérdidas y ganancias de bosque de los tres periodos fueron superpuestas sobre la capa de bosque y no bosque del año 1987 (año inicial), para conformar el mapa de la dinámica de cambio de la cobertura boscosa de la cuenca, en los tres periodos analizados, a partir de los cual fueron estimadas la extensión y antigüedad de las áreas deforestadas. La tasa anual de deforestación se calcula utilizando la fórmula propuesta por Puyravaud (2003):

$$r = \frac{100}{(t2 - t1)} \times \ln \left(\frac{Ai2}{Ai1} \right)$$

Donde $Ai1$ es la superficie de la clase de cobertura i a un tiempo de inicial ($t1$) y $Ai2$ es la superficie de clase de cobertura i en un tiempo posterior ($t2$). r es el porcentaje por año.

Cuantificación de la estructura espacial y tasa de cambio de la cobertura boscosa

Para analizar el patrón espacial del bosque en el tiempo y en la extensión de los cuatro paisajes delimitados, se seleccionó un conjunto de ocho métricas que han sido referidas anteriormente como ecológicamente significativas (Frate et al. 2014; Haines-Young y Chopping 1996). Estas métricas, además permitieron evaluar comparativamente en el tiempo y espacio los efectos de la deforestación sobre: cambios en la configuración (NP=Número de Parches, PD=Densidad de Parches, MPS=Tamaño Medio del Parche), cambios en la geometría de los parches (LSI=Índice de Forma del Paisaje, ED=Densidad de Borde, TE=Borde Total) y la interconexión del bosque (CLUMPY=Índice de agrupamiento, AI=Índice de agregación). Las fórmulas detalladas de los índices utilizados en este documento se pueden encontrar en McGarigal y Marks (1995) y en McGarigal et al. (2012). La cuantificación de la estructura del paisaje fue realizada utilizando los programas FRAGSTATS 3.3 (McGarigal y Marks 1995). Como la prueba de Shapiro-Wilk indicó asimetría de las distribuciones, la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis se utilizó para probar diferencias significativas entre el patrón de las métricas de los cuatro años de estudio 1987, 1997, 2005 y 2011 en los mosaicos delimitados. Se usó la prueba de suma de rangos de Wilcoxon para comparaciones en pares.

Evaluación estadística de las diferencias entre los paisajes

Las diferencias existentes entre los tres paisajes fragmentados (M1, M2, M3) para el año 2011, fueron determinadas utilizando un análisis discriminante por pasos (*Stepwise Discriminant Analysis*). Así fueron identificadas las variables que contribuyen significativamente a establecer diferencias entre paisajes. Los paisajes fueron utilizados como variables discriminantes espaciales y como variables predictoras fueron considerados los índices del paisaje, la pérdida de bosque en los periodos 1987-1997, 1997-2005 y 2005-2011, uso del suelo dominante y tipos de cobertura. En este caso, la selección de variables paso a paso usándose como criterio de entrada y salida de variables el de minimizar el valor del estadístico Lambda de Wilks, con un nivel de significación de 0,05 para entrar y 0,10 para salir. El programa estadístico utilizado fue el XLSTAT-Premium (XLSTAT 2015).

Resultados

Cobertura del suelo

Para el año 1987 la cobertura boscosa era de 223 286.59 ha, es decir 87.14% de la cuenca estaba cubierta por bosque, constituyendo el principal tipo de cobertura (Fig. 3a). De ellos, el 58.68% corresponde a bosques húmedos tropicales pertenecientes a la RFI destinados a la producción de madera comercial, mantenimiento de la biodiversidad y conservación de los principales ríos del área. Un 37% conforma una franja de bosque semi-siempre-verde, sin uso actual aparente, que bordea el límite occidental de la RFI. Sin embargo, se estima que en el siglo XIX se explotó la

especie *Manilkara bidentata* para extracción de látex (Pimentel y Flores 2010) y más recientemente el bosque ha sido objeto de extracción selectiva de madera para la construcción de cercas y otros usos. El 3.21% restante corresponde a fragmentos de bosque (0.8%) y a extensas franjas de bosques de galería (2.41%) insertas en una matriz de sabana y pastizales. Esta matriz herbácea cubre el 12.54% del área de la cuenca, destinada desde finales del siglo XVII al uso pecuario (Carrocera 1979) extensivo. También están presentes cobertura urbana y periurbana (residencial/agrícola de subsistencia), así como cuerpo de agua (embalse y lagunas artificiales) que conjugan el 0.32% restante.

Dinámica de la deforestación y delimitación de la heterogeneidad del paisaje

A nivel de toda la cuenca, durante el periodo 1987 y 2011, fueron deforestadas 8 057.20 ha de bosque, lo que representa una tasa de cambio anual de -0.15%. De ellas 67 ha fueron deforestadas dentro de la RFI y 7990.2 ha fuera de ella, en tierras públicas y privadas. La magnitud de la deforestación, sin embargo, no ha sido estacionaria en el tiempo ni en el espacio, entre 1987-1997 la tasa de cambio anual fue de -0.11%, disminuyendo a -0.064% entre 1997-2005 para luego incrementar bruscamente a -3.45% en el último periodo evaluado (2005-2011). Espacialmente, se identificaron cuatro zonas con diferentes historias de uso y deforestación (Fig. 4). Una de ellas, localizada al noroeste de la cuenca, asociada a la actividad pecuaria desde la llegada de los Capuchinos a finales del siglo XVIII, donde las sabanas y pastizales conforman la matriz dominante de vegetación (23 899 ha, año 2011). En ella están insertos fragmentos de bosque y extensas franjas de bosques de galería. En este sector la deforestación ocurrió antes de 1987, ya que no se registraron pérdidas importantes de bosque en el periodo de estudio, lo que se evidencia en la baja tasa de cambio anual (-0.029%). De hecho el bosque tuvo una ganancia de 222 ha, incrementando de 53 031 ha en 1987 a 53 353 ha en el 2011.

La segunda zona, la de mayor impacto y extensión de pérdida de bosque en el periodo de estudio, está ubicada en los alrededores de la ciudad de Tumeremo, donde la población creció de 13 568 habitantes en 1990 a 17 933 en 2001, alcanzando en el año 2011, 29 906 habitantes (INE 2011). En este sector, la superficie de bosque disminuyó de 15 524 ha en 1987 a 8 299 ha en 2011 y el pastizal incrementó de 3 413 ha en 1987 a 10 784 ha en 2011, mientras que las áreas ocupadas por centros poblados incrementaron de 358 ha en 1987 a 857 ha en 2011. Tanto el pastizal como los centros poblados crecieron a expensas del bosque. Este paisaje tipo mosaico es altamente complejo conformado por diferentes tipos de usos y coberturas del suelo y con antigüedades diferentes de deforestación. Para el periodo 1987-1997, la tasa de cambio anual fue de -2.18%, entre 1997 y 2005 bajo a -1.27 para incrementar en el periodo 2005-2011 a -4.01%.

En la zona sur de la cuenca, en la franja de bosque continuo sin uso aparente que bordea la RFI, en el periodo 1997-2005 inicio, localmente, un proceso de deforestación del bosque nativo para el establecimiento, en principio, de conucos (pequeñas áreas agrícolas de subsistencia) y viviendas, afectando un área de 1 370 ha. De ellas 20% fueron eliminadas en el periodo 1997-2005 y el restante 80% en el periodo 2005-2011. La tasa de cambio anual pasó de -0.056% en el periodo 1987-1997, a -0.30% entre 1997-2005 a -0.85% entre 2005 y 2011.

En la cuarta zona, ubicada dentro de la RFI, la cobertura boscosa se mantiene continua en un 99.9%. Sin embargo, existen 174 ha de sabanas y pastizales localizadas muy cerca de sus límites, asociadas a las principales vías de comunicación que conectan la Reserva con la población de Tumeremo y la comunidad Las Wai-cas. La deforestación de estas áreas ocurrió antes de 1987 tal como se evidencia en la Figura 4.

Las áreas de recuperación del bosque es mínima en relación a las áreas deforestadas. En algunos casos son áreas boscosas perturbadas modificadas en su estructura y composición que se recu-

peran y en otras son áreas deforestadas y abandonadas que alcanzan, en su proceso sucesional, tal cantidad de biomasa que la respuesta espectral es similar a la del bosque original. Las áreas de ganancia de bosque están distribuidas en forma proporcional en los tres sectores arriba identificados, todas fuera de la RFI (Fig. 4).

Las cuatro zonas identificadas fueron delimitadas en cuatro paisajes homogéneos en la antigüedad de la deforestación, la estructura del paisaje, el tipo de cobertura vegetal dominante y el uso de suelo asociado (Fig. 5), dos tipo mosaico y los otros dos de cobertura boscosa continua.

En la Tabla 1 se presentan en forma resumida las características de los cuatro paisajes delimitados en cuanto a los usos y coberturas del suelo, tipos de cambio y los efectos potenciales en la estructura del bosque y del paisaje que pueden precipitar divergencias marcadas y acumulativas en la riqueza y composición de las especies.

Características del patrón del paisaje

Las características del patrón del paisaje para los parches de bosque mostraron diferencias significativas entre los años de estudio en cada uno de los paisajes delimitados (Tabla 2). NP, TE, ED y LSI separan los paisajes tipo mosaico (M1 y M2) de los paisajes no fragmentados con bosque continuo (M3 y M4). Para el año 2011 el número de parches en los M1 y M2 es similar (117 y 125). Sin embargo, en el paisaje 1 el número de parches de bosque se mantuvo estable desde 1987, mientras que en el paisaje 2 hubo un fuerte incremento desde 42 parches de bosque en 1987 a 125 en 2011 (Fig. 5). La densidad de parches es la métrica que presenta diferencias significativas entre los cuatro paisajes. En todos los paisajes la interconexión entre los parches de bosque es baja ya que el índice del parche más grande (LPI) en ningún caso supera el 8.20% del área total del paisaje, lo que nos indica que los mismos son pequeños y aislados.

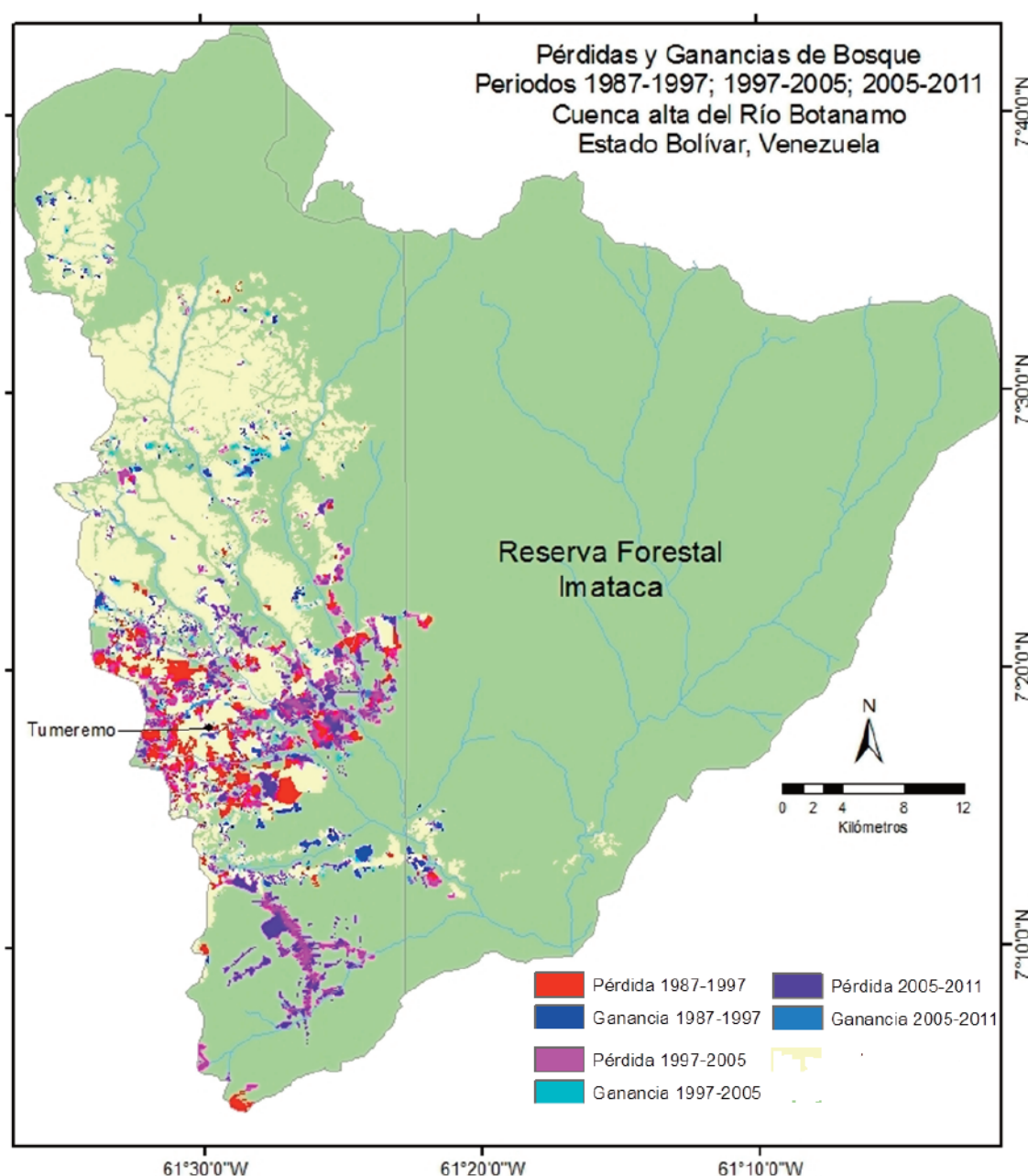


Figura 4. Superficie de pérdida y ganancia total de bosque por tipo de uso para los tres periodos de estudio: a) 1987-1997. b) 1997-2005. c) 2005-2011.
Figure 4. Loss and total gain of forest surface by type of use for all three periods studied: a) 1987-1997. b) 1997-2005. c) 2005-2011.

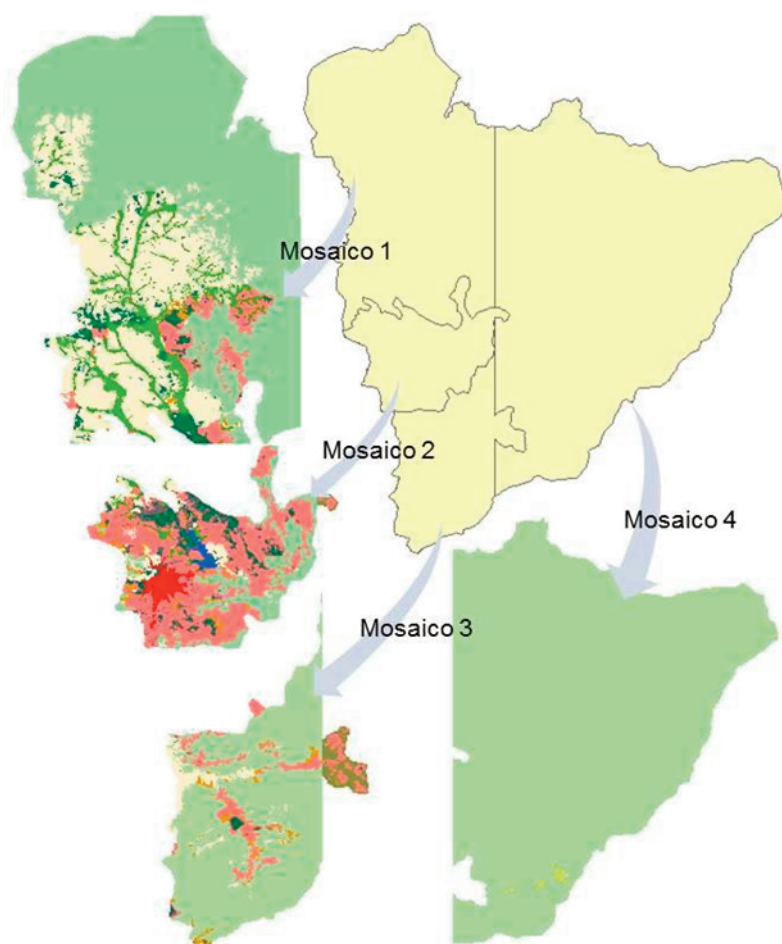


Figura 5. Clasificación de la cuenca alta del río Botanamo en paisajes homogéneos en cuanto a sus patrones de deforestación y uso del suelo correspondiente al año 2011.

Figure 5. Classification of the Upper Botanamo river basin in homogeneous landscapes according to their patterns of deforestation, forest fragmentation and land use corresponding to the year 2011.

Tabla 1. Tipos de cambio de la cobertura boscosa y sus efectos en los paisajes de la cuenca alta del río Botanamo.

Tabla 1. Types of forest cover change and its effects on landscape of the upper basin of the river Botanamo.

Paisaje	Uso del suelo	Cobertura inicial	Cobertura actual	Tipo y antigüedad del cambio	Efectos
Paisaje 1 Tipo mosaico	Ganadería extensiva y semintensiva. Baja densidad poblacional.	Sabana/ Pastizal y bosque	Pastizal/ Sabana /Matorral/ parches de bosque.	Deforestación y fragmentación anterior a 1987. Conversión del bosque a otro tipo de cobertura	Bosque fragmentado. Matriz sabana. Estructura del paisaje sin cambios. Baja variabilidad en estados sucesionales
Paisaje 2 Tipo mosaico	Urbano y periurbano. Agricultura de subsistencia. Ganadería semintensiva. Alta densidad poblacional.	Bosque y/o sabana/ pastizal	Coberturas urbanas. Matorral, pastizal, bosque continuo y fragmentado y cultivos de subsistencia.	Deforestación antes de 1987 y entre 1987 y 2011. En proceso de conversión del bosque a otro tipo de cobertura	Bosque fragmentado Matriz mixta. Alta variabilidad en la antigüedad de la perturbación y en los estados sucesionales
Paisaje 3 Tipo continuo	Sin uso aparente. Uso incipiente agrícola de subsistencia y ganadería. Baja densidad poblacional.	Bosque	Bosque continuo con áreas deforestadas localizadas	Deforestación localizada entre 1997 y 2011. En proceso de conversión de la cobertura boscosa.	Matriz boscosa. Cambios recientes en el paisaje. Baja variabilidad en estados sucesionales.
Paisaje 4 Tipo continuo	Uso Forestal (extracción selectiva) y minero. Baja densidad poblacional.	Bosque	Bosque	Sin deforestación. RFI. Modificación de la estructura y composición del bosque.	Sin pérdida de bosque. Matriz boscosa.

Tabla 2. Métricas de nivel de clase para parches de bosque en los cuatro paisajes de estudio a tres escalas en la Reserva Forestal Imataca. Años 1987, 1007, 2005 y 2011. NP = Número de Parches, PD = Densidad de Parches, LSI = Índice de Forma del Paisaje, ED = Densidad de Borde, TE = Borde Total, MPS= Área Media del Parche (ha), CLUMPY= Índice de agrupamiento, AI=Índice de agregación.

Table 2. Metric at the level of classes of forest patches in the four landscapes of study at three scales in the Imataca Forest Reserve. Years 1987, 1007, 2005 and 2011. NP = Number of Patches (NP), PD = Patch Density, LSI = Landscape Shape Index, ED = Edge Density, TE = Mean patch area, MPS= Mean patch area (ha), CLUMPY= Clumpiness Index, AI = Aggregation Index.

Año	Paisaje	NP	PD	TE	ED	LSI	MPS	CLUMPY	AI
2011	M1	117 ^a	0.15 ^b	291 063 ^a	3.78 ^a	15.11 ^a	233.26 ^c	0.91	91.59
	M2	125 ^a	0.58 ^b	391 116 ^a	18.04 ^a	19.52 ^a	292.63 ^c	0.88	89.05
	M3	18 ^a	0.07 ^b	23 679 ^a	0.91 ^a	4.65 ^a	64.69	0.92	91.62
	M4	3 ^a	0.00 ^b	3600 ^a	0.03 ^a	2.40 ^a	7.20 ^c	0.88	87.54
2005	M1	114 ^a	0.15 ^b	285 591 ^a	3.71 ^a	15.02 ^a	240.58 ^c	0.91	91.38
	M2	79 ^a	0.36 ^b	391 524 ^a	18.06 ^a	18.01 ^a	1058.51 ^c	0.89	90.73
	M3	11 ^a	0.04 ^b	11 240.4 ^a	0.43 ^a	4.14 ^a	17.04	0.84	84.25
	M4	1 ^a	0.00 ^b	1740 ^a	0.01 ^a	1.45 ^a	8.91 ^c	0.95	94.94
1997	M1	118 ^a	0.15 ^b	259 260 ^a	3.37 ^a	15.71 ^a	169.77 ^c	0.89	89.33
	M2	70 ^a	0.32 ^b	181 839 ^a	8.39 ^a	14.94 ^a	40.39 ^c	0.86	86.25
	M3	13 ^a	0.05 ^b	10 344 ^a	0.40 ^a	4.62 ^a	9.10	0.82	81.60
	M4	2 ^a	0.00 ^b	2040 ^a	0.02 ^a	1.62 ^a	8.52 ^c	0.93	93.19
1987	M1	121 ^a	0.16 ^b	213 201 ^a	2.77 ^a	14.83 ^a	64.52 ^c	0.88	88.46
	M2	42 ^a	0.19 ^b	79 938 ^a	3.69 ^a	9.94 ^a	44.58 ^c	0.86	86.69
	M3	10 ^a	0.04 ^b	11 700 ^a	0.45 ^a	4.19 ^a	25.24	0.87	87.03
	M4	2 ^a	0.00 ^b	1980 ^a	0.02 ^a	1.57 ^a	8.43 ^c	0.94	93.65

^aDiferencias significativas entre los paisajes tipo mosaico (M1 y M2) y los paisajes continuos (M3 y M4). ^bDiferencias significativas entre todos los paisajes. ^cDiferencia el M4 del M1 y M2. CLUMPY y AI no mostraron diferencias significativas.

Para los dos paisajes con mayor fragmentación (M1 y M2) el tamaño medio del parche incrementó a partir del año 1997 cuando se intensifica la tasa de deforestación. La mayor variación en el MPS en el período de estudio se da en el M2, que pasa de 44.58 ha en 1987 a 1058.6 ha en 2005 (período de intensificación de la deforestación) para luego bajar en el 2011 a 233.26. Estas modificaciones en la estructura de los paisajes estuvieron acompañadas por un incremento en la densidad de borde, aumentando la cantidad de bosque sometido a cambios microclimáticos, lo que supone la afectación de su capacidad para mantener poblaciones viables de especies de árboles del bosque original.

En cuanto a la proporción de bosque total en cada paisaje se encontró que en el paisaje 1 la proporción de bosque (Tabla 3) presentó muy poca variación para el periodo 1987-2011. En este paisaje el 40% del bosque nativo fue severamente afectado por deforestación y fragmentación antes de 1987. En el paisaje 2 es donde se ha registrado la mayor pérdida de bosque en toda la cuenca, en el periodo de estudio. Aquí la cobertura de bosque nativo disminuyó de 11.611 ha en 1987 a 4.575 en el 2011. Es decir el 30% (Tabla 3) del bosque nativo ha sido sustituido por otros tipos de cobertura.

Diferencias entre los paisajes delimitados

Los resultados del análisis discriminante muestran la existencia de una relación estadísticamente significativa entre los tres paisajes con diferente grado de fragmentación (M1, M2, M3), lo cual se evidencia a partir de los valores de p-value<0.003 obtenidos. Concluimos que hay dos funciones significativas para separar los tres paisajes. La función 1 explica el 96.24% de la varianza y la segunda el 3.76%, tal como se muestra en la Tabla 4 y en la Fig. 6.

La función 1 separa los dos paisajes fragmentados: M1 matriz de sabana, bosque fragmentado y uso agropecuario del M2 matriz mixta, bosque fragmentado y uso urbano/agropecuario, mientras que M3 con una matriz dominante de bosque continuo y baja fragmentación no se separa de los otros paisajes.

Tabla 3. Área total y porcentaje de bosque en cada paisaje.

Table 3. Total área and forest percentage in each landscape.

Paisaje	Área total	Porcentaje de bosque			
		1987	1997	2005	2011
1	76 975.50	68.92	68.84	69.53	69.21
2	21 680.37	69.38	53.08	49.47	38.24
3	27 656.84	92.05	91.31	90.72	86.73
4(RFI)	129 924.43	99.86	99.45	99.86	99.86

Tabla 4. Correlaciones canónicas y prueba de X² con remoción sucesiva de los ejes.

Table 4. Canonical correlations and test X² with successive removal of the axes.

Función	Valor propio	Correlaciones canónicas	% de Varianza	% de Varianza	X ²	valor-p
F1	1.879	0.808	96.24	96.24	20.310	0.002
F2	0.073	0.262	3.76	100.00	1.275	0.529

Las variables que más aportaron a la diferenciación de los tres paisajes fueron, según la magnitud de los coeficientes canónicos estandarizados ignorando su signo, para la función 1 la densidad de parches, mientras que para la función 2 el uso del suelo (Tabla 5). En ningún caso hay problemas de redundancia, lo cual se hace evidente en los valores de tolerancia >0.01. Los criterios considerados para la selección de las variables fueron Lambda de Wilks (I) y el estadístico F.

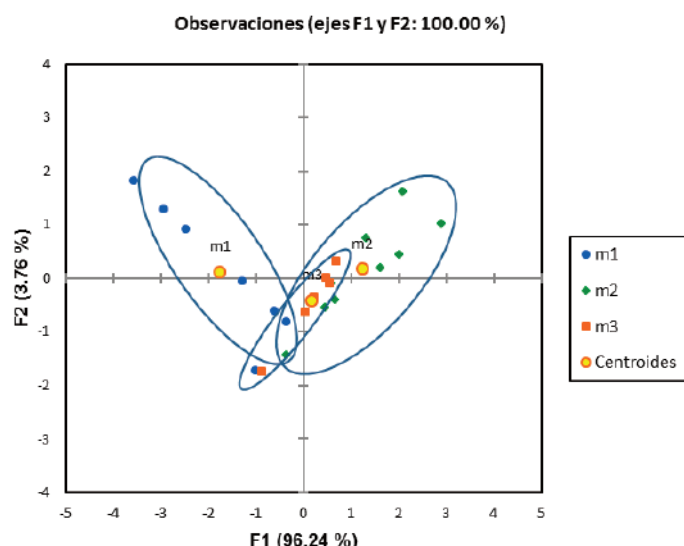


Figura 6. Funciones discriminantes canónicas de tres paisajes de la cuenca alta del río Botanamo. F1 separa M1 y M2 paisajes muy fragmentados tipo mosaico, mas no el paisaje de bosque continuo M3.

Figure 6. Canonic Discriminant Functions of three landscapes in the upper basin of the Botanamo River. F1 separates M1 and M2 mosaic type very fragmented landscapes although not continuous forest landscape.

Tabla 5. Coeficientes estandarizados de las funciones discriminantes canónicas

Table 5. Standardized coefficients of the canonical discriminant functions.

Métrica	F1	F2
Uso	0.724*	0.834*
NP	-0.050	0.027
PD	16.177*	-2.381*

*Correlación absoluta más grande entre cada variable y las funciones discriminantes.

Discusión

Dada la necesidad de comprender los patrones de cambio de la biodiversidad en paisajes boscosos tropicales modificados por los humanos, en este estudio se desarrolló y validó una metodología para identificar y delimitar la heterogeneidad del paisaje utilizando, además de las propiedades físicas, el patrón espacio-temporal de la deforestación, los cambios en la estructura del paisaje y el uso actual e histórico de la tierra, en concordancia con lo planteado por Gardner et al. (2009). En la metodología propuesta, los criterios utilizados integran el acoplamiento de los sistemas humano-ecológicos asociados a la dinámica de usos del suelo, los cuales ofrecen una oportunidad para delimitar la heterogeneidad espacial y temporal en paisajes homogéneos en cuanto a la antigüedad y dinámica de la perturbación, proporción de bosque, configuración del paisaje, usos históricos y actuales del suelo y condiciones físico-ambientales.

Se demuestra como la metodología permitió comprobar que el patrón general del proceso de deforestación y fragmentación del bosque ha ocurrido de manera desigual, en su antigüedad e intensidad en el espacio de la cuenca, durante las tres décadas analizadas. Estas desigualdades han sido propiciadas por diferentes tipos de uso y cambios de magnitudes diferentes, agregando variabilidad en las tasas de deforestación y fragmentación actuales e históricas dentro del paisaje, tal como lo indican Laurance (1999); Kapos y Jenkins (2002) y Etter et al. (2006). Como consecuencia de estos cambios, la variabilidad en los estados sucesionales del bosque se ve incrementada por contingencias históricas y contemporáneas (Cadenasso et al. 2006), precipitando diferencias locales marcadas y acumulativas en la riqueza y composición de especies de árboles.

La validación de la metodología en la CARB, permitió identificar desde zonas localizadas de cambios recientes (periodo 2005-2011), pasando por otras zonas extensas con una alta dinámica de deforestación en los tres periodos de estudio, hasta zonas donde la deforestación ocurrió antes de 1987. Estas diferencias pudieron ser delimitadas en cuatro paisajes que varían en sus características espaciales, donde el uso es una de las variables que los diferencia significativamente, tal como lo evidencia el análisis discriminante y que corrobora lo planteado por Gardner et al. (2009). Los paisajes así delimitados, ofrecen una oportunidad para seleccionar paisajes y parches similares, comparables entre sí, controlando de esta manera posibles dificultades que ocasionan la variabilidad local en los estados sucesionales, proporción de bosque y configuración del paisaje, en la estimación de los efectos de la fragmentación en la riqueza y composición florística (Wiens 1999; Wagner y Fortin 2005; Nagendra 2008).

De acuerdo al enfoque utilizado en la metodología propuesta y validada, se vincula la heterogeneidad como un factor clave en los sistemas ecológicos y también se incorpora la creciente apreciación de los efectos históricos e indirectos en el patrón de distribución de especies y en las estructuras en las que se organiza el paisaje (Cadenasso et al. 2006). Su implementación puede ayudar a guiar la delimitación y cuantificación empírica de la heterogeneidad interna en las propiedades biofísicas del paisaje y en la dinámica de usos del suelo en cada paisaje. La metodología pone de manifiesto la importancia de considerar las diferencias espaciales en el tiempo transcurrido desde el aislamiento de los parches, distancia y grado de conectividad entre ellos, cantidad de borde, proporción de bosque original y tipo de cobertura vegetal dominante (matriz). Los resultados de su aplicación contribuirán a enriquecer la comprensión de la variabilidad en las respuestas de las especies a los cambios en la heterogeneidad del paisaje, evitando así realizar generalizaciones sobre los valores de la biodiversidad entre ecosistemas y dentro y entre paisajes.

La aplicación de esta metodología en los estudios de biodiversidad a nivel del paisaje, se propone como un prerrequisito para la selección de los paisajes y parches o fragmentos de bosque, donde se realizarán estimaciones fiables de la riqueza y composición de especies arbóreas, evitando así comprometer la fuerza inferencial de la relación con la estructura del paisaje. Estos paisajes pueden, además, ser utilizados para evaluar si las causas inmediatas del cambio de la cobertura boscosa asociadas al cambio de uso del suelo, son similares o no en los diferentes paisajes (Delgado et al. 2017). Desde una perspectiva de políticas de planificación local, tal como lo proponen Mennis (2006) y Redo et al. (2012), esta metodología provee información valiosa para mejorar las estrategias de conservación de la biodiversidad de los bosques, al incorporar elementos del paisaje, posicionando los paisajes en un amplio espectro de oportunidades para mejorar la conservación de la diversidad de especies arbóreas, dentro y fuera de la RFI.

Conclusiones

La heterogeneidad espacial y temporal en paisajes boscosos tropicales modificados por los humanos, puede explicarse por diferencias locales y regionales en la vulnerabilidad biótica, legados antropogénicos y características biofísicas del paisaje. Sin embargo, un número importante de estudios de la biodiversidad, no han considerado en su diseño los altos niveles de heterogeneidad interna en las propiedades biofísicas y en la dinámica de usos del suelo en cada paisaje, lo que ha traído como consecuencia dificultad en la interpretación de los resultados debido a la baja congruencia en las respuestas de las especies a las perturbaciones. Sin embargo, la delimitación de la heterogeneidad espacial y temporal en el paisaje es compleja y, en la práctica, una de las mayores dificultades es la falta de metodologías para delimitar la antigüedad e intensidad de las perturbaciones, la proporción de bosque resultante y los cambios en la configuración del paisaje.

En consecuencia, sobre la base de criterios que integran el acoplamiento de los sistemas humano-ecológicos, se propone una metodología para delimitar y clasificar la heterogeneidad local que resulta de la variabilidad espacial en las tasas de deforestación y fragmentación del bosque por uso del suelo. El método propuesto, se basa en un análisis cuantitativo y cartográfico basado en el uso de SIG, el cual facilita la selección de parches y paisajes similares, comparables entre sí, minimizando la correlación que existe entre la proporción de bosque y estados sucesionales con las medidas de biodiversidad e incorporando en el análisis el contexto del paisaje para poder hacer inferencias a nivel del paisaje. La aplicación de esta metodología puede guiar un nuevo método de investigación para mejorar las perspectivas de conservación de la biodiversidad en los trópicos humanos modificados, evitando generalizaciones sobre los valores de la biodiversidad entre ecosistemas y dentro y entre paisajes.

Referencias

- Bennett, A.F., Radford, J.Q., Haslem, A. 2006. Properties of land mosaics: implications for nature conservation in agricultural environments. *Biological Conservation* 133(2): 250-264.
- Botequilha Leitão, A., Ahern, J. 2002. Applying landscape ecological concepts and metrics in sustainable landscape planning. *Landscape and urban planning* 59(2): 65-93.
- Cadenasso, M.L., Pickett, S.T.A., Grove, J.M. 2006. Dimensions of ecosystem complexity: heterogeneity, connectivity, and history. *Ecological complexity* 3(1): 1-12.
- Carrocer, P.B. 1979. *Misión de los Capuchinos en Guayana: Introducción y Resumen Histórico. Vol. I. Fuentes para la Historia Colonial de Venezuela N° 139*. Biblioteca de la Academia Nacional de la Historia. Caracas, Venezuela. 414 pp.
- CVG TECMIN 1987. *Informe de avance de Clima, Geología, Geomorfología Suelos y Vegetación. Hoja NB-20-4*. CVG Técnica Minera CA. Proyecto Inventario de los Recursos Naturales. Ciudad Bolívar, Venezuela.
- Delgado, L., Rosales, J., Blanca, R., Castellanos, H., Figueroa, J., Leal, S., et al., 2005. A conceptual model of biocomplexity in the upper Botanamo river basin. En: Tonella, G. (ed.). *Proceedings of the Fifth IASTED International Conference on Modelling, Simulation and Optimization (MSO'2005) Oranjestad, Aruba. August, 2005*, pp. 297-302.
- Delgado, L.A., Matteucci, S., Acevedo, M., Valeri, C., Blanca, R., Márquez, J. 2017. Causas directas que inducen el cambio de uso del suelo y de la cobertura boscosa, a escala de paisaje, en el sur de Venezuela. *Interciencia* 42(3): 148-156.
- DeFries, R.S., Foley, J.A., Asner, G.P. 2004. Land-use choices: balancing human needs and ecosystem function. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2(5): 249-257.
- DeFries, R., Hansen, A., Newton, A.C., Hansen, M.C. 2005. Increasing isolation of protected areas in tropical forests over the past twenty years. *Ecological Applications* 15(1): 19-26.
- Echeverría, C., Coomes, D., Salas, J., Rey-Benayas, J.M., Lara, A., Newton, A. 2006. Rapid deforestation and fragmentation of Chilean temperate forests. *Biological conservation* 130(4): 481-494.
- Eastman, J.R. 2012. *IDRISI selva*. Clark University, Worcester, MA. Estados Unidos.
- ESRI 2008. Arc GIS 9.3 (ArcMap, ArcCatalog). Environmental Systems Research Institute, Inc. Los Ángeles, Estados Unidos.
- Etter, A., McAlpine, C., Phinn, S., Pullar, D., Possingham, H. 2006. Characterizing a tropical deforestation wave: a dynamic spatial analysis of a deforestation hotspot in the Colombian Amazon. *Global Change Biology* 12(8): 1409-1420.
- FAO 2006. Global forest resources assessment 2005 – Progress towards sustainable forest management. *FAO Forestry Paper* No. 147. Roma, Italia.
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., et al. 2005. Global consequences of land use. *Science* 309 (5734): 570-574.
- Franklin, J.F., Forman, R.T. 1987. Creating landscape patterns by forest cutting: ecological consequences and principles. *Landscape Ecology* 1(1): 5-18.
- Frate, L., Saura, S., Minotti, M., Di Martino, P., Giancola, C., Carranza, M.L. 2014. Quantifying forest spatial pattern trends at multiple extents: an approach to detect significant changes at different scales. *Remote Sensing* 6(10): 9298-9315.
- Gardner, T.A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R.M., Harvey, C.A., Peres, C.A., Sodhi, N.S. 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters* 12(6): 561-582.
- Haines-Young, R., Chopping, M. 1996. Quantifying landscape structure: a review of landscape indices and their application to forested landscapes. *Progress in physical geography* 20(4): 418-445.
- INE 2011. XIV Censo Nacional de Población y Vivienda 2011. Instituto Nacional de Estadísticas. Caracas, Venezuela. Disponible en: <http://www.redatam.ine.gob.ve/Censo2011/index.html>.
- Kapos, V., Jenkins, M. 2002. *Tropical forest management and biodiversity information and indicators*. 54pp. United Nations Environment Programme, Kenya and World Conservation Monitoring Centre (IUCN). Cambridge, Reino Unido.
- Kapos, V., Lysenko, I., Lesslie, R. 2000. Assessing forest integrity and naturalness in relation to biodiversity. *Forest Resources Assessment (FRA) Working Paper Series*, 54. FAO, Roma, Italia.
- Laurance, W.F. 1999. Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological Conservation* 91(2): 109-117.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E., Laurance, S.G., Andrade, A., Ewers, R.M., Harms, K.E., Ribeiro, J.E. 2007. Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis. *PLoS One* 2(10): e1017.
- Lindenmayer, D., Hobbs, R.J., Montague-Drake, R., Alexandra, J., Bennett, A., Burgman, M., Zavaleta, E. 2008. A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecology letters* 11(1): 78-91.
- McGarigal, K., Marks, B.J. 1995. *Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure*. General Technical Report PNW-GTR-351. US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. Portland, OR. Estados Unidos. 122 p.
- McGarigal, K., Cushman, S.A., Ene, E. 2012. FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Disponible en: <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>.
- Matteucci, S.D. 2006. Ecología de paisajes: ¿Qué es hoy en día? *Revista Fronteras* 5:1-8.
- Matteucci, S.D., Silva, M. 2005. Selección de métricas de configuración espacial para la regionalización de un territorio antropizado. *Geofocus* 5, 180-202.
- Mennis, J. 2006. Socioeconomic-vegetation relationships in urban, residential land: the case of Denver, Colorado. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 72(8): 933.
- Metzger, J.P. 2000. Tree functional group richness and landscape structure in a Brazilian tropical fragmented landscape. *Ecological Applications* 10(4): 1147-1161.
- Nagendra, H., Pareeth, S., Sharma, B., Schweik, C.M., Adhikari, K.R. 2008. Forest fragmentation and regrowth in an institutional mosaic of community, government and private ownership in Nepal. *Landscape Ecology* 23(1):41-54.
- Pickett, S.T., Cadenasso, M.L., Grove, J.M., Nilon, C.H., Pouyat, R.V., Zipperer, W.C., Costanza, R. 2001. Urban ecological systems: linking terrestrial ecological, physical, and socioeconomic components of metropolitan areas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 127-157.
- Pimentel, N., Flores L.Z. 2010. Geología del oro en Venezuela. En: *El Libro del Oro de Venezuela*, pp. 167-184. Banco Central de Venezuela. Litoven. Caracas, Venezuela.
- Puyravaud, J.P. 2003. Standardizing the calculation of the annual rate of deforestation. *Forest Ecology and Management* 177(1): 593-596.
- Redo, D.J., Grau, H.R., Aide, T.M., Clark, M.L. 2012. Asymmetric forest transition driven by the interaction of socioeconomic development and environmental heterogeneity in Central America. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109(23): 8839-8844.
- Song, C., Woodcock, C.E., Seto, K.C., Lenney, M.P., Macomber, S.A. 2001. Classification and change detection using Landsat TM data: when and how to correct atmospheric effects?. *Remote sensing of environment* 75(2): 230-244.

- Turner, M.G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:171-197.
- Turner, M.G., Gardner, R.H., O'Neill, R.V. 2001. *Landscape ecology in theory and practice: pattern and process*. Springer-Verlag New York, Nueva York. Estados Unidos.
- Wagner, H.H., Fortin, M.J. 2005. Spatial analysis of landscapes: concepts and statistics. *Ecology* 86(8): 1975-1987.
- Wiens, J.A. 1999. Toward a unified landscape ecology. *Issues in landscape ecology* 148-151.
- Wittemyer, G., Elsen, P., Bean, W.T., Burton, A.C.O., Brashares, J.S. 2008. Accelerated human population growth at protected area edges. *Science* 321(5885): 123-126.
- XLSTAT 2015. XLSTAT Premium Software. Version 2015. Copyright Addinsoft 2015. Disponible en: <http://www.xlstat.com>.