

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO

Colegio de Postgrados

**Avance y patrones de distribución espacial de *Psidium guajava*
en el Sur de la Isla Isabela, Galápagos**

Pablo Francisco Cabrera Barona

**Tesis de grado presentada como requisito para la obtención del título de Máster en
Ecología con Mención en Manejo de Recursos Naturales.**

Quito

Diciembre de 2010

Universidad San Francisco de Quito

Colegio de Postgrados

HOJA DE APROBACIÓN DE TESIS

**Avance y patrones de distribución espacial de *Psidium guajava* en
el Sur de la Isla Isabela, Galápagos**

Pablo Francisco Cabrera Barona

Carlos Mena, Ph.D.
Director de Tesis y
Miembro del Comité de Tesis

Stella de la Torre, Ph.D.
Miembro del Comité de Tesis

Hugo Valdebenito, Ph.D.
Miembro del Comité de Tesis

Esteban Suárez, Ph.D.
Director de la Maestría en Ecología Tropical

Stella de la Torre, Ph. D.
Decana del Colegio de Ciencias
Biológicas y Ambientes

Víctor Viteri Breedy, Ph.D.
Decano del Colegio de Postgrados

Quito, Diciembre de 2010

© **Derechos de autor**

Pablo Francisco Cabrera Barona

2010

Dedicatoria

A mi madre Elizabeth y a mi esposa Mónica,

Por su inmenso amor y apoyo incondicional

Agradecimientos

A Carlos, Stella y Hugo por su guía

Al personal del Parque Nacional Galápagos en Isabela, por su apoyo

Resumen

Psidium guajava es una de las especies de plantas exóticas más invasiva en las Islas Galápagos, y ocupa actualmente extensas áreas de las zonas medias y altas de las islas. El presente estudio mide el avance y el comportamiento espacial de *P. guajava* en el sur de la Isla Isabela, calculando su área de ocupación en los años de 1980, 2001 y 2009, y las métricas de paisaje de la zona de estudio en los años mencionados. Se midió abundancia, altura y cobertura de dosel de esta especie y parámetros ambientales de suelo, y se calculó características ambientales del área de estudio relacionadas con la topografía. Con estos datos, se evaluó si existen diferencias de abundancia, altura y cobertura de dosel de *P. guajava* entre las zona de transición y zona alta del área de estudio y que variables edafológicas y topográficas influyen más en su avance. Finalmente, se realizó un modelo predictivo que represente su posible área de ocupación en el futuro. A partir de los resultados obtenidos, se describe una continua invasión de la especie desde zonas medias a zonas altas de la isla y una homogenización del paisaje natural a paisaje ocupado solamente por *P. guajava*. También se determinó que en ciertos casos existen diferencias de estructura de plantas de *P. guajava* entre las zonas alta y de transición y que las variables ambientales tomadas en cuenta explican solo en cierto grado el avance de esta especie. El modelamiento de ocupación futura determinó que parches de esta especie que actualmente están separados, para el año 2030 estarán conectados o formando un solo parche más grande. También el modelo determino el aparecimiento de nuevos parches en zonas dentro del Parque Nacional Galápagos. Los resultados obtenidos ofrecen una mejor idea a cerca de la situación actual y futura de la invasión de *P. guajava* en la Isla Isabela, información que puede apoyar a la toma de decisiones para el monitoreo y control de esta especie invasiva.

Abstract

Psidium guajava is one of the most exotic invasive species of plants in the Galapagos Islands, and currently occupies large areas of middle and upper areas of the islands. This study measures the progress and spatial behavior of *P. guajava* in southern Isabela Island, calculating their area of occupation in the years 1980, 2001 and 2009, and landscape metrics in the study area in those years. Abundance were measured, height and canopy cover of this species and soil environmental parameters, and estimated environmental characteristics of the study area related to the topography. With these data, I assessed whether there are differences in abundance, height and canopy cover of *P. guajava* between transition zone and upper part of the study area and soil and topographical variables have more influence on its progress. Finally, I conducted a predictive model that represents a possible area of occupancy in the future. From the results displayed a continuous invasion of species from medium to high altitude areas of the island and a natural landscape homogenization of landscape occupied only by *P. guajava*. It also found that in some cases there are differences in the structure of plants of *P. guajava*, including high and transition zones and environmental variables taken into account only to some extent explain the spread of this species. The modeling of future occupation showed that isolated patches at 2009, will be connected and forming greater single patches at 2030. The modeling also described the appearing of new patches in Galapagos National Park areas. The results give a better idea about the current and future situation of invasion of *P. guajava* on Isabela Island, information which can support decision making for control of this invasive species.

Tabla de Contenido

Dedicatoria.....	iv
Agradecimientos.....	v
Resumen.....	vi
Abstract.....	vii
Artículo: Avance y patrones de distribución espacial de <i>Psidium guajava</i> en el Sur de la Isla Isabela, Galápagos.....	1
Resumen.....	1
Introducción.....	2
Métodos.....	6
Resultados.....	17
Discusión.....	21
Referencias.....	29
Leyenda de Figuras.....	36
Figuras.....	37
Tablas.....	43

AVANCE Y PATRONES DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE *PSIDIUM* GUAJAVA EN EL SUR DE LA ISLA ISABELA, GALÁPAGOS

(Para ser sometido en la revista Landscape Ecology)

Palabras claves: Ecología de paisaje, Galápagos, especies invasoras, *Psidium guajava*, modelamiento espacial

Resumen

Psidium guajava es una de las especies de plantas exóticas más invasiva en las Islas Galápagos, y ocupa actualmente extensas áreas de las zonas medias y altas de las islas. El presente estudio mide el avance y el comportamiento espacial de *P. guajava* en el sur de la Isla Isabela, calculando su área de ocupación en los años de 1980, 2001 y 2009, y las métricas de paisaje de la zona de estudio en los años mencionados. Se midió abundancia, altura y cobertura de dosel de esta especie y parámetros ambientales de suelo, y se calculó características ambientales del área de estudio relacionadas con la topografía. Con estos datos, se evaluó si existen diferencias de abundancia, altura y cobertura de dosel de *P. guajava* entre las zona de transición y zona alta del área de estudio y que variables edafológicas y topográficas influyen más en su avance. Finalmente, se realizó un modelo predictivo que represente su posible área de ocupación en el futuro. A partir de los resultados obtenidos, se describe una continua invasión de la especie desde zonas medias a zonas altas de la isla y una homogenización del paisaje natural a paisaje ocupado solamente por *P. guajava*. También se determinó que en ciertos casos existen diferencias de estructura de plantas de *P. guajava* entre las zonas alta y de transición y que las variables ambientales tomadas en cuenta explican solo en cierto grado el avance de esta especie. El modelamiento de ocupación futura determinó que parches de esta especie que actualmente están separados, para el año 2030 estarán conectados o formando un solo parche más grande. También el modelo determino el aparecimiento de nuevos parches en zonas dentro del Parque Nacional Galápagos. Los resultados obtenidos ofrecen una mejor idea a cerca de la situación actual y futura de la invasión de *P. guajava* en la Isla Isabela, información que puede apoyar a la toma de decisiones para el monitoreo y control de esta especie invasiva.

Introducción

En nuestro planeta, se han dado a través del tiempo dinámicas que han permitido el traslado de especies desde un lugar a otro. La presencia del ser humano ha intensificado los procesos naturales de dispersión de especies tanto animales como vegetales (Vitousek et al. 1997) debido a que el mismo ha constituido un vector de transporte de dichas especies, las cuales, ubicadas en un nuevo hábitat cambian los procesos ecológicos normales al tratar de adaptarse al nuevo medio (Strayer et al. 2006), generando impactos ambientales de diferente tipo (Brown J. y Sax D. 2004; Callaway y Maron 2006). Muchas de estas nuevas especies no logran adaptarse de manera adecuada por lo que resulta inviable su desarrollo en el nuevo hábitat (Mack et al. 2000); sin embargo, otras logran adaptarse de tal forma, que pueden alcanzar densidades muy altas en el nuevo hábitat y generar un peligro para la sobrevivencia de las especies nativas (Byers et al. 2002) Incluso, algunas veces las especies extranjeras suelen responder a su nuevo hábitat de mejor manera que cómo respondían o interactuaban en sus ecosistemas originales (CDC, 2002).

Al alcanzar las especies introducidas niveles críticos en cuanto a su alto desarrollo poblacional, se vuelven un peligro para las especies endémicas, las desplazan al acaparar fuentes de nutrientes antes disponibles exclusivamente para las especies nativas (Thomas y Reid 2007), y alteran los flujos normales de materia y energía (Forman y Godron, 1986).

Las islas Galápagos son uno de los lugares más importantes en el mundo en cuanto a riqueza biológica, tomando en cuenta que dicho endemismo y refleja distintos estados de evolución biológica respecto a los distintos estados de edad geológica de cada isla. La llegada de especies exóticas a las islas se relaciona directa y proporcionalmente con la llegada de seres humanos a las mismas (Henderson, 2006), desde el arribo de piratas y contrabandistas en el siglo XVII, pasando por la formación de la “sociedad colonizadora del archipiélago de Galápagos” a inicios de la época republicana (Chiriboga y Maignan, 2006), hasta nuestros días. El continuo flujo de actividades humanas a través de cuatro siglos, ha modificado, en algunos casos irremediamente, el estado natural de las Galápagos.

Estas actividades humanas han mantenido una tendencia de introducción de especies animales y vegetales. Los procesos económicos de muchos pobladores se han referido a la producción de especies vegetales exóticas traídas del continente, entre estas especies se encuentra la guayaba (*Psidium guajava*), que actualmente se encuentra fuera de control en las islas Floreana, San Cristóbal e Isabela (Jaramillo com. per.).

Diversos parámetros ambientales deben cumplirse para permitir la proliferación de una especie invasora, entre ellos están los parámetros geográficos o de la ecología de paisaje (Fridley et al. 2007); de hecho, se encuentra ampliamente aceptada la presencia de barreras geográficas como factor importante para la dispersión de las poblaciones (Sánchez-Azofeifa et al. 2003). La configuración geográfica de una determinada zona, responde a una heterogeneidad espacial expresada a diversas escalas (Forman y Godron 1986), y la estructura de paisaje posee un determinado impacto en los flujos de materia y energía (Ryszkowski y Kedziora 1987), procesos dinámicos que se relacionan con la dispersión de especies (Forman y Godron 1986).

Los patrones de paisaje son resultado a más de procesos naturales, de las formas cómo los humanos manejan su entorno (Iovanna y Vance 2007), al mismo tiempo que dichos patrones influyen el comportamiento de los propios seres humanos y las demás especies. Los factores modeladores del paisaje son múltiples y pertenecen a una diversidad de escalas (Turner 2005), y se encuentran ligados a características ambientales que comprenden los requerimientos mínimos u óptimos para el desarrollo de una especie determinada (Rotenberry 2006).

Si las especies invasoras son consideradas una perturbación al ecosistema, y si dichas especies ocupan un lugar determinado en el tiempo y en el espacio, estas poseen una configuración espacial específica (Fridley et al. 2007), configuración que es causa y efecto de procesos ambientales, sociales y económicos (Forman y Godron 1986). Determinar cómo influye la configuración espacial de las zonas afectadas por determinado problema, en la mitigación o desarrollo de dicho problema, es un reto científico que todavía está siendo estudiado y desarrollado (Gustafson 1998).

Las invasiones biológicas abarcan frecuentemente grandes extensiones, por lo que el análisis cuantitativo a varias escalas se hace necesario para una adecuada gestión del problema (Mack et al. 2007).

Existe en la actualidad toda una serie de herramientas que permiten la evaluación espacial de factores ambientales que influyen en el avance de una especie, como son las imágenes satelitales y los sistemas de información geográfica, mientras que el análisis de los procesos ecológicos detrás de los procesos espaciales de una invasión biótica se puede realizar a través de la aplicación de la Ecología de Paisaje.

La Ecología de Paisaje estudia las relaciones entre la estructura espacial de los elementos de un paisaje (coberturas de suelo, hidrografía, topografía, etc) con los procesos ecológicos que en él se desarrollan (Forman y Godron 1986; Turner 1989;). El concepto de paisaje ha sido planteado bajo diferentes perspectivas, sin embargo, la Ecología de Paisaje aparece propiamente con la propuesta de combinar dos disciplinas: la ecología y la geografía, al relacionar lo funcional de un paisaje, es decir los procesos, con la dimensión horizontal del mismo, es decir las estructuras espaciales (Troll 1939).

Es así que el paisaje llega a considerarse como un todo funcional donde las características de los diferentes usos de suelo y coberturas vegetales son las integradoras de los procesos bióticos y abióticos que en los mismos se desarrollan, siendo estas coberturas zonas espaciales visibles, perceptibles, cartografiables y cuantificables en el tiempo y en el espacio (Forman y Godron, 1986). Como coberturas espaciales a más de expresar su naturaleza (usos de suelo, tipos de vegetación), expresan atributos como tamaño, forma y configuración, y relaciones espaciales como vecindad, conectividad y proximidad (Troll 1939). Cada cobertura de suelo en un paisaje se encuentra compuesta por un conjunto de parches. Los parches son las unidades elementales del mosaico paisajístico, y poseen un área núcleo y un borde que hace de zona de transición entre el área núcleo y el ambiente fuera del parche (Troll, 1939).

Los parches son los elementos de la estructura de paisaje que determinan en sí la configuración del mosaico paisajístico, ya que son considerados las unidades paisajísticas básicas, las cuales según sus características de área, forma y dispersión, explican cuán fragmentado puede estar un ecosistema determinado (Forman y Godron, 1986).

El mapeo y evaluación espacial de plantas invasivas, permite conocer la extensión de la invasión, identificar áreas prioritarias de acción y conservación, generar evaluaciones temporales de la invasión y evaluar la factibilidad logística para su erradicación o reducción. El entendimiento y la predicción de los impactos de procesos por parte de distintos tipos de cubiertas vegetales, requiere de reconstrucciones temporales y proyecciones de dichas coberturas (Lambin et al. 2003).

Como objetivos, el presente estudio se busca resolver las siguientes preguntas:

1) Que características de tamaño, forma y distribución espacial tienen las coberturas de *P. guajava* y cuál ha sido su avance desde el año 1980 al año 2009?; 2) ¿Existen diferencias de abundancia, cobertura de dosel y altura de *P. guajava* entre las zona de transición y zona alta del área de estudio, debido a la variación altitudinal?, 3) Influyen las variables edafológicas y topográficas en el avance de *P. guajava*? y 4) ¿Cuál es el escenario futuro del avance de *P. guajava*?

Métodos

Área de estudio

El área de estudio comprende las estribaciones del lado sur del volcán Sierra Negra en la Isla Isabela, Galápagos (**Figura 1**), en donde se ha producido la invasión de *P. guajava* desde inicios del siglo XX.

El clima varía en tres tipos según el piso altitudinal: cálido-seco (hasta 320 msnm), húmedo cálido (hasta alrededor de 550 msnm) y templado húmedo (sobre los 550 msnm) (McMullen 1999). Estos pisos altitudinales se deben a la presencia del volcán Sierra Negra, y las pendientes son muy variables, desde perfiles escalonados con desniveles de 5 hasta 20 metros, hasta zonas onduladas y suaves donde se ubican principalmente las zonas de producción agrícola (INGALA 1987).

Según el piso altitudinal, se desarrollan diversas formaciones vegetales. En la zona cálida-seca son representativos la *Opuntia echios* (opuntias) y *Jasminocereus thouarsii* (cactus), mientras que en la zona húmeda cálida predomina la vegetación siempre verde por ejemplo *Scalesia cordata*, *Zanthoxylum fagara* (uña de gato), *Kalanchoe pinata* (hoja de aire) (McMullen 1999). Esta zona posee suelos muy fértiles y abundante agua (Schofield 1989). La zona alta (localmente conocida como pampa), permanece continuamente húmeda, y se encuentran en la misma varios tipos de helechos, como *Cyperus grandifolius* y *Cyperius virens* y herbáceas. Antes de la presencia de humanos en la isla, no existían árboles en esta zona (Schofield 1989 McMullen 1999), sin embargo actualmente gran parte de la misma se encuentra ocupada por árboles exóticos como *P. guajava*.

P. guajava, en el caso de la Isla Isabela, fue introducida a inicios del siglo XX, y ha tenido un continuo avance desde esa época, siendo en los últimos 30 años donde ha alcanzado a cubrir casi toda la zona alta (de pampa) contigua al área agrícola, como también la zona media, en la misma área agrícola (Chiriboga y Maignan 2006).

Gran parte de la zona de estudio se ubica en la zona agrícola de la isla Isabela. Esta zona se extiende desde el sector de Marianitas en los límites sur hasta el sector de El Cura, ubicado en

la zona alta. En esta área se encuentra el poblado de La Esperanza que se dedica a actividades agrícolas. Existen gran cantidad de fincas, la mayor parte de ellas no trabajadas, abandonadas, o descuidadas por sus dueños, por lo que son lugares propicios para el establecimiento de *P. guajava*. El avance de *P. guajava* se ha dado desde las zonas bajas hacia las zonas altas de la isla, debido principalmente a la desaparición de ganado de las zonas altas o pampas, el cual que mantenía los pastizales evitando el crecimiento de otras plantas (Eckhardt 1972).

Procesamiento digital de imágenes de satélite

La información satelital recopilada fue una imagen Quickbird del año 2006, una imagen Spot 4 del 2001, una imagen Landsat MSS de 1980, y una imagen Landsat ETM del 2009. Se tomaron 258 puntos GPS para el reconocimiento del área de estudio, en dos fases de campo, la primera del 16 al 21 de agosto del 2009, y la segunda, del 8 al 24 de diciembre del 2009. En esta segunda fase, se hizo también un mapeo participativo con habitantes locales, sobre el avance de *P. guajava* desde la década de 1980 hasta el año 2009. Entre otras fuentes, este estudio utilizó como referencia la información cartográfica base y temática de las Islas Galápagos generada por The Nature Conservancy (TNC) en colaboración con el Centro de Levantamiento pro Sensores Remotos del Ecuador (CLIRSEN) a una escala 1:50000

En el procesamiento digital de imágenes, se realizaron correcciones geométricas y radiométricas. La corrección geométrica corrige los errores de geo referencia de las imágenes satelitales, mientras que la corrección radiométrica corrige los efectos de la atmósfera sobre las imágenes y transforma los valores de los píxeles a valores reales de radiancia. Se realizó la corrección geométrica de las imágenes de satélite utilizando como referencia la imagen Landsat 7 ETM+ del 2009, y también se realizaron correcciones radiométricas de las imágenes Landsat 3 MSS de 1980 y Landsat 7 ETM+ del 2009. Para realizar esta corrección, se utilizó la fórmula de Chávez (Chuvienco 2002) de corrección radiométrica y atmosférica:

$$\rho_k = \frac{D\pi(L_{sen,k} - L_{a,k})}{E_{0,k} \cos \theta_i \tau_{k,i}}$$

Donde D es el factor de corrección de la distancia entre el Sol y la Tierra y se encuentra en función del día Juliano en que se tomó la imagen satelital; $L_{sen,k}$ es la radiancia espectral de

una banda específica expresada en $Wm^{-2}sr^{-1}um^{-1}$; $L_{a,k}$ es un valor de radiancia estimada que toma en cuenta el número digital mínimo de cada banda y de parámetros estándar de calibración de la imagen; $E_{0,k}$ es la irradiancia solar en la parte superior de la atmósfera; θ_i es el ángulo cenital entre la vertical del terreno y el flujo incidente proveniente del sol y $\tau_{k,i}$ corresponde a los valores de transmisividad para cada banda. En la **Tabla 1** se especifican los parámetros de calibración y valores de transmisividad e irradiancia de imágenes Landsat 3 MSS y Landsat 7 ETM+.

Una vez corregidas las imágenes, se analizaron primero las imágenes Landsat 7 ETM+ de 2009 y Spot 4 de 2001. En primer lugar se hizo una interpretación visual de las imágenes, tomando en cuenta criterios espectrales (brillo, color), espaciales simples (forma, tamaño, textura) y espaciales complejos (contexto y asociación) (Chuvieco 2002; Correa 2005), y trabajando con una combinación espectral 432 (infrarrojo cercano, rojo, verde) para la imagen Landsat 7 ETM+ y 321 (infrarrojo cercano, rojo, verde) para la imagen Spot 4 de 2001. Las zonas correspondientes a *P. guajava* se caracterizaron por ser cubiertas de tonos rojizos y textura uniforme. En los límites con la zona agrícola posee bordes regulares, mientras que en la zona más alejadas en los flancos occidentales del área de estudio, las cubiertas de *P. guajava* poseen tamaño considerable y sus bordes son irregulares.

En segundo lugar, se realizó el cálculo del *NDVI* (*Índice de Vegetación Diferenciado Normalizado*), el cual brinda información sobre el vigor vegetal de una zona determinada y producción de biomasa (Chuvieco, 2002). Se lo calcula con la siguiente fórmula:

$$NDVI = \frac{IRC - R}{IRC + R}$$

Donde IRC representa el valor del píxel en el infrarrojo cercano y R en el rojo. Cuando una zona tiene valores de -1 a 0 quiere decir que no posee vegetación, mientras que valores de 0 a 1 corresponden a zonas con vegetación. Valores cercanos a 1, indican que existe mayor vigor vegetal o producción de biomasa. Los valores de NDVI obtenidos se indican en la **Tabla 2**. Para el área de estudio, los valores más bajos de NDVI corresponden a suelos desnudos, los valores medios en su mayoría representan vegetación nativa, en tanto que los valores más altos

corresponden a zonas invadidas por *P. guajava*. Se aprecia una sobreposición de valores de NDVI de zonas agrícolas con valores de NDVI de zonas de *P. guajava* y de zonas de vegetación nativa. Este defecto puede ser corregido a partir de la interpretación visual realizada previamente, en la cual se identificaron sin problema las zonas agrícolas del área de estudio.

En tercer lugar, se obtuvieron y analizaron las firmas espectrales de las imágenes Landsat 7 y Spot 4. Se observó una discriminación leve de las distintas coberturas entre las diferentes bandas de cada imagen, sin embargo existen zonas espectrales en donde las coberturas de cultivos y pastos, de *P. guajava* y de otro tipo de vegetación experimenta una sobreposición, lo cual puede generar una confusión de clases al momento de realizar la clasificación de las imágenes.

Se realizó una clasificación no supervisada de las imágenes con 10 clases, para finalmente, hacer una clasificación supervisada en base a los criterios obtenidos a partir de la interpretación visual, el análisis del NDVI y firmas espectrales, la clasificación no supervisada, el conocimiento previo de la realidad en el campo y la imagen Quickbird. A las imágenes clasificadas se les aplicó un filtro estadístico de 3x3 para eliminar el efecto “sal y pimienta” en la clasificación (píxeles aislados de una determinada clase, rodeados totalmente de un área correspondiente a otra clase diferente) (Chuvienco 2002)

En el caso de esta imagen Landsat 3 MSS de 1980, la clasificación supervisada fue un método más complicado de realizar ya que, si bien no proviene de una fecha tan lejana de la actual, presenta información excontemporánea. Su interpretación visual fue limitada, por tener en general tonos más uniformes de vegetación, y menor resolución espacial (tamaño de píxel de 60 m), por lo que se aplicó un análisis estadístico de Componentes Principales, generando 4 componentes, y obteniendo 4 autovalores (ϵ), los mismos que expresan la longitud de cada uno de los nuevos componentes o la proporción de la información original que cada uno posee (Chuvienco 2002). Esta proporción se la puede obtener a partir del cociente entre el autovalor y la suma de todos los autovalores. El valor obtenido de esta proporción es la varianza original de cada componente:

$$V = \frac{\varepsilon_j}{\sum_{j=1}^p \varepsilon_j}$$

Donde V es la varianza del componente principal, ε_j es el autovalor y p el número total de componentes (Chuvienco 2002). Aplicando esta ecuación para cada autovalor, se obtuvo la varianza original asociada a cada uno de los componentes: 79,2 % para el primer componente; 19,5 % para el segundo componente; 0,7 % para el tercero, y 0,6 % para el cuarto. De acuerdo a estos porcentajes, se seleccionaron únicamente los dos primeros componentes, que retenían un total de 98.7 % de la varianza original de la imagen. Posteriormente, se aplicó una clasificación no supervisada de 10 clases a estos componentes.

Para producir los mapas de cobertura vegetal se convirtieron las imágenes clasificadas a formato vector y se editó los errores de clasificación; después se volvió a convertir las imágenes a formato raster para homologar la resolución espacial de las imágenes de 2009 y 2001 (30 metros) a la resolución espacial de la imagen clasificada de 1980 (60 metros).

La leyenda utilizada para los mapas de cobertura vegetal fue: Zona de *P. guajava*, Agropecuario, Vegetación natural, Eriales (zonas de lavas) y Poblado (modificado de TNC-Clirsen 2006).

Se evaluó la precisión de las imágenes generadas usando matrices de confusión. Para esto, se necesita realizar un muestreo de puntos de evaluación sobre las imágenes clasificadas, calculando previamente un tamaño de muestra, utilizando la ecuación de distribución binomial de probabilidad:

$$n = \frac{z^2 pq}{L^2}$$

Donde \underline{z} es el valor de la abcisa de la curva normal para un valor determinado de probabilidad, L es el error tolerable, p indica el porcentaje estimado de aciertos, q el de errores. Se estimó el error de los mapas generados con el 95% de probabilidad ($z=1.96$) y se aceptó un error de 5% (L). Se consideró $p= 50\%$, ya que no se conocía *a priori* el número de aciertos, y con el fin de

maximizar el tamaño muestral. El tamaño de la muestra fue de 384 puntos, los cuales se distribuyeron aleatoriamente sobre cada imagen.

Para la evaluación, se usaron diversas fuentes cartográficas y bibliográficas. Para las imágenes de 1980 y 2001 se utilizó un mapa participativo (Nieto y Ramón com. per.) de la zona de estudio generado en campo, los mapas de cobertura vegetal de la zona agrícola de Isabela (INGALA 1987), e información secundaria (DeVries y Tupiza 1979; Delgado 1997). Para la imagen de 2010, se usaron el mapa de cobertura vegetal de Isabela (TNC-CLIRSEN, 2006), la imagen Quickbird del año 2006, información secundaria (Jaramillo 1998) y el muestreo con puntos GPS realizado en campo. Los resultados de la evaluación de la precisión se indican en la **Tabla 3**, valores más cercanos a 100% indica un acuerdo total con el terreno (Chuvieco 2002).

Cálculo de métricas de paisaje

El cálculo de índices y métricas de paisaje se realizó sobre los mapas de cobertura vegetal de cada año de estudio. Las medidas que se aplicaron cuantificaron el área, forma, dispersión y yuxtaposición de las diferentes clases y parches que se encuentren en la zona de estudio (McGarigal y Marks 1995; O'Neill et al. 1997; Gustafson 1998; Chuvieco 2002). El área se cuantificó sumando las áreas de todos los parches de una clase de cobertura determinada; la métrica de forma es una relación entre el área de un parche y el área de una circunferencia de igual perímetro del parche (Chuvieco 2002) y se pueden obtener de este índice valores de 0 a 1, en donde valores más cercanos a 1 indican formas compactas y bordes regulares (Correa 2005); la métrica de densidad de parches indica el número de parches de una cobertura por área de paisaje, y la de distancia al vecino más cercano indica la distancia de un parche de un tipo de cobertura vegetal al parche más cercano del mismo tipo de cobertura; finalmente, el índice de yuxtaposición indica el nivel de heterogeneidad de paisaje (McGarigal y Marks 1995). En la **Tabla 4** se indica una descripción más detallada de estas métricas.

Muestreo de campo

El muestreo se realizó en la zona de fincas del área de estudio, con un total de 90 muestras. Se llevó a cabo un muestreo estratificado y por conglomerados (Chuvieco 2005); estratificado ya que se dividió a la población de muestras en subgrupos en función de dos variables auxiliares: piso altitudinal y presencia de coberturas arbóreas de *P. guajava*; por conglomerados porque las transectas de toma de muestras se formaron a partir de un grupo de puntos cercanos, como se explicará posteriormente. Este tipo de muestreo ha demostrado ser eficaz para extender criterios ecológicos a nivel de comunidad hacia paisajes, ya que captura datos a diferentes escalas: las distancias entre puntos de conglomerados captura variabilidad en los datos a escalas más finas mientras que las distancias entre conglomerados ubicados en diferentes estratos capturan variabilidad a grandes escalas, además que proveen una amplia cobertura espacial del área de estudio (Urban et al. 2002)

De las 90 muestras tomadas, se ubicaron 45 en la zona de transición y 45 en la zona alta del área de estudio, tomando como límite entre las dos zonas la cota de 550 metros sobre el nivel del mar (INGALA 1987). En cada zona se ubicaron tres parches de *P. guajava*. La condición que debió cumplir cada parche es que formara lo que localmente se conoce como “*guayabales*”, es decir, zonas con presencia de estrato arbóreo de *P. guajava*. En cada parche se ubicaron tres puntos base. Cada punto base sirvió de partida para el transecto. El transecto fue en forma de *L*, formado de cinco puntos: el punto central, dos puntos ubicados en dirección norte y dos puntos ubicados en dirección este, respecto al punto central (Chuvieco 2005). Cada punto a su vez, fue el centro de cada parcela de estudio o unidad muestral. Los criterios para ubicar los puntos base se tomaron a partir de un reconocimiento previo del campo, donde se apreció que una distancia mínima de 10 metros a partir de las vías era adecuada para tomar las muestras, para evitar sesgos en las mediciones por presencia de vegetación diferente a la *P. guajava* que a veces se encontraba a orillas del camino.

Cada transecto tuvo una longitud de 35 metros, en donde cada 5 metros se ubicaron las parcelas de estudio de 3x3 metros.

Se tomó la posición geográfica de cada parcela, y en cada una se midió abundancia, cobertura de dosel y altura *P. guajava*, y pH y conductividad del suelo.

Para medir abundancia y altura de *P.guajava*, se contaron y se calculó la altura de plántulas y plantas de estrato arbustivo y de estrato arbóreo. Se consideraron plántulas de *P.guajava* a aquellas de altura menor a 1 metro, arbustos a las plantas mayores de 1 metro, hasta los 2 metros, y árboles de *P.guajava* a aquellos mayores a 2 metros (Jaramillo com. per.). Para plantas con muchas ramificaciones se midió la altura respecto a la rama más alta. Para medir la altura de plantas y arbustos se usó una cinta métrica mientras que para medir la altura de los árboles se usó un clinómetro. Se midió porcentaje de cobertura de dosel del estrato arbóreo de *P.guajava* mediante el uso de un densiómetro.

Para medir el pH y conductividad del suelo en cada parcela, se cavó a una profundidad de 10 cm y se tomó muestras de suelo mezclando cada muestra con agua destilada en proporción 1:2 (10 gr de suelo con 20 ml de agua), y mediante el uso de un pHmetro y conductímetro se midió pH y conductividad obtenidas después de 1 minuto de muestreo (Willard et al. 1974; Calderón y Pavlova 1999).

Cálculo de variables topográficas

Para este cálculo se utilizó el modelo digital de terreno (MDT) del sensor satelital ASTER, del año 2006 y con resolución de 30 metros, a partir del cual se generaron el mapa de pendientes, el mapa de aspecto (orientación de la pendiente) y el mapa hidrológico de dirección de flujo, el cual sirvió para generar el mapa de acumulación de flujo. La dirección de flujo indica el patrón de movimiento que el agua tomaría al escurrirse a través de una superficie dada, mientras que la acumulación de flujo es un indicador de la cantidad de agua acumulada bajo las pendientes (Kokkila 2002). Después se obtuvo el área de drenaje, que está en función de la acumulación de flujo y representa el área pendiente arriba que drena sobre un punto específico (Moore et al. 1993; Martínez 1999; Sorensen et al. 2006). Se calculó con los datos obtenidos el índice de humedad para el área de estudio con la fórmula

$$\ln\left(\frac{AD}{\tan(\beta)}\right)$$

Donde AD es el área de drenaje y β es la pendiente en grados (Moore et al. 1993; Martínez 1999); los valores de este índice varían de 0 a 15 (Suárez et al. 2006)

Finalmente se calculó la distancia desde los puntos de muestreo hasta los límites del Parque Nacional Galápagos, con el fin de contar con una variable adicional en el análisis estadístico que describa la ubicación espacial de lugares con cobertura de *P. guajava* respecto a los límites del Parque Nacional.

Análisis estadístico

Primeramente, se obtuvieron las estadísticas descriptivas de los valores de altura, abundancia y cobertura de dosel de *P. guajava*, como también de las variables edafológicas y topográficas.

En segundo lugar, se realizaron pruebas estadísticas para detectar diferencias de las variables de abundancia, altura y cobertura dosel de *P. guajava* entre la zona alta y la zona de transición. Para esto, se utilizó la prueba de Mann-Whitney U test pues no se aseguró la distribución normal de los datos recogidos en campo, además de que la varianza de los datos fue muy alta.

Tercero, se generaron regresiones multivariadas por mínimos cuadrados ordinarios para encontrar si existen relaciones estadísticamente significativas entre las distintas variables edafológicas y topográficas que podrían determinar el avance de *P. guajava*. Dicho avance se representó con las variables de cobertura de dosel, abundancia total y altura de árboles de *P. guajava*, siendo estas las variables dependientes del análisis. Las variables independientes fueron pH, conductividad, humedad, pendiente, aspecto, elevación sobre el nivel del mar, y distancia de los puntos de muestreo a los límites del Parque Nacional. Las regresiones múltiples se consideran como una extensión de la regresión simple, ya que toman en cuenta más de una variable independiente para explicar un fenómeno dado (Amrhein y Griffith 1997; Harlow 2006). De manera matemática, una regresión múltiple se puede expresar como:

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \dots + \beta_k X_k + E$$

En donde Y es la variable dependiente, X_1, X_2, \dots, X_k son las variables independientes, $\beta_0, \beta_1, \beta_2, \dots, \beta_k$ son los coeficientes de la regresión y E es el error de regresión (Amrhein y Griffith 1997). Se espera que cada variable independiente tenga una relación estadísticamente

significativa positiva (+) o negativa (-) sobre la abundancia, altura y cobertura de *P. guajava*. Según se incrementa el valor de las variables independientes (pH, conductividad, humedad, etc), las variables dependientes de cobertura y abundancia de *P. guajava* tendrán una respuesta positiva o negativa. Se realizó un análisis de independencia entre variables independientes, y de normalidad (test de Kolmogorov-Smirnov y test de Jarque-Bera), como también de homoscedasticidad (test de Breusch-Pagan y test de Koenker-Basset) de las variables dependientes con el fin de asegurar niveles de error reales en la regresión. Se encontró que las variables no seguían una distribución normal por lo que se las normalizó de la siguiente manera: a la variable de abundancia total se le aplicó una transformación logarítmica mientras que a las variables de cobertura de dosel y altura de árboles se aplicó transformación cuadrática. Las variables cumplían con la condición de homoscedasticidad.

Para los modelos de regresión multivariada se utilizaron dos conjuntos de datos. El primer conjunto de datos se formó de todos los puntos de muestreo (45 en la zona alta y 45 en la zona de transición, $n=90$). El segundo conjunto de datos, se formó a partir del promedio del conjunto de datos de cada conglomerado del muestreo (9 en la zona alta y 9 en la zona de transición, 18 en total). Se decidió realizar estos dos conjuntos de datos con el fin de comparar si se encuentran valores significativos a partir del muestreo que capta variaciones a menor escala y a mayor escala ($n=90$) o a partir del muestreo, de datos promedios, a una sola escala ($n=18$). Las variables dependientes transformadas presentaron una distribución normal y cumplieron con la condición de homoscedasticidad para las regresiones tanto para $n=90$ como para $n=18$.

Modelamiento predictivo de ocupación futura de P. guajava

Se utilizó dos tipos de modelos predictivos, a) cadenas de Markov, y b) algoritmos de autómatas celulares. En las cadenas de Markov, cada variable (en el caso de trabajar con imágenes, cada píxel) ocupa un sitio determinado, y el valor de cada sitio es dependiente de los valores del mismo sitio en un tiempo anterior (Tso y Mather 2001). Al poseer cada variable un valor determinado y ocupar un sitio en un determinado tiempo, el modelo con cadenas de Markov es un modelo discreto, en donde el valor de la variable en el tiempo futuro

va a depender del valor de la misma variable en el tiempo o período anterior. (Paegelow et al. 2003). Es así como, en el caso del modelamiento futuro de coberturas vegetales, las cadenas de Markov toman en cuenta la dinámica interna del sistema, es decir, a la evolución a través del tiempo de las distintas coberturas dentro de un área determinada, sin tomar en cuenta las dinámicas o factores externos (variables explicativas) de dicha evolución (Tso y Mather 2001; Paegelow et al. 2003; Poska et al. 2008). Las cadenas de Markov calculan una matriz de probabilidades de transición de un valor o estado a otro valor o estado: si una variable X en un tiempo determinado $(t+1)$ tiene un valor V_1 , solo podrá tener este valor V_1 si la variable en el tiempo anterior (t) posee un valor V_0 , siendo la probabilidad de cambio, una probabilidad condicionada (Tso y Mather 2001; Paegelow et al. 2003).

Por otro lado, autómatas celulares, que usa los resultados generados por la cadena de Markov, es un método más sofisticado, basado en la Teoría de la Complejidad, es un modelo discreto que simula el cambio de una variable de un estado a otro en función del estado de dicha variable en un tiempo anterior y de los valores de las variables vecinas, siendo estos cambios funciones de reglas específicas de decisión (Poska et al. 2008). Analiza un conjunto de variables o células (representadas en este caso por píxeles), en donde, el estado de cada célula en determinado tiempo es una función del estado de las células que la rodean (Wolfram 1984; Vázquez y Oliver 2008). Por ejemplo, el valor o estado V de una célula en posición (i,j) estaría expresado de la siguiente manera:

$$V_{i,j} = f(V_{i+1,j}, V_{i-1,j}, V_{i,j+1}, V_{i,j-1})$$

Donde $V_{i+1,j}$, $V_{i-1,j}$, $V_{i,j+1}$ y $V_{i,j-1}$ son los valores o estados de sus células vecinas.

En el modelo que utilizó cadenas de Markov se ingresó la imagen de cobertura vegetal de tiempo inicial, la del año 2009, y la cantidad proyectada de zonas de *P. guajava* hacia a 21 años (desde el año 2009 al 2030), dato que se obtuvo de la cantidad cuantificada de avance de zonas de *P. guajava* desde el año 1980 al 2001 (21 años)

Para el modelo que utilizó cadenas de Markov y autómatas celulares se utilizaron los mapas de humedad y de elevación como factores de avance de *P. guajava*, pues estas variables tuvieron efectos significativos en los tres modelos de regresión que se hicieron (ver Resultados).

Primero se ingresó al modelo una imagen de tiempo inicial, que en este caso va a ser la imagen de cobertura vegetal del año 2009, después se ingresó la matriz de áreas de transición de una clase de cobertura de suelo a otra, obtenida mediante cadenas de Markov y finalmente un conjunto de imágenes llamadas de restricción y de factores. Las imágenes de restricción son imágenes booleanas en las que los valores de 1 indican las áreas que se consideran en el modelo mientras que los valores de 0 representan las áreas que se excluyen del modelo (Clark Labs 2003). Las imágenes de factores, son imágenes de ubicación ideal de una cobertura, cuya escala de valores va desde 0 a 255, siendo los valores más altos los que representan mejores condiciones para el desarrollo de una cobertura dada (Clark Labs 2003; Poska et al. 2008). Para producir la imagen de restricción, se enmascaró en la imagen del 2009 con valores de 0 a todas las coberturas que no correspondían a *P. guajava*. Para los factores, se reclasificó las imágenes de humedad y elevación a valores de 0 a 255. En el caso especial del mapa de elevación, se asignó los valores máximos de 255 al rango de elevación de 470 a 500 msnm, ya que la mayor cantidad de abundancia de árboles de *P. guajava* se presentó en esta zona durante el muestreo de campo.

Resultados

Tasa de avance de P. guajava y métricas de paisaje.

Se obtuvieron los mapas de cobertura vegetal de la zona de estudio a 60 metros de resolución, para los años 1980, 2001 y 2009 (**Figura 2**). Para todos los años de estudio, se encontró que las zonas de *P. guajava* son las que poseen mayor número de parches comparadas con las otras cubiertas de la zona de estudio. Sin embargo, la cubierta que posee mayor área es la de vegetación natural. El área de la zona agrícola permanece relativamente estable en tamaño durante todos los años, caso similar a las cubiertas de eriales. El poblado (La Esperanza) permanece estable en tamaño para todos los años, ocupando alrededor de 4 Ha. Para los años 2001 y 2009, los tamaños son muy variables en la cobertura de *P. guajava*, el tamaño de los parches puede variar desde menos de 1 Ha, hasta alguna miles de Has. (**Figuras 3 y 4**).

En la **Tabla 5** se observan las siguientes tasas de avance (*TA*) de *P. guajava*: de 1980 al 2001, 236.89 Ha/año; de 1980 al 2009, 233.93 Ha/año y del 2001 al 2009: 226.17 Ha/año, obteniéndose una tasa de avance de zonas de *P. guajava* promedio de 232 Ha/año.

El índice de forma (**Figura 5**), para todos los años de análisis, indica un comportamiento parecido. Para la zona de *P. guajava*, indica que la cubierta a nivel de paisaje posee un grado de compactación significativo, sin embargo, existen también parches con formas muy irregulares. El valor medio de forma del área agropecuaria es más bajo que la de zona de *P. guajava* y que la de vegetación natural. La cubierta de Eriales, posee valores variables, en donde los valores de forma más compactos están en la cima del volcán Sierra Negra y los más irregulares en el sector sur del área de estudio. El poblado posee un índice de forma alto para todos los años.

La densidad de parches de *P. guajava* creció desde al año de 1980 al año 2001, mientras que en el año 2009 este valor bajó debido a que el área de parches de *P. guajava* se incrementó, uniendo parches de diferentes tamaños que antes estaban aislados. Este proceso se representa también con el decrecimiento a través de los años, del valor medio de la distancia al parche más cercano de *P. guajava*. Algo similar sucede en las cubiertas de vegetación natural y en las zonas agropecuarias. Para el año 2001 se observa una mayor fragmentación de la vegetación natural y una mayor cantidad de terrenos agrícolas respecto a 1980. La distancia media al parche más cercano en la cubierta de vegetación natural es menor para los años más recientes. En las zonas agrícolas, la distancia media se incrementa del año 1980 al 2001 debido al incremento de este tipo de parches, pero baja de nuevo en el año 2009. La densidad de parches de zonas de eriales se incrementó en los años 2001 y 2009 respecto al año 1980. En las **Figuras 6 y 7** se indica para cada clase en cada año, los valores de la densidad de parches (No. parches/Ha) y la distancia media al vecino más cercano de parches (m)

El índice de yuxtaposición para las zonas de *P. guajava*, vegetación nativa y eriales es mayor en el año de 1980 y baja en los siguientes años. En cuanto a las zonas agropecuarias y al poblado, es similar en 1980 y 2001, pero baja en 2009. En la **Figura 8** se indica para cada clase en cada año, el valor del índice de yuxtaposición.

Abundancia, altura y cobertura de dosel de P. guajava

La cobertura de dosel promedio toma un valor de alrededor de 50 %, y la desviación estándar indica gran variabilidad de valores. De hecho, hubo casos en que durante el muestreo no se encontró presencia de estrato arbóreo de *P. guajava* por lo que la cobertura de dosel fue de 0%, a la vez que existieron también puntos donde la cobertura de dosel llegó hasta casi 100%. Se aprecia una mayor cantidad de árboles de *P. guajava* respecto al estrato arbustivo y al de plántulas. La altura de árboles de *P. guajava* también varía, habiendo un promedio de casi 4 metros, aunque hay que tomar en cuenta que existieron árboles que llegaron hasta casi los 6 metros de altura. La altura de los arbustos también tuvo bastante variabilidad, mientras que las plantas de *P. guajava* se caracterizaron en general por presentar un tamaño más bien pequeño (**Tabla 6**)

La prueba Mann-Whitney U sobre las variables de abundancia, altura y cobertura de dosel de *P. guajava* indicó que sí existen diferencias significativas de abundancia y altura de árboles, y cobertura de dosel entre la zona alta y la zona de transición ($Z = -3,529$ $p = 0,000$ y $n = 45$ para la variable de abundancia de árboles; $Z = -2,744$ $p = 0,006$ y $n = 45$ para la variable de altura de árboles y $Z = -3,522$ $p = 0,000$ y $n = 45$ para la variable cobertura de dosel) mientras que no se encontraron diferencias entre las variables de abundancia y altura de arbustos, y para abundancia y altura de plántulas.

Características edafológicas y topográficas en áreas de P. guajava

En la **Tabla 7** se muestran los valores de las variables edafológicas y topográficas en áreas de *P. guajava*. En la mayor parte de sitios de muestreo, el pH fue ácido, con un promedio de 6,65, mientras que la conductividad presentó alta variabilidad. La pendiente se caracterizó por ser suave y el índice de humedad en prácticamente toda el área presentó valores de humedad de alrededor de 5, lo cual indica niveles de humedad medio-bajos. El aspecto indica en general una orientación de las pendientes dirección Sur-Oeste y la elevación sobre el nivel del mar +promedio es alrededor de 500 metros. Los datos de distancia a los límites del PNG fueron variables, desde algunos cientos de metros, hasta algunos miles de metros.

Modelos de regresión multivariada

En las regresiones con la muestra de tamaño $n=90$, se obtuvieron los siguientes resultados: con la variable del logaritmo de la abundancia total fueron significativas las variables de distancia al PNG, al 10%, aspecto y elevación sobre el nivel de mar al 5%, y humedad y pendiente, al 1%. Para la variable del cuadrado de la cobertura de dosel fueron significativas las variables de aspecto, al 10%, y las variables de conductividad, distancia al PNG, humedad y elevación sobre el nivel del mar al 1%. Finalmente, para la variable del cuadrado de la altura de árboles, fueron significativas las variables de distancia al PNG y humedad al 5%, y la de elevación sobre el nivel mar al 1%. (**Tabla 8**). Las variables de humedad y de elevación sobre el nivel fueron por lo tanto las únicas realmente significativas (al 1% y 5%) para las tres regresiones realizadas. Los coeficientes de determinación para las tres regresiones fueron bajos, 49% con la variable de logaritmo de abundancia total, 48% para la variable del cuadrado de la cobertura de dosel y apenas un 19% para la variable de cuadrado de altura de árboles.

En las regresiones con la muestra de tamaño $n=18$, se obtuvieron los siguientes resultados: con la variable del logaritmo de la abundancia total no fueron significativas ninguna de las variables independientes. Para la variable del cuadrado de la cobertura de dosel fueron significativas las variables de conductividad al 5% y elevación sobre el nivel del mar al 10%. Para la variable cuadrado de la altura de árboles, fueron significativas las variables de distancia al PNG y elevación sobre el nivel mar al 10%. Por lo tanto, la única variable que fue realmente significativa fue conductividad en la regresión con la variable dependiente del cuadrado de cobertura de dosel. Los coeficientes de determinación para las tres regresiones fueron más altos que el set de regresiones con $n=90$, 67% con la variable de logaritmo de abundancia total, 76% para la variable del cuadrado de la cobertura de dosel y 52% para la variable de cuadrado de altura de árboles (**Tabla 9**).

Modelamiento predictivo de ocupación futura de P. guajava

El modelo predictivo de *P. guajava* fue creado exitosamente, la **Tabla 10** expresa las probabilidades de cambio entre coberturas dentro del proceso de cadenas de Markov, en donde es importante recalcar que para el año 2030, existe una probabilidad de alrededor de 44% de que las áreas agrícolas se transformen en *P. guajava*, mientras que para las áreas de vegetación natural existe solamente una probabilidad del 13 % de que pasen a ser cubiertas por *P. guajava*. También existe solamente una probabilidad del 17% de que zonas de *P. guajava* puedan pasar a ser parte de vegetación nativa.

Con el primer modelo donde se utilizaron solamente cadenas de Markov, se obtuvo un área de invasión *P. guajava* de 160070, 21 Ha. para el año 2030. Con el modelo en donde se utilizó cadenas de Markov y autómeta celular, el área de invasión para el año 2030 fue de 13620,00 Ha. Se apreció además tres características en los dos modelos: el crecimiento de parches de *P. guajava*, el apareamiento de nuevos parches pequeños de menos de 1 hectárea, y la conexión de parches de mayor tamaño que ya existen actualmente pero que se encuentran aislados entre sí (**Figura 9** y **Figura 10**).

DISCUSIÓN

Tasa de avance de P. guajava y métricas de paisaje.

P. guajava ha experimentado una tasa alta de avance en los últimos 30 años, invadiendo sobre todo áreas de la zona alta del área de estudio. Según los datos obtenidos, el área ocupada por esta planta invasora es de más de 11300 hectáreas. Este dato se acerca mucho al encontrado en el año 2006, en un estudio conjunto entre TNC y CLIRSEN, en donde se determinó que *P. guajava* cubría 11265,39 Has. Sin duda los resultados del presente trabajo, complementados con los resultados obtenidos en el año 2006 por el estudio mencionado, indican que la cantidad de alrededor de 20000 Ha de *P. guajava* (Ramón com. per.) que se estima que hay en Isabela, es errónea. Los resultados indican un avance de esta especie en el área agrícola y zonas de Parque Nacional. Su avance indiscriminado en la Isla Isabela ha llegado a convertirse en un grave problema de manejo para la conservación de las áreas de vegetación nativa; se estima

que en el año 2006, respecto al año 1996, *P. guajava* había avanzado hasta casi un 25 % más de área dentro de la zona agrícola y también hacia amplias zonas del Parque Nacional al Oeste de la ladera sur del Volcán Sierra Negra (Chiriboga et al. 2006). En el año 1997, se estimaba que la mayoría de la circunscripción de la zona agrícola estaba cubierta por bosques de *P. guajava* (Delgado 1997), situación que prácticamente no ha variado hasta la actualidad. Es muy necesario identificar una invasión de plantas exóticas para atacarla desde sus inicios, y no cuando ya está en una etapa avanzada; en general, cuando una planta exótica ocupa una extensión que excede las 1000 hectáreas se vuelve muy difícil su erradicación en términos de tiempo, esfuerzo y de recursos financieros, y muchas veces la única solución viable es ya no intentar la erradicación, sino el control, volviéndose dicho control eficiente solamente cuando se usan técnicas biológicas de control (Rejmanek y Pitcaim 2002).

El índice de forma, para todos los años de análisis, indica una dinámica parecida entre todas las coberturas vegetales a lo largo del tiempo. La cubierta de vegetación natural posee valores de forma bajos, debido a que es la cubierta más extensa, aumentando su densidad de borde y haciéndose por esto más irregular, además de que estructuralmente es una cubierta con gran número de “poros”, los cuales son ocupados por otras cubiertas, en especial de *P. guajava*. El valor medio de forma de la zona agropecuaria es bajo, lo cual indica que, si bien es una cubierta de origen antrópico, está interactuando directamente con cubiertas sin control humano, como las de *P. guajava*.

La densidad de parches de *P. guajava* como en el caso de la vegetación natural y zonas agropecuarias creció desde el año 1980 al año 2001, pero bajó en el año 2009, y esto se puede deber a que al incrementarse el área de *P. guajava*, muchos parches de vegetación natural aislados dejaron de existir, y muchas fincas fueron invadidas por esta especie, permitiendo que parches aislados de la misma se unan y conformen áreas de invasión más grandes y menos fragmentadas.

Algo interesante respecto a la distancia media entre parches sucede en el caso de la vegetación natural, la misma que es menor para los años más actuales respecto a 1980, y esto se puede deber al menor número de parches existentes en 1980, ya que la vegetación natural era

prácticamente una sola extensión sin muchos parches de otro tipo de cobertura. En zonas agropecuarias, la distancia media se incrementa del año 1980 a 2001 debido al incremento de este tipo de parches, pero baja de nuevo en el año 2009, posiblemente debido a la consolidación y crecimiento de parches agrícolas en áreas específicas y desaparición de parches pequeños. Como se mencionó en los resultados, en las distintas coberturas el índice de yuxtaposición tiende a bajar a través de los años. Este tipo de comportamiento se puede deber a que en áreas de *P. guajava*, vegetación nativa y zonas agropecuarias se ha experimentado una homogenización con solamente *P. guajava* a través de los años.

Abundancia, altura y cobertura de dosel de P. guajava

La cobertura arbórea de *P. guajava* es la más abundante, y es un indicador que demuestra el enorme avance de esta planta exótica en Isabela. Los árboles más altos se encontraron en la parte de la zona de transición contigua a la zona alta, posiblemente debido a que en dicha área se concentra más humedad que en la zona de transición más baja y al mismo tiempo la temperatura no es tan baja como en la zona alta (pampa). Se encontraron diferencias significativas en la abundancia, altura y cobertura de dosel de los árboles mas no en la abundancia y altura de arbustos y plantas, posiblemente debido a dos causas: la diferencia de humedad y otros factores ambientales entre las dos zonas y las constantes prácticas de corte que realizan los agricultores del lugar, que tienen como objetivo controlar esta especie, pero que no hacen efecto, y más bien promueven el nacimiento de más ramificaciones en la planta. Esto, durante la vida de una planta de *P. guajava*, podría estar influenciando a que esta especie muestre diferentes características cuando llega a su estado arbóreo.

Características edafológicas y topográficas en áreas de P. guajava

Las características de suelo, ubicación y topografía en áreas de *P. guajava* indican buenas condiciones para su desarrollo. El pH promedio es de 6,65, siendo un valor de pH apto para un buen crecimiento de *P. guajava*, ya que los valores ideales se consideran de entre 6 y 7, aunque se sabe que algunos cultivos se adaptan en pH de 4,5 hasta 8,2 (Zeledon y Wan Fuh

1994). La conductividad obtenida representa a suelos que no son salinos, ya que todos los valores obtenidos son menores 2 mmhos/cm (1280 ppm) (Malpartida 2010), realmente suelos libres de sales, que no representan ningún limitante para el crecimiento de plantas (Uvalle 2008, Malpartida 2010). La pendiente es baja, y esta condición no genera ninguna limitante para el crecimiento de *P. guajava*, al igual que el aspecto, cuyo promedio es de aproximadamente 141°, lo cual indica una dirección Sur-Oeste de la pendiente. Esta orientación resguarda a grandes extensiones de *P. guajava* de los vientos provenientes del sur, que son más secos y salinos. Según informes recogidos en campo, cuando *P. guajava* se encuentra en laderas de dirección Sur, crecen menos debido a que existe menos humedad en el ambiente (Ramón com. per.). Respecto a la humedad, *P. guajava* es una planta que crece óptimamente en condiciones de humedad (Zeledon y Wan Fuh 1994; Zahawi y Augspurger 2009; Kader 2010). El índice de humedad obtenido muestra una humedad media, si bien condiciones de humedad más elevadas pudieran ser mejores para el crecimiento de *P. guajava*, esta tiene una gran adaptabilidad a la variación de condiciones ambientales, entre ellas, el grado de humedad (Zeledon y Wan Fuh 1994). Otra condición ambiental es la altitud, la altitud promedio obtenida indica condiciones ideales de asentamiento de *P. guajava*, ya que la misma puede ubicarse sin problema hasta los 1100 metros sobre el nivel del mar (Zeledon y Wan Fuh 1994). Los parches más grandes de *P. guajava* se encuentran a mayor distancia del poblado, que de los límites del PNG, lo cual indica una falta de control humano, ya que las fincas alrededor del pueblo tienden a ser más cuidadas que las fincas más alejadas, permitiendo el avance de esta especie, además, la carencia de más personal de guarda parques en las zonas más alejadas, dificulta el control de las especies invasivas.

Como se pudo observar en el muestreo de campo realizado, *P. guajava* ocupa extensas zonas distribuidas a lo largo de las laderas del Volcán Sierra Negra. La diferenciación entre zonas ecológicas de las partes altas de las islas Galápagos se minimiza cuando una especie invasiva ocupa varios pisos altitudinales. De hecho, muchas islas del Pacífico están experimentando actualmente procesos a largo plazo de homogenización de su flora (Castro et al. 2006), y eso es lo que está sucediendo con *P. guajava* en la Isla Isabela. Su crecimiento y avance altera características ambientales y homogeniza dichas características en toda el área de invasión. Por ejemplo, el incremento de *P. guajava* da lugar a un aumento de humedad en zonas de

altitud intermedia donde tiempo atrás había menos humedad (Ramón com. per.), y este aumento de humedad puede producir el incremento de nuevos vectores que afectan la flora nativa, como por ejemplo el crecimiento de hongos (Mauchamp 1997): los hongos micorrízico vesiculares-arbusculares (MVA) ayudan a la *P. guajava* a competir por nutrientes, sin embargo las especies nativas de Galápagos son menos o nada dependientes de los MVA, por lo que la simbiosis que se genera entre *P. guajava* con este tipo hongo, causa un decrecimiento de la flora nativa (Schmith y Scow 1986).

Modelos de regresión multivariada

Para las regresiones con $n=90$, los modelos obtenidos muestran que las variables de humedad y elevación tuvieron valores significativos en las pruebas de regresión con las variables dependientes de abundancia, cobertura de dosel y altura de *P. guajava*. Sin embargo, es importante señalar que ninguna de estas dos variables tuvo un coeficiente de regresión alto; esto es, ninguna de las variables independientes utilizadas en el modelo, explicó por sí sola el avance de *P. guajava*: solo aproximadamente el 50 % de abundancia y cobertura de dosel fue explicado con una combinación de las variables independientes utilizadas, mientras que apenas el 19% de la variable de altura de árboles de esta especie invasora se logró explicar con el modelo. El signo negativo del coeficiente de humedad obtenido para los tres modelos indica que la humedad es más bien un factor limitante para el crecimiento de la *P. guajava*, lo contrario a lo que indican algunos estudios (Zeledon y Wan Fuh 1994; Zahawi y Augspurger 2009; Kader 2010) y a lo observado en el trabajo de campo. Los resultados obtenidos de los modelos de regresión permiten saber que es necesario realizar o bien muestreos más extensivos con las variables estudiadas, o también tomar en cuenta nuevas variables que puedan explicar el avance de *P. guajava*. Se recomienda realizar otras investigaciones para encontrar otras causas de avance de esta especie, por ejemplo, se ha planteado que el avance indiscriminado *P. guajava* se puede deber principalmente al abandono de fincas en la parte agrícola (Chiriboga et al. 2006), como también a la dispersión de semillas por parte de animales (Delgado 1997), estos dos tópicos de investigación deben realizarse para entender mejor el patrón de invasión, incluyendo causas sociales y económicas de abandono de fincas, y cuáles son los animales dispersores que influyen más en el avance de *P. guajava*.

Para las regresiones con $n=18$, si bien, los coeficientes de determinación fueron más altos en las tres regresiones en comparación de las regresiones con $n=90$, los modelos obtenidos muestran que solamente la variable de conductividad tuvo valores significativos en la prueba de regresión con la variable dependiente cobertura de dosel. Esto se puede deber a que se necesita un mayor número de muestras para obtener valores más cercanos a la realidad global.

Modelamiento de ocupación futura de P. guajava

Como se expresó anteriormente, es muy difícil controlar una invasión de plantas exóticas en términos de tiempo, esfuerzo y económicos cuando el área de invasión excede las 1000 ha (Rejmanek y Pitcaim 2002). Esto significa que se deben aplicar ingentes esfuerzos en Isabela, no solo considerando el área actual de ocupación de *P. guajava*, sino también las proyecciones de ocupación de *P. guajava* calculadas.

Al año 2030, se aprecia que esta especie llegaría a ocupar aproximadamente 5000 ha más que en el año 2009, según el modelo que uso cadenas de Markov, o más de 2000 ha según el modelo autómatas celular con cadenas de Markov, pudiendo a futuro ser su control aún más costoso y complejo. Es importante señalar que estos modelos, al utilizar cadenas de Markov, toman en cuenta una evolución lineal del paisaje, pero no contemplan los procesos y cambios de ritmo en las coberturas de suelo, ya que un paisaje incluye una gran cantidad y diversidad de procesos que estos modelos no llegan a interpretar. Aún con esta consideración, los resultados obtenidos no dejan de ser válidos, ya que indican una tendencia general en el cambio de coberturas de suelo, y relacionan estas tendencias con otras variables analizadas en el estudio. En el modelo autómatas celular con cadenas de Markov, se obtuvo una predicción un poco diferente al modelo que solamente utilizó cadenas de Markov, debido a la utilización de variables explicativas de avance de *P. guajava*. Si bien, el modelo se realizó correctamente incluyendo solo las variables significativas determinadas previamente en los modelos de regresión, las mismas son solo descriptivas en el avance de *P. guajava*, y no comprenden toda la complejidad de los procesos y dinámicas que se dan en la zona de estudio.

Como ya se discutió anteriormente, una gran extensión de fincas se encontraban cubiertas por *P. guajava*. Una de las causas de este abandono, se debe al incremento de actividades de turismo y pesqueras de las últimas décadas, lo que ocasionó un traslado de la población de Isabela que mayoritariamente vivía en la parte alta, hacia las zonas costeras de Puerto Villamil (García com. per.). De continuar el incremento del turismo, posiblemente se mantenga esta tendencia de abandono de fincas en la parte alta, esto daría lugar aún más a una falta de control y mantenimiento de los terrenos, y al avance de *P. guajava*, lo cual, considerando el personal y recursos que dispone el PNG, sería un problema mayor.

Los modelos generados indican lugares específicos en donde aparecen para el año 2030, parches de *P. guajava* que no existen actualmente, por lo que los mismos también pueden servir como herramientas para priorizar lugares de monitoreo y control de la invasión.

Conclusiones finales

P. guajava es una especie muy tolerante a diversas clases de ambientes. Su nivel de tolerancia le ha permitido avanzar sin problema hasta ocupar grandes extensiones de terreno al sur de Isabela. Con una tasa de avance de más de 200 ha/año desde 1980 hasta el año 2009, cubre gran parte de la zona agrícola y grandes extensiones dentro del Parque Nacional Galápagos.

Las métricas de paisaje demuestran un crecimiento de áreas de *P. guajava* y una mayor densidad de parches de esta especie en los años 2001 y 2009 respecto a 1980. También se encontró que dichos parches tienen un alto grado de compactación, por lo que su área interna tiende a ser mayor, mientras que su densidad de bordes menor. Las métricas distancia y yuxtaposición indican una homogenización de coberturas hacia *P. guajava* y una distancia cada vez más corta entre parches a través de los años.

Los factores ambientales estudiados demuestran que en el sur de Isabela existen condiciones ideales para el crecimiento de *P. guajava*, sin embargo los modelos de regresión utilizados demuestran que las variables tomadas en cuenta no explican totalmente el avance de *P.*

guajava. El haber obtenido valores significativos en la regresión, aunque los coeficientes de las regresiones múltiples (R^2) son bajos, puede deberse al tamaño grande de la muestra ($n=90$)

Los modelos de avance futuro de *P. guajava* indican un avance de *P. guajava* de alrededor de 13000 Ha a 16000 Ha para el año 2030, con base en la ubicación espacial de coberturas de suelo y en variables explicativas (altura y humedad), y permiten realizar una evaluación general del avance de *P. guajava*

El presente estudio permitió determinar con un alto grado de precisión el área actual de invasión de *P. guajava*, como también realizar un diagnóstico base sobre la estructura paisajística de *P. guajava*, y de variables ambientales que pueden influir en su crecimiento. A mismo tiempo brinda una visión a futuro sobre el avance de esta invasión en los próximos 20 años.

En la actualidad, *P. guajava* se ha convertido en una especie exótica ampliamente distribuida en el sur de Isabela. Pensar en una erradicación total de esta especie en la isla, no es factible pues no existen los recursos económicos ni los recursos humanos para realizar dicha tarea. También es inexistente un monitoreo de los agentes animales de dispersión de *P. guajava*. Partiendo de esto, se puede decir que lo más factible es no trabajar en su erradicación sino en su control. Para esto, se deben asignar más recursos y más personal al control de *P. guajava* y de otras especies invasoras.

A parte de esto, el Parque Nacional Galápagos y los finqueros de la zona alta de Isabela, pueden llegar a un acuerdo final para el control de esta especie en la zona agrícola de la isla, y coordinar acciones conjuntas que permitan mantener controlada a la especie en las fincas y sus alrededores.

A más de las connotaciones obviamente negativas que ha tenido el avance desmedido de esta especie, alterando sin lugar a dudas los ecosistemas originarios de la isla, también cabe hacerse la pregunta de si la presencia de *P. guajava* ha significado algún beneficio para un ecosistema o especie determinados: por ejemplo, el incremento de cobertura arbórea por causa

de *P. guajava*, posiblemente ha beneficiado a especies nativas de aves, como el canario endémico de Galápagos, ya que brinda condiciones de hábitat óptimas para el desarrollo de estos organismos, por la producción de frutos comestibles y la disponibilidad de áreas de anidación.

Se recomienda también trabajar en otro tipo de investigaciones sobre el patrón de avance de la invasión de *P. guajava*; en el presente estudio se vislumbró la necesidad de realizar a futuro nuevos estudios sobre esta temática que analicen las causas socio económicas del avance de esta especie y sus vectores animales de dispersión. También se recomienda realizar investigaciones sobre el posible beneficio que tiene *P. guajava* para ciertas especies nativas de Galápagos, identificando los procesos mediante los cuales estas especies se benefician de *P. guajava*, y las posibles consecuencias en el ecosistema de la proliferación de dichas especies.

Finalmente, se hace necesario empezar a formular proyectos que busquen el beneficio máximo de *P. guajava* para los seres humanos, buscando beneficios ambientales, sociales o económicos que puede tener esta planta, y mediante soluciones técnicas y participativas, maximizar dichos beneficios hacia los habitantes de la isla Isabela.

Referencias

Amrhein C. y Griffith D. 1997. Multivariate Statistical Analysis for Geographers. Prentice-Hall, Inc

Brown J. y Sax D. 2004. An Essay on Some Topics Concerning Invasive Species. Austral Ecology 29: 530–536

Byers J., Reichard S., Randall J., Parker I., Smith C., Lonsdale W., Atkinson I., Seastedt T., Williamson M., Chornesky E. y Hayes D. 2002. Directing research to reduce the impacts of nonindigenous species. *Conservation Biology* 16 (3):630-640

Callaway R. y Maron J. 2006. What have exotic plant invasion taught us over the past 20 years? *Trends in Ecology and Evolution* 21 (7): 369-375

Calderón F. y Pavlova M. 1999. Metodologías para Análisis Químico de Suelos. Calderón Labs.

CDC 2002. Proyecto de la red de información de especies invasivas del Ecuador continental e insular.

Chiriboga R. y Maignan, S. 2006. Historia de las relaciones y elementos de la reproducción social agraria en Galápagos. Ministerio del Ambiente del Ecuador.

Chiriboga R., Fonseca B. y Maignan S. 2006. Desarrollo de políticas y estrategias de manejo del sector Agropecuario y su relación con las especies introducidas en la Provincia de Galápagos. Ministerio del Ambiente del Ecuador.

Chuvieco E. 2002. Teledetección ambiental: La observación de la Tierra desde el Espacio. Ariel S.A.

Clark Labs 2003. Manual de Idrisi Kilimanjaro

Correa C. 2005. Análisis de la Estructura del Paisaje en el área metropolitana de Buenos Aires (Argentina), mediante el tratamiento visual y digital de imágenes satelitales. Tesis de Especialización. Universidad Nacional de Luján.

DeVries T. y Tupiza A. 1979. Dispersión y crecimiento del guayabo (*Psidium guajava*) y la dinámica de población del lechoso (*Scalesia cordata*) en Sierra Negra, Isla Isabela. Informe Anual 1979: 157. Estación Científica Charles Darwin.

Delgado P.I. 1997. Distribución de *Scalesia cordata*, sus interacciones con *Psidium guajava* y biología reproductiva, Isabela Sur, Galápagos. Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

Eckhardt R. 1972. Introduced Plants and Animals in the Galápagos Islands. *BioScience* 22(10): 585-590

Forman R. y Godron M. 1986. *Landscape Ecology*. John Wiley & Sons, Inc.

Fridley J., Stachowicz J.J., Naeem, D., Sax F., Seabloom E.W., Smith M.D., Stohlgren T.J. Tilman D. y Von Hole B. 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology*, 88(1): 3–17

Gustafson E.J. 1998. Quantifying Landscape Spatial Pattern: What Is the State of the Art?. *Ecosystems* 1: 143–156

Harlow L. 2006. Basic Multivariate Themes and Methods. ICOTS-7

Henderson S., Dawson T. y Whittaker R. 2006. Progress in invasive plants research. *Progress in Physical Geography* 30(1): 25–46

INGALA 1987. “Recursos Biofísicos de las Áreas de Colonización de la Provincia Insular de Galápagos”. Proyecto PRONAREG-ORSTOM.

Iovanna R. y Vance C. 2007. Modeling of continuous-time land cover change using satellite imagery: an application from North Carolina. *Journal of Land Use Science* 2(3): 147-166.

Kader A. 2010. Guayaba, recomendaciones para mantener la calidad de postcosecha. Department of Pomology, University of California.

Lambin E.F., Geist H.J. y Lepers E. 2003. Dynamics of Land-Use and Land-Cover Change in Tropical Regions. *Annual Review of Environmental Resources* 28: 205–41

MacGarigal K. y Marks B. J. 1995. “FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure”. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station.

Mack R. N., Holle B.V. y Meyerson L.A. 2007. Assessing invasive alien species across multiple spatial scales: working globally and locally. *Frontiers in the Ecology and the Environment* 5(4): 217-220.

Mack R., Simberloff D., Lonsdale M., Evans H., Clout M. y Bazzaz F. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10(3): 689-710

MacMullen C.K. 1999. *Flowering Plants of the Galapagos*. Cornell University Press.

Malpartida A. 2010. ¿Qué es y cómo es un suelo?. *Ambiente Ecológico. Revista* 38

Martínez J.A. 1999. *Modelos Digitales de Terreno: Estructuras de Datos y Aplicaciones en Análisis de Formas del Terreno y en Edafología*. Universitat de Lleida. Departament de Medi Ambient i Ciències del Sòl. Quaderns DMACS 25.

Mauchamp A. 1997. Threats from alien plant species in the Galapagos Islands. *Conservation Biology* 11(1): 260-263.

Moore I.D., Gessler P.E., Nielsen G.A. y Peterson G.A. 1993. Soil Attribute Prediction Using Terrain Analysis. *Soil Science Society of America Journal* 57: 443-452

O'Neill R., HHunsaker C., Jones K., Riitters K., Wickham J., Schwartz P., Goodman I., Jackson B. y Baillargeon W. 1997. Monitoring environmental quality at the landscape scale. *Bioscience* 47(8): 513-519

Paegelow M., Camacho Olmedo M. T. y Menor Toribio J. 2003: Cadenas de Markov, evaluación multicriterio y evaluación multiobjetivo para la modelización prospectiva del paisaje. *GeoFocus* 3: 22-44.

Poska A., Sepp E., Veski S. y Koppel K. 2008. Using quantitative pollen-based land-cover estimations and a spatial CA_Markov model to reconstruct the development of cultural landscape at Rouge, South Estonia. *Veget Hist Archaeobot* 17:527–541

Rejmanek y Pitcairn 2002. When is eradication of exotic pest plants a realistic goal?. Veitch, C.R., Clout, M.N. (Eds.), *Turning the Tide: the Eradication of Invasive Species*: 249-253, IUCN SSC Invasive Species Specialist Group, Gland, Switzerland and Cambridge, UK

Rotenberry J., Preston K. y Knick S. 2006. GIS-based niche modeling for mapping species habitat. *Ecology*, 87(6): 1458–1464

Ryszkowski L. y Kedziora A. 1987. Impact of agricultural landscape structure on energy flow and water cycling. *Landscape Ecology* 1(2): 85-94.

Sánchez-Azofeifa G. A., Daily G.C., Pfaffc A.S.P. y Buschd C. 2003. “Integrity and isolation of Costa Rica’s national parks and biological reserves: examining the dynamics of land-cover change”. *Biological Conservation* 109: 123–135.

Schofield E. 1989. Effects of Introduced Plants and Animal on Island Vegetation: Examples from the Galápagos Archipelago. *Conservation Biology* 3(3): 227-238.

Schmidt S.K. y Scow K.M. 1986. Mycorrhizal Fungi on the Galápagos Islands. *Biotropica* 18(3): 236-240.

Sørensen R., Zinko U. y Seibert, J. 2006. On the calculation of the topographic wetness index: evaluation of different methods based on field observations. *Hydrology and Earth System Sciences* 10: 101–112.

Strayer D. Eviner V., Jeschke J. y Pace M. 2006. Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 21(11): 645-651

Suárez E.R., Tierney G.L., Fahey T.J. y Fahey R. 2006. Exploring patterns of exotic earthworm distribution in a temperate hardwood forest in south-central New York, USA. *Landscape Ecology* 21: 297-306.

The Nature Conservancy-CLIRSEN 2006. Elaboración de Cartografía Planimétrica y Temática de las Islas Galápagos. Memoria Técnica.

Thomas M. y Reid A. 2007. Are exotic natural enemies an effective way of controlling invasive plants?. *Trends in Ecology and Evolution* 22(9): 447-453

Troll C. 1968. *Ecología del Paisaje*. Tuxen: 1-21.

Tso B. y Mather P. 2001. *Classification Methods for Remotely Sensed Data*. Taylor and Francis Group, Great Britain.

Turner M. G. 1989. Landscape Ecology: The Effect of Pattern on Process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 171-197.

Turner M. G. 2005. Landscape Ecology: What Is the State of the Science? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 319-344.

Urban D., Goslee S., Pierce K. y Lookingbill T. 2002. Extending community ecology to landscapes. *Ecoscience* 9(2): 200-212.

Uvalle J. 2008. Memoria del curso de análisis de agua, suelo y planta, su interpretación y utilidad ecológica. Fundación Produce Veracruz.

Vázquez J.I. y Oliver J. 2008. Evolución de autómatas celulares utilizando algoritmos genéticos. Universidad de Deusto.

Willard H. H., Merrit L. L. y Dean J. A. 1974. Instrumental methods of analysis. Quinta edición. Van Nostrand.

Vitousek P. M., D'Antonio C.M., Loope L., Rejmánek M. y Westbrooks, R. 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21(1): 1-16.

Wolfram S. 1984. "Cellular automata as models of complexity". *Nature*, 311: 419 - 424

Zahawi R.A. y Augspurger C.K. 1999. Early Plant Succession in Abandoned Pastures in Ecuador. *Biotropica* 31(4): 540-552.

Zeledon R. y Wan Fuh J. 1994. El cultivo de la guayaba Cañas Guanacaste. Ministerio de Agricultura de Costa Rica

Leyendas de Figuras

Figura 1. Área de estudio

Figura 2. Mapas de cobertura vegetal del área de estudio años 1980, 2001 y 2009

Figura 3. Área total en hectáreas, para cada una de las cubiertas de la zona de estudio: Zona de *P. guajava* (ZPG), Vegetación natural (VN), Agropecuario (A), Eriales (E) y Poblado (P), para los tres años de análisis: 1980, 2001 y 2009

Figura 4. Número de parches para cada una de las cubiertas de la zona de estudio: Zona de *P. guajava* (ZPG), Vegetación natural (VN), Agropecuario (A), Eriales (E) y Poblado (P), para los tres años de análisis: 1980, 2001 y 2009

Figura 5. Valores medios de forma con error estándar para cada una de las cubiertas de la zona de estudio: Zona de *P. guajava* (ZPG), Vegetación natural (VN), Agropecuario (A), Eriales (E) y Poblado (P), para los tres años de análisis: 1980, 2001 y 2009.

Figura 6. Valores de densidad de parches para cada una de las cubiertas de la zona de estudio: Zona de *P. guajava* (ZPG), Vegetación natural (VN), Agropecuario (A), Eriales (E) y Poblado (P), para los tres años de análisis: 1980, 2001 y 2009.

Figura 7. Valores de distancia medial de parches al vecino más cercano con error estándar de las cubiertas de la Zona de *P. guajava* (ZPG), Vegetación natural (VN), Agropecuario (A) y Eriales (E), para los tres años de análisis: 1980, 2001 y 2009.

Figura 8. Valores de yuxtaposición de las cubiertas de la zona de estudio: Zona de *P. guajava* (ZPG), Vegetación natural (VN), Agropecuario (A), Eriales (E) y Poblado (P), para los tres años de análisis: 1980, 2001 y 2009.

Figura 9. Avance de la *P. guajava* al año 2030 simulado por medio del modelo que utilizó cadenas de Markov.

Figura 10. Avance de la *P. guajava* al año 2030 simulado por medio del modelo que utilizó cadenas de Markov y autómatas celulares.

FIGURAS

Mapa de Ubicación del Área de Estudio

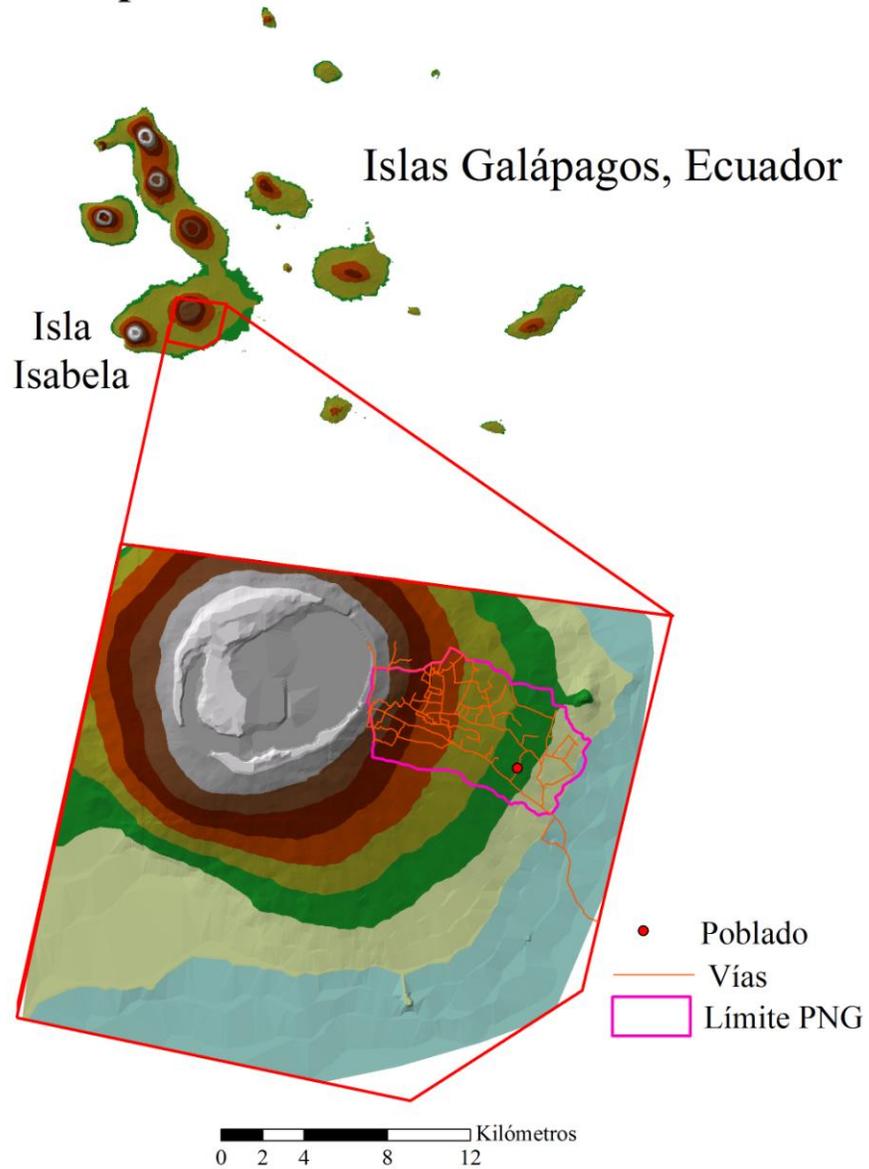


Figura 1.

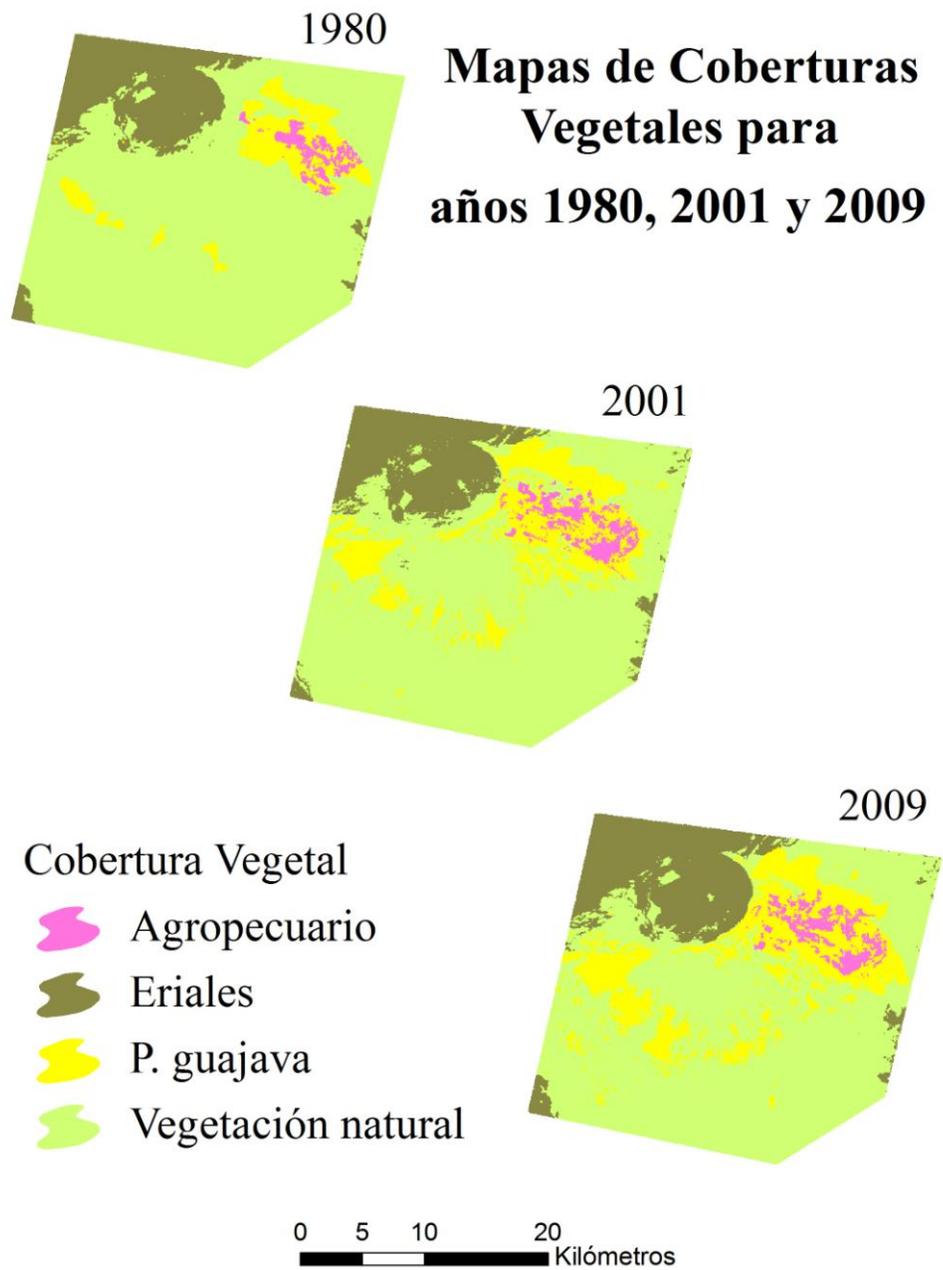


Figura 2.

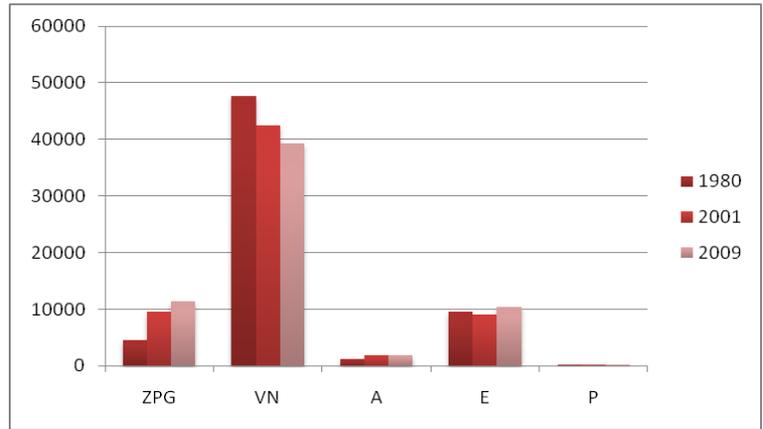


Figura 3.

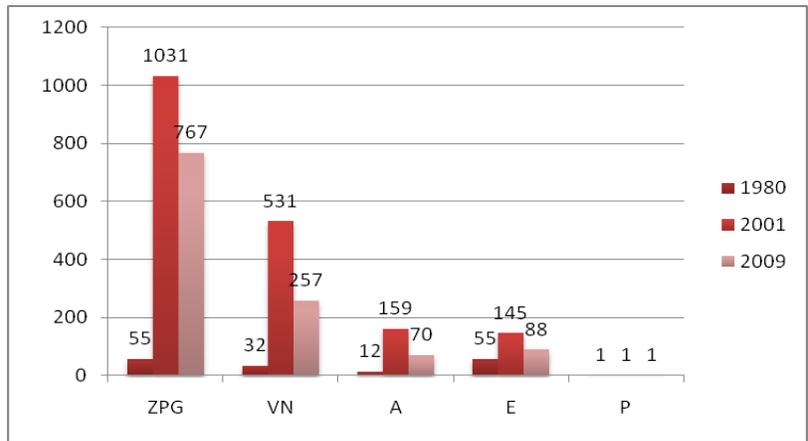


Figura 4.

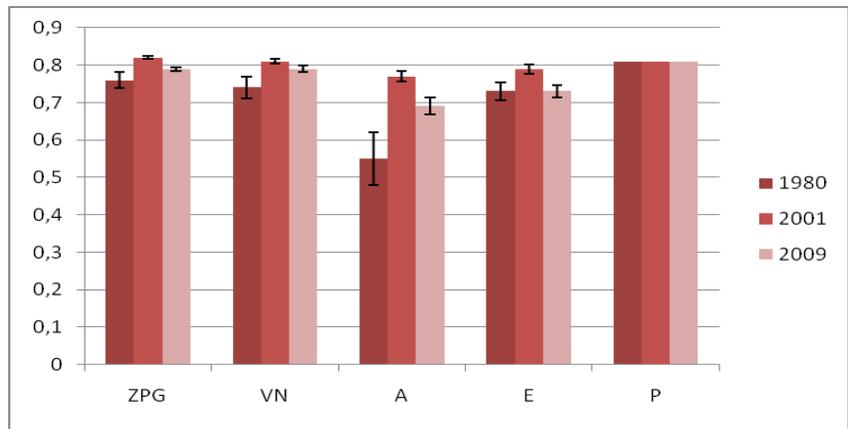


Figura 5.

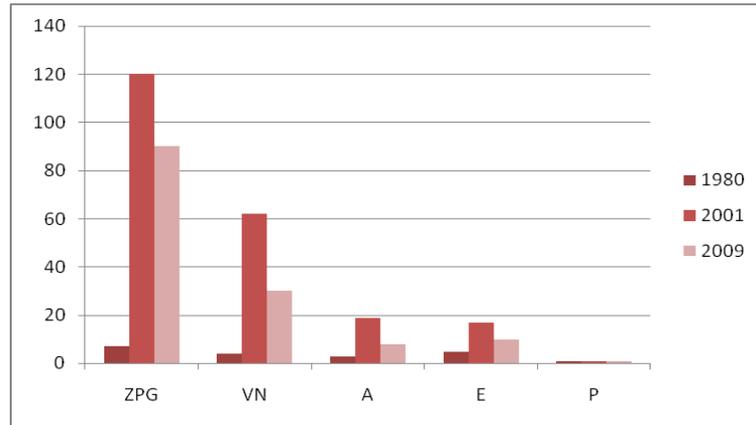


Figura 6.

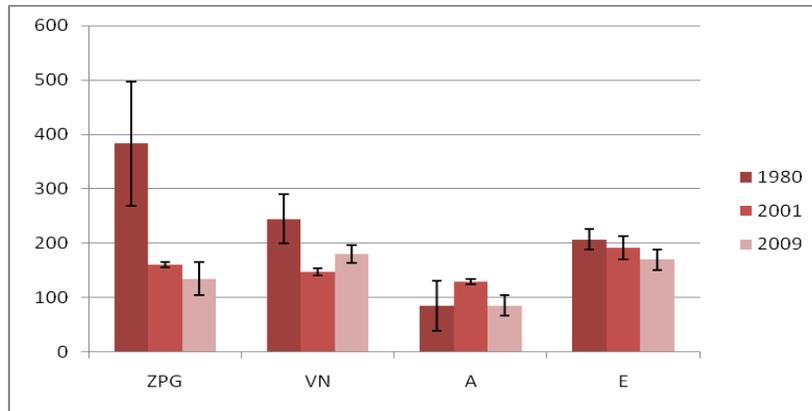


Figura 7.

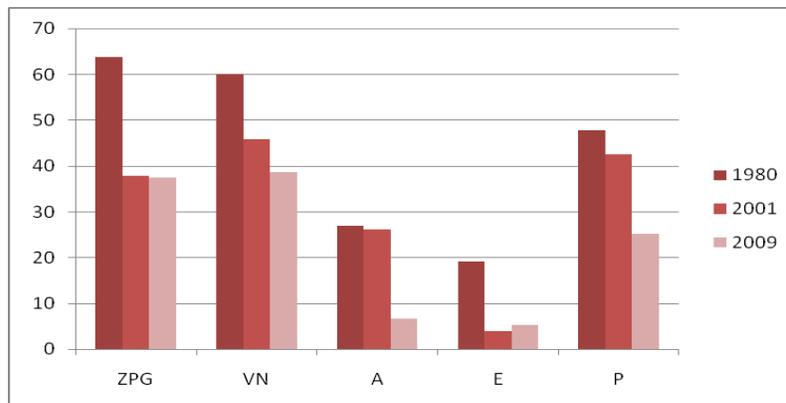


Figura 8.

Simulación markoviana de avance de P. guajava al año 2030

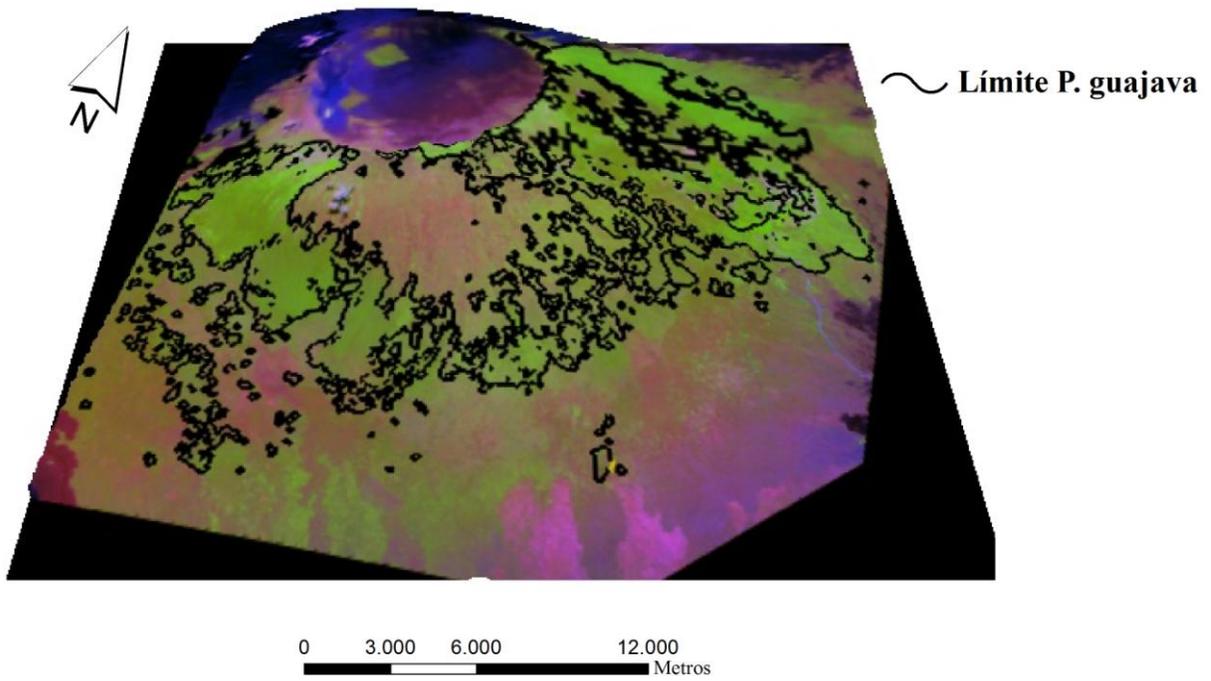


Figura 9.

**Simulación markoviana con autómatas celulares
de avance de P. guajava al año 2030**

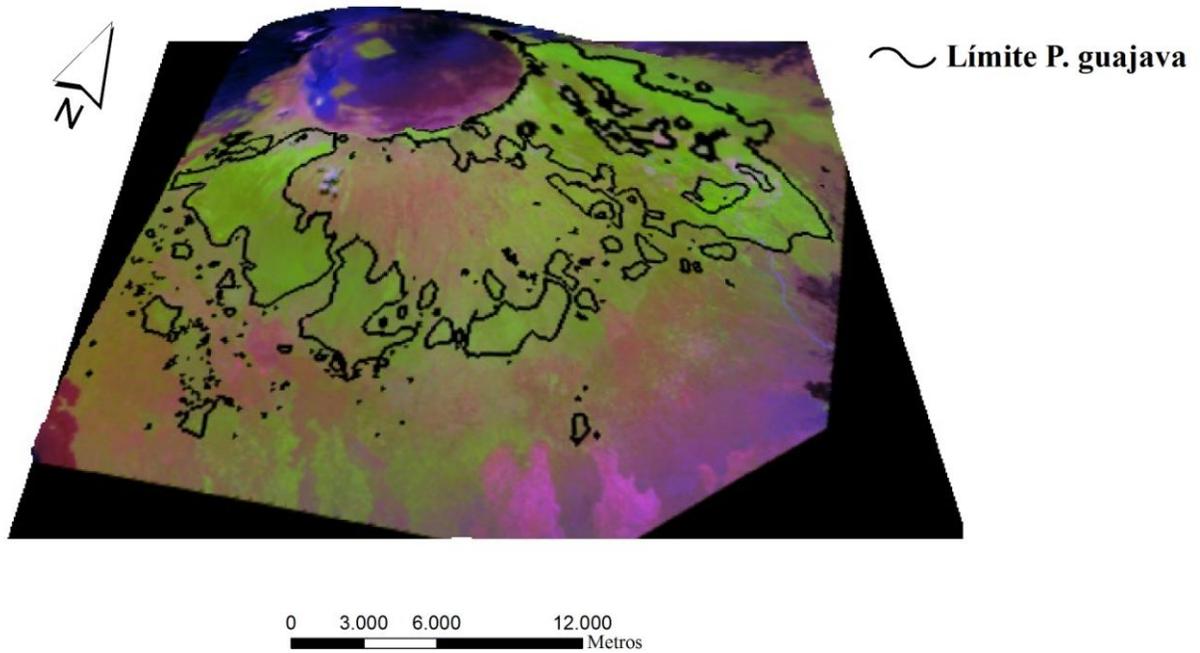


Figura 10.

TABLAS

Tabla 1. Parámetro de calibración, de transmisividad e irradiancia de satélites Landsat 3 MSS y Landsat 7 ETM+.

Fuente: Chuvieco, 2002; Chander et al., 2009

Satélite	Banda	a_{1k}	E_{0k}	τ_{ki}
Landsat 3 MSS	1	2.00787	1839.0000	0.7800
	2	1.38583	1555.0000	0.8500
	3	1.14961	1291.0000	0.9100
	4	1.00000	887.9000	0.9500
Landsat 7 ETM+	1	0.78600	1957.0000	0.7000
	2	0.81700	1829.0000	0.7800
	3	0.63900	1557.0000	0.8500
	4	0.63500	1047.0000	0.9100

Tabla 2. NDVIs de imagen Landsat 7 ETM+ del 2009 y Spot 4 del 2001

Satélite	NDVI	Coberturas
Landsat 7 ETM+ del 2009	-0.26 a 0	Eriales
	0.1 a 0.35	Vegetación nativa y algunas zonas agrícolas
	0.35 a 0.7	Guayaba y diversas zonas agrícolas
Spot 4 del 2001	-0.36 a 0	Eriales
	0 a 0.46	Vegetación nativa y algunas zonas agrícolas
	0.46 a 0.64	Guayaba y diversas zonas agrícolas

Tabla 3. Precisión de la clasificación de las imágenes satelitales usadas

Imagen	Promedio de clasificación (%)
1980	68,10
2001	93,60
2009	92,45

Tabla 4. Métricas de paisaje de área, forma, dispersión y yuxtaposición

Métrica	Descripción	Unidades	Rango
<p>Área</p> $ATC = \sum_{j=1}^n a_{ij}$	a_{ij} representa a cada parche de una cobertura dada	Hectáreas	ATC>0
<p>Forma</p> $C = \sqrt{\frac{ap}{ac}}$	ap es el área de parche y ac el área de la circunferencia con igual perímetro que un parche a_{ij}	Ninguna	$0 > C \geq 1$
<p>Distancia al vecino más cercano</p> $DVMC = \sqrt{(x2 - x1)^2 + (y2 - y1)^2}$	$x1, y1$ son la posición del parche a_{ij} y $x2, y2$ la posición del parche más cercano a_{ij}	Metros	DVMC>0
<p>Densidad</p> $DP = \frac{n_c}{A}$	n_c es número de parches de una clase determinada y A el área total del paisaje en Ha.	No. parches/Hectáreas	DP>1
<p>Yuxtaposición</p> $IJI = \frac{-\sum_{i=1}^m \sum_{k=i+1}^m \left[\left(\frac{\epsilon_{ik}}{E} \right) \ln \left(\frac{\epsilon_{ik}}{E} \right) \right]}{\ln(0,5[m(m-1)])}$	ϵ_{ik} es el perímetro total que comparten dos fragmentos de las categorías i y k , en metros. E es la longitud total de perímetros en metros y m es el número de categorías de paisaje	Porcentaje	$0 > C \geq 1$

Tabla 5. Área de *P. guajava* en los años 1980, 2001 y 2009

Año	<i>P. guajava</i> (Ha)
1980	4554.42
2001	9529.20
2009	11338.56

Tabla 6. Promedio y desviación estándar de estructura y abundancia de *P. guajava* en las áreas de muestreo

Variables	Promedio	Desviación estándar
Cobertura dosel	57,22	26,29
Abundancia árboles	3,84	2,46
Abundancia arbustos	0,89	1,97
Abundancia plantas	1,16	2,73
Altura árboles	3,87	1,36
Altura arbustos	0,31	0,57
Altura plantas	0,11	0,17

Tabla 7. Promedio y desviación estándar de estructura y abundancia de características de suelo, topográficas y espaciales de *P. guajava*

Variables	Promedio	Desviación estándar
pH	6,65	0,48
Conductividad (ppm)	32,09	14,06
Pendiente (°)	6,84	4,64
Humedad	4,69	0,86
Aspecto (°)	140,51	61,65
Elevación sobre nivel del mar (msnm)	513,49	176,45
Distancia a PNG (m)	1330,37	638,32

Tabla 8. Resultados de la regresión por mínimos cuadrados ordinarios de factores explicativos de desarrollo y avance de *P. guajava*. Se indica el nivel de significancia de cada variable independiente: al 1% (*), al 5% (**), al 10% (***), con una muestra n= 90

Regresión Mínimos Cuadrado Ordinarios						
Variable	Abundancia total		Cobertura de Dosel		Altura de árboles	
	R ² = 0,49		R ² = 0,48		R ² = 0,19	
	Coficiente	Error Est.	Coficiente	Error Est.	Coficiente	Error Est.
Constante	0,9789	0,6013***	1432,5	5084.619 *	1,6940	21,5465
pH	0,1221	0,0834	-30,1407	705,1309	2,7529	2,9880
Conductividad	0,0022	0,0019	-59,9114	15,6714 *	0,0868	0,0664
Dist. al PNG	-0,0001	7,0789e-005***	-1,5019	0,5986*	-0,0061	0,0025**
Humedad	-0,0943	0,0345 *	-784,5933	292,1985*	-2,6889	1,2382**
Aspecto	-0,0010	0,0004 **	6,9887	3,9236***	0,0207	0,0166
Elevación	-0,0005	0,0002 **	-6,0531	1,7471*	0,0214	0,0074*
Pendiente	-0,0279	0,0064 *	-64,8181	53,9316	0,1163	0,2285
Jarque-Bera	4,0378		4,5864		2,3686	
Kolmogorov-Smirnov	1,0920		0,982		0,5720	
Breusch-Pagan	10,9663		15,9219*		12,2123	
Koenker-Bassett	12,8151**		11,8067		9,2256	

Tabla 9. Resultados de la regresión por mínimos cuadrados ordinarios de factores explicativos de desarrollo y avance de *P. guajava*. Se indica el nivel de significancia de cada variable independiente: al 1% (*), al 5% (**), al 10% (***), con una muestra n= 18

Regresión Mínimos Cuadrado Ordinarios						
	Abundancia total R ² = 0,67		Cobertura de Dosel R ² = 0,76		Altura de árboles R ² = 0,52	
Variable	Coficiente	Error Est.	Coficiente	Error Est.	Coficiente	Error Est.
Constante	0,8726	1,4935	11324,19	9786.621	-21,9525	39,0760
pH	0,1392	0,2151	430,3365	1409,7020	6,4660	5,6286
Conductividad	0,0021	0,0037	-57,4222	24,2539**	0,1054	0,0968
Dist. al PNG	-0,0001	0,0001	-1,7753	1,0846	-0,0084	0,004***
Humedad	-0,0917	0,0695	-794,3109	455,4711	-3,0012	1,8186
Aspecto	-0,0011	0,0009	6,4272	16,1672	0,0211	0,0246
Elevación	-0,0005	0,0005	-5,5309	2,926***	0,0256	0,012***
Pendiente	-0,0287	0,0131	-52,7149	86,0604	0,2330	0,3436
Jarque-Bera	0,0832		3,0236		2,3686	
Kolmogorov-Smirnov	0,4530		0,640		0,5720	
Breusch-Pagan	11,5667		9,9402		12,2123	
Koenker-Bassett	11,3214		6,2531		9,2256	

Tabla 10. Probabilidades de cambio entre el año 2009 y el año 2030 entre las distintas coberturas de área de estudio, mediante Cadenas de Markov

2030 2009	Vegetación nativa	<i>P. guajava</i>	Agricultura	Poblado	Eriales
Vegetación nativa	0.845	0.127	0.007	0.000	0.022
<i>P. guajava</i>	0.173	0.608	0.211	0.000	0.008
Agricultura	0.004	0.438	0.524	0.001	0.000
Poblado	0.000	0.091	0.182	0.727	0.000
Eriales	0.1253	0.016	0.000	0.000	0.858