

Dinámica del paisaje para el período 1980-2004 en la cuenca costera del Lago Budi, Chile. Consideraciones para la conservación de sus humedales

FERNANDO PEÑA-CORTÉS ^{1, ✉}, GONZALO REBOLLEDO ¹, KATHERINE HERMOSILLA ¹, ENRIQUE HAUENSTEIN ¹, CARLOS BERTRÁN ², ROBERTO SCHLATTER ² & JAIME TAPIA ³

1. *Lab. de Planificación Territorial, Escuela de Ciencias Ambientales, Univ. Católica de Temuco, Temuco, Chile.*
2. *Instituto de Zoología, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.*
3. *Instituto de Química de Recursos Naturales, Universidad de Talca, Talca, Chile.*

RESUMEN. Se analizó la dinámica del paisaje por medio de la variación en las superficies de distintos usos y coberturas de suelo y su tasa de cambio, utilizando mapas categóricos elaborados de la fotointerpretación de imágenes de vuelos de los años 1980, 1994 y 2004, donde se identificaron ocho tipologías en el paisaje. A su vez se evaluó la variación en los patrones del paisaje aplicando 21 métricas relacionadas a la tipología y superficie, bordes, formas, diversidad, agregación y yuxtaposición, como indicadores de la dinámica y evolución del paisaje. Se observó un aumento significativo en la superficie de humedales ribereños (3039.7 ha en 1980 a 4384.8 ha en 2004), una disminución en la superficie del espejo de agua y un aumento de las plantaciones forestales a tasas de 17.6% entre 1980 y 1994, y 27.2% para 1994 y 2004, mientras el patrón de uso agropecuario se ha visto reducido progresivamente. A nivel de patrones espaciales del paisaje, se constató un aumento del número de parches, una disminución de su tamaño promedio (salvo en el caso de los humedales), un aumento del total de bordes, y una disminución de las distancias entre vecinos, dando cuenta del estado del proceso de fragmentación en el paisaje donde los parches se encuentran entremezclados con la matriz dominante. La vinculación de estos patrones espaciales y de cambio con los procesos ecológicos, se constituye en un insumo para la toma de decisiones en el marco de la planificación ecológica y conservación de sus humedales.

[Palabras clave: Paisaje, patrones del paisaje, planificación ecológica, conservación de humedales, cambio de uso]

ABSTRACT. **Landscape Dynamics for the period 1980-2004 in the Budi River and Lake coastal basin, Chile. Considerations for the conservation of its wetlands:** The landscape corresponds to a complex, open, space-time system, intermediate between nature and society. Its conditions and dynamics are determined by natural processes and human presence in which local and regional alterations modify ecological processes and patterns of biodiversity. Conspicuous in the Budi lake/river basin landscape are continental wetlands and marshy bodies of water and forests. Conflicts have arisen due to substitution and land-use change. Using the framework and scale of analysis of landscape ecology, the landscape dynamics of the Budi lake/river basin has been analyzed as an input for ecological planning of this area and conservation of its wetlands. Studies of variation of areas destined for different uses and land cover, as well as rate of change starting from category maps drawn up on the basis of photo-interpretation of aerial photographs

✉ Laboratorio de Planificación Territorial, Escuela de Ciencias Ambientales, Universidad Católica de Temuco, Temuco, Chile. Manuel Montt 56, Casilla 15-D. Temuco Chile. Tel: +56-45-205469. fpena@uctemuco.cl

Recibido: 15 de marzo de 2006; Fin de arbitraje: 25 de julio de 2006; Revisión recibida: 26 de octubre de 2006; Segunda revisión recibida: 22 de noviembre de 2006; Aceptado: 2 de diciembre de 2006

of the area under study taken in 1980, 1994 and 2004, were done. Eight landscape types were identified, starting from previously drawn up classifications of ground cover and land-use. We also evaluated the variation in landscape patterns through the application of 21 measuring processes related to typology and surface, perimeters, shapes, diversity, aggregation and adjacency as indicators of landscape dynamics and evolution, which were applied in three levels: patches, classes and total landscape area. Among others, results showed a significant increase of the area of riverside wetlands (3,039.7 hectares in 1980 compared to 4,384.8 hectares in 2004), and a decrease in clear- water surface area. Furthermore, in the last 30 years there were increases in forestry plantations, of 17.6% between 1980 and 1994, and of 27.2% between 1994 and 2004; meanwhile, farming and cattle-raising have steadily decreased. Also, an increase in the number of patches and a decrease in their average size (except for wetlands), an increase in the total perimeters, and a decrease of distances between neighbours were assessed; all of which points to a landscape which is undergoing a process of fragmentation, with patches interspersed within the dominant pattern. The analysis carried out defines a system of wetlands having high connectivity with the contributing watersheds, spatial heterogeneity and intermixing of classes, in which current watershed uses are affecting the evolution of riverside areas. These indicates the extent of alteration of the system as well as the importance of the anthropogenic variable in its evolution; factors to be taken into account during the decision-making process of future proposals for land-use regulations involving control of sedimentation, protection of vegetation and maintaining connectivity.

[Keywords: Landscape, landscape patterns, ecological planning, wetlands conservation, land use change]

INTRODUCCIÓN

El paisaje, entendido como un territorio de características heterogéneas, comprende un mosaico de espacios naturales y antrópicos que definen patrones espacio-temporales como resultado de las complejas interacciones entre factores físicos, biológicos, sociales y económicos, y que suponen una relación entre la configuración espacial y los procesos ecológicos (Forman & Godron 1986; O'Neill et al. 1988; Forman 1995; Collado & Dellafiore 2003). En este contexto, los cambios de uso-cobertura de la tierra y reestructuración parcelaria transforman el espacio rural, los procesos ecológicos y los patrones de biodiversidad (Turner 1990; Collado & Dellafiore 2003; Saunders et al. 1991).

La variación espacial de los paisajes, producto de estas relaciones, es estudiada por la Ecología del paisaje, involucrando el análisis de los elementos, patrones e interacciones que determinan su estructura, función y evolución, a escalas diversas a fin de entender la impli-

cancia o magnitud de estos cambios para los procesos ecológicos (Forman & Godron 1986; Turner et al. 1989; Turner 1990; Forman 1995; Burel & Baudry 2002).

A través de la aplicación e interpretación de una serie de índices y métricas se analiza la estructura de los paisajes sobre mapas categóricos y se estudian las relaciones existentes entre un patrón espacial o el conjunto del mosaico paisajístico, y los procesos ecológicos analizados (Ripple et al. 1991; Wiens et al. 1993; Fujihara & Kikuchi 2005). De esta forma, se caracteriza por una parte, la composición del paisaje aplicando índices de carácter no espacial de diversidad, riqueza y dominancia de los elementos constituyentes (Bissonette 1997; Gustafson 1998; McGarigal 2002), y por otra, los de carácter espacial que analizan el tamaño, distribución y densidad de parches, la complejidad de forma, áreas, núcleo, aislamiento y proximidad, contraste, dispersión, contagio, subdivisión y conectividad (Forman & Godron 1986; Forman 1995; McGarigal & Marks 1994; Gustafson 1998; Jaeger 2000; Burel & Baudry 2002; Rutledge 2003).

El análisis temporal genera información relevante sobre los procesos ecológicos relacionados a la evolución del paisaje, lo que permite abordar el proceso de fragmentación evaluando sus etapas, los patrones de asentamiento humano y uso de la tierra que los determinan, las relaciones entre la transformación de los paisajes, y la evolución en la conectividad, tanto estructural como funcional, entre otros (Forman 1995; Burel & Baudry 2002; Torrejón & Cisternas 2002; Gautam et al. 2003; Nagendra et al. 2004; Torrejón et al. 2004; Bender et al. 2005).

La ecología del paisaje es utilizada para definir criterios de ordenamiento territorial, como es el caso del Environmental management planning japonés (EMP) (Takeuchi & Lee 1989), la planificación del paisaje dentro del marco regulatorio alemán, la planificación física con base ecológica o también denominada planificación ecológica surgida de la concepción de McHarg (1980) y Lynch (1975) que se fundamenta en el análisis del sistema territorial en forma integrada (Tarlet 1985; Mardones et al. 1993; Peña-Cortés 1999; Peña-Cortés & Mardones 1999). Podemos mencionar también al actual marco del Landscape Planning o Landscape Ecological Planning, el cual aplica una serie de herramientas de análisis jerárquicos y multicriterio (Liu et al 2000; Musacchio & Coulson 2001; Arheimer et al. 2004; Kangas et al. 2005).

En el borde costero de La Araucanía, IX región de Chile, parte de las comunas de Carahue, Saavedra y Teodoro Schmidt conforman la cuenca del río Budi, área de frontera de ocupación agropecuaria, intensamente utilizada y modelada por procesos naturales, como el terremoto y tsunami del año 1960. Ambientalmente, destaca la presencia de humedales continentales de tipo ribereño, palustre, estuarino, marisma, cuerpos de agua y bosques pantanosos. El patrón de asentamientos humanos y las tendencias económico-productivas en la cuenca han significado conflictos por la sustitución y cambio de uso de las coberturas naturales para actividades productivas (Flores 1997; Torrejón & Cisternas 2002; Torrejón et al. 2004) aumentando la sobreexplotación del recurso suelo e incrementado la pérdida de materia orgánica, la acidificación y los procesos erosivos del suelo (Peña-Cortés et al., datos no publ.).

El valor natural, cultural y productivo del área, junto a los cambios y alteraciones que se advierten en las funciones de sus humedales, plantean la necesidad de comprender la dinámica espacial del paisaje y los elementos que la estructuran, de tal forma de proponer criterios para su conservación (Peña-Cortés et al., en prensa). El objetivo de este estudio fue analizar los patrones y procesos ecológicos en la cuenca del Lago Budi y evaluar su utilidad como insumo para la planificación ecológica del área y la conservación de sus humedales.

MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio corresponde a la cuenca del Lago-río Budi, ubicada en la Provincia de Cautín, IX Región de Chile, entre los 38°30' de latitud Sur y los 72°45' de longitud Oeste; y los 39°30' Sur y los 73°30' Oeste, con una superficie total de 48.494 ha (Fig. 1). Se trata de un paisaje de secano costero, altamente fragmentado, con remanentes de bosques de roble-laurel-lingüe y bosques de temo-pitra (hualve), principalmente renovales (Hauenstein et al. 2002).

El clima se caracteriza por presentar una restringida amplitud térmica debido a la termoregulación marina y al efecto temperante lacustre, registrándose una temperatura media anual de 12°C. La temperatura máxima media oscila entre 18° y 20°C, y la mínima media entre 9° y 11°C en los meses más cálidos; mientras que en los meses más fríos, la máxima media varía entre 13° y 14°C y la mínima media entre 0.5° y 7°C. El promedio anual de precipitaciones es de 1350 mm, concentrándose entre marzo y agosto.

Las unidades geomorfológicas predominantes corresponden a plataformas de erosión que cubren una superficie de 27261.8 ha (56.3% del área total). Los cordones montañosos, con 12076.2 ha, ocupan un 24.9% del área total, y las llanuras aluviales cubren 3666.2 ha, que representan un 7.6% del área total. El resto de la superficie está ocupada por otras unidades menos representativas. Entre los procesos geomorfológicos importantes, destacan la soliflución en terracetos, erosión en manto,

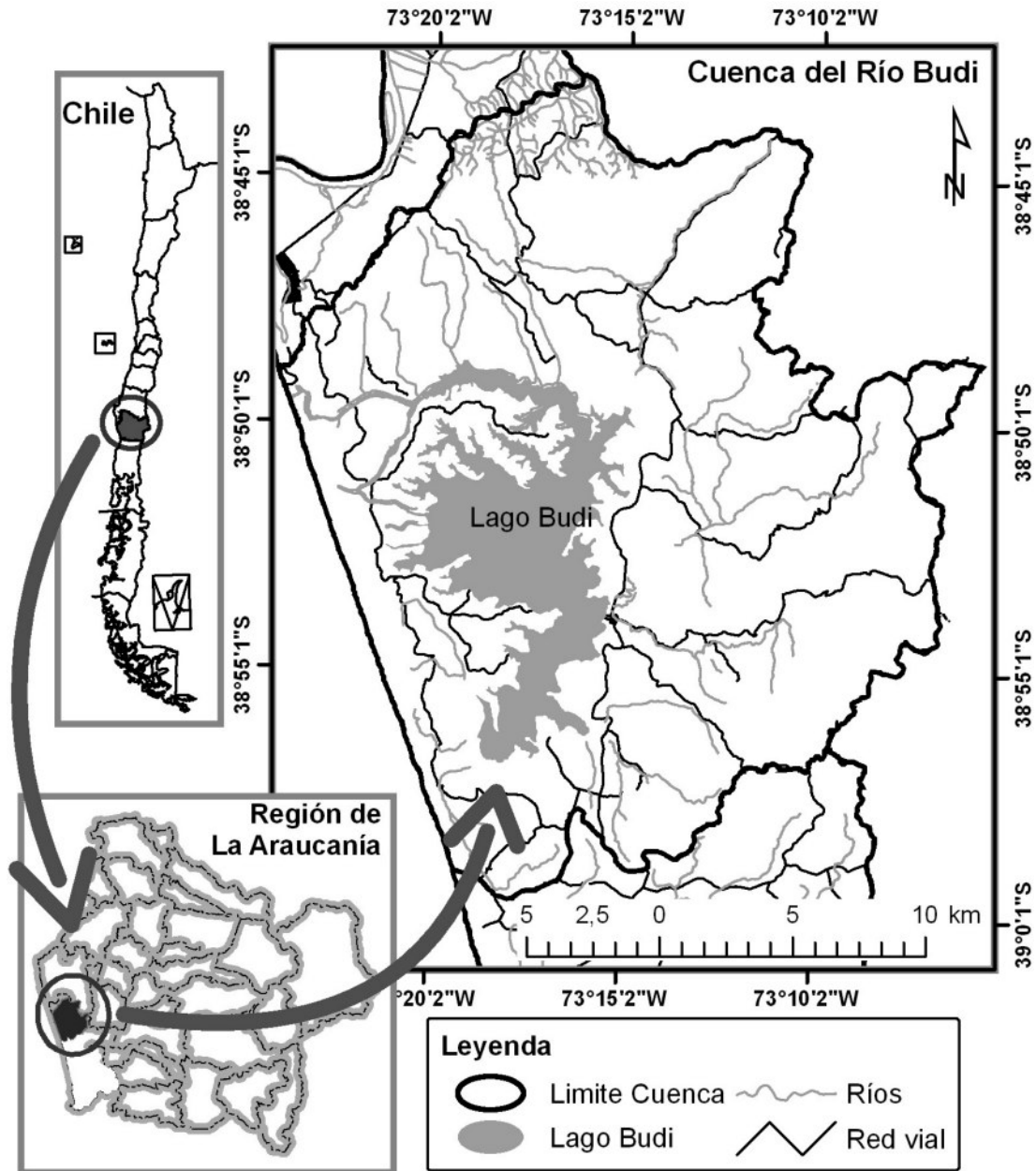


Figura 1. Mapa de ubicación del área de estudio.

Figure 1. Location map of the study area.

erosión lineal, derrumbes y deslizamientos y áreas de anegamiento estacional y permanente (Peña-Cortés et al., datos no publ.).

Procesamiento Cartográfico

Se utilizaron fotografías aéreas escala 1:60000 para el año 1980 y 1:20000 para los años 1994

y 2004. Las fotografías aéreas fueron georreferenciadas y proyectadas en el sistema Universal Transversal de Mercator, para la zona H, huso 18, en Datum Sudamericano de 1969, con su respectivo elipsoide como referencia geodésica. El preprocesamiento se realizó con el módulo Orthoengine de PCI Geomatics™ v8.2, con un modelo Thin Plate Spline y tomando como referencia una imagen Landsat 7 ETM+

(Ortoimagen) de 2003, con 20 a 40 puntos de control (GCPs) por fotograma. Con este mismo software se construyeron los fotorrastreros que sirvieron como base para la digitalización en pantalla con la que se generaron las capas temáticas de cobertura-uso de suelo y clases del paisaje.

Estas capas se desarrollaron a partir de la interpretación visual de los fotogramas, utilizando una leyenda (clave) con 17 clases previamente establecidas, proceso complementado con la identificación de elementos conocidos, obtenidos de la cartografía del Catastro de Recursos Vegetacionales de Chile (CONAF-CONAMA-BIRF 1999) y verificación de campo. Esta información se digitalizó en pantalla utilizando Arcview™ 3.2a y ArcGis™ 8.2, y se asignó cada polígono, en formato vectorial, a las distintas clases de cobertura-uso establecidas. Para el análisis de la dinámica y patrones espaciales del paisaje se reclasificó la capa de cobertura-uso en ocho categorías y se transformó a formato raster. Los análisis subsiguientes se realizaron utilizando las extensiones Spatial Analyst y Patch Analyst® para ArcView 3.2a y el software Fragstats 3.3.

Análisis del paisaje

El análisis de dinámica espacial consideró la evaluación de la magnitud de cambio en la cobertura de suelo, en hectáreas, entre los periodos evaluados calculando las tasas de cambio promedio, entre los años evaluados, para cada una de las clases consideradas

$$TCC_i = \frac{[\ln(A_{i1}) - \ln(A_{i0})] * 100}{(t_1 - t_0)}$$

donde:

TCC_i = la tasa de cambio promedio anual, para la clase i en el periodo evaluado.

A_{i1} = Superficie total de la clase i en el paisaje en el tiempo 1.

A_{i0} = Superficie total de la clase i en el paisaje en el tiempo 0.

$(t_1 - t_0)$ = Delta de tiempo entre dos periodos de tiempo evaluados.

La variación temporal en los patrones espaciales se analizó a través de métricas

aplicadas en los niveles de parche, clase y paisaje total, calculadas para cada año evaluado. Como medida de la diversidad se utilizaron los índices de diversidad (SDI) y equitatividad de Shannon (SEI) calculado a escala de paisaje (McGarigal & Marks 1994).

SDI toma valores entre 0 e infinito. Será igual a cero cuando una categoría ocupe todo el espacio, y aumentará en la medida que aumente la riqueza de clases y la equidad:

$$SDI = -\sum_{i=1}^m (P_i * \ln P_i)$$

donde:

P_i = Proporción del paisaje ocupado por la clase i .

SEI varía entre 0 y 1. Será igual a cero cuando una categoría ocupe todo el espacio, y aumentará en la medida que aumente la equidad, hasta uno, cuando todas las clases se encuentren en la misma proporción:

$$SEI = \frac{-\sum_{i=1}^m (P_i * \ln P_i)}{\ln m}$$

donde:

P_i = Proporción del paisaje ocupado por la clase i .

m = Número de clases totales en el paisaje.

Como estimación de P_i , se consideró el área total de cada clase (CA), correspondiente a la sumatoria de las áreas de todos los parches de la clase expresadas en hectáreas y su proporción en el área total del paisaje (PLAND).

A escala de clase y paisaje, se calculó el número de fragmentos (NP), la densidad de fragmentos (PD), la media del tamaño de los fragmentos (MPS) y sus medidas de dispersión: desviación estándar (PSSD) y coeficiente de variación (PSCOV) (McGarigal & Marks 1994), como medidas de caracterización.

La complejidad de las formas a escala de los parches fue determinada a través de la dimensión fractal (FDij) (Mandelbrot 1984), indicador invariante de escala que permite interpretar la variación en la regularidad de las formas expresada a partir de la relación del área y el perímetro.

$$FD_{ij} = \frac{2 \ln(0.25P_{ij})}{\ln a_{ij}}$$

donde:

P_{ij} = Perímetro del parche j de la clase i .

a_{ij} = Área del parche j de la clase i .

A su vez, a escala de clase y paisaje, se utilizó el valor promedio de dimensión fractal ponderada por área (AWMPFD).

$$AWMPFD = \frac{\sum_{j=1}^n FD_{ij} \left[\frac{a_{ij}}{A} \right]}{NP_i}$$

donde:

FD_{ij} = dimensión fractal del parche j de la clase i .

NP_i = Número de Parches de la clase i .

a_i = Área de la clase i .

A = Área total del Paisaje.

Se analizaron los bordes, los cuales fueron caracterizados a escala de parche por el perímetro (PERIM). A nivel de clase y paisaje, se utilizó el total de bordes para cada clase (TE), correspondiente a la sumatoria de los perímetros de todos los parches de la clase; la media de borde para cada clase (MPE), correspondiente al valor promedio de los perímetros de todos los parches de una clase; la densidad de bordes por hectárea (ED), y la densidad de borde ponderada por contraste (CWED), que introduce una matriz arbitraria de valores de contraste entre bordes de distintas clases, a fin de representar efectos diferenciales entre categorías.

$$MPE = \frac{\sum_{j=1}^n PERIM_{ij}}{NP_i}$$

donde:

$PERIM_{ij}$ = Perímetro del parche j de la clase i .

NP_i = Número total de parches de la clase i .

$$ED = \frac{\sum_{k=1}^m e_{ik}}{A} (10000)$$

donde:

e_{ik} = Longitud total (m) de bordes en el paisaje entre las clases i y k .

A = Área total del paisaje.

Como medidas de proximidad, contagio y yuxtaposición, se utilizó la distancia euclidiana al vecino más cercano de la misma clase (NN) y su media por clase (MNN); el índice de proximidad (PROX) y su media a escala de clase y paisaje (MPI) que evalúan la distancia entre fragmentos en función del área de estos dentro de un rango de distancia estipulado; y el índice de interdispersión y yuxtaposición (IJI), medida del grado de entremezcla de los elementos del paisaje en función del número de clases y parches (McGarigal & Marks 1994; Gustafson & Parker 1992).

$$PROX = \sum_{s=1}^n \frac{a_{ijs}}{h_{ijs}^2}$$

donde:

a_{ijs} = Área (m²) del parche ijs dentro del área de vecindad del parche ij .

h_{ijs} = Distancia (m) entre el parche ijs e ij , medida de borde a borde.

$$MNN = \frac{\sum_{j=1}^n MN_{ij}}{NP_i}$$

donde:

MN_{ij} = Distancia euclidiana con el vecino más cercano al parche j de la clase i .

NP_i = Total de parches de la clase i .

$$MPI = \frac{\sum_{j=1}^n PROX_{ij}}{NP_i}$$

donde:

$PROX_{ij}$ = Índice de proximidad para el parche j de la clase i .

NP_i = Total de parches de la clase i .

$$IJI = \frac{-\sum_{i=1}^m \sum_{k=i+1}^m \left[\left(\frac{e_{ik}}{E} \right) \ln \left(\frac{e_{ik}}{E} \right) \right]}{\ln(0.5[m(m-1)])} (100)$$

donde:

e_{ik} = Longitud total (m) de bordes en el paisaje entre las clases i y k .

E = Longitud total (m) de bordes en el paisaje, excluyendo los límites.

m = Número de clases presentes en el paisaje.

Las métricas a nivel de las clases fueron contrastadas estadísticamente para cada año evaluado. Se utilizó una prueba de Kruskal-Wallis entre los horizontes para dos grados de libertad y contraste a posteriori de Dunn utilizando el Software SygmaStat 3.11™.

RESULTADOS

Para los años evaluados, el paisaje de la cuenca, dominado por la matriz agropecuaria con alta concentración poblacional rural, presenta tendencias evolutivas marcadas por una disminución sostenida de la tierra de uso agropecuario, una conversión y avance de la actividad forestal, un aumento de la superficie de humedales y una disminución de la superficie del espejo de agua del Lago Budi. Los cambios observados en los patrones espaciales del paisaje implican una heterogeneización que afecta la composición del mosaico. Esto lleva a mayor diversidad y equitatividad del paisaje hacia el 2004 (SDI = 1.08 y SEI = 0.52 en 1980 a SDI = 1.35 y SEI = 0.65 en 2004), presentándose, entre 1980 y 2004, un aumento significativo en el número de parches en cada clase ($H = 7.538$; $P_{adj} = 0.042_{a=0.05, gl=2}$), una disminución en el tamaño promedio de estos ($H = 7.06$; $P_{adj} = 0.022_{a=0.05, gl=2}$), y una disminución en el promedio de las distancias de los vecinos más cercanos ($H = 7.06$; $P_{adj} = 0.022_{a=0.05, gl=2}$). Junto al aumento de la complejidad de las formas, la densidad de bordes y del grado de entremezcla de las clases en el mosaico, estos valores constituyen un indicador del aumento de la fragmentación y pérdida de hábitat en el paisaje, generado una estructura insular de fragmentos (Tabla 1, fig. 2 y 3).

Se registró un aumento de la superficie ocupada por el bosque nativo hacia el año 2004, dado principalmente por la reclasificación de polígonos de renovales en base a la fotointerpretación que en los años anteriores fueron reconocidos como parte de la matriz agropecuaria o matorrales, presentando una tasa de cambio promedio anual de 3,15% llegando a las 9676,2 ha de bosque nativo en 2004 (Tabla 2; Fig. 2 y 3). Esta variación se explica debido a varios factores. En primer lugar, la resolución espacial de los sensores utilizados influencia los resultados de la

cartografía, y en segundo lugar, por la evolución natural de matorrales arborescentes hacia renovales durante los últimos 24 años, la que ha sido favorecida por los cambios en la intensidad de uso. Los indicadores reflejan la evolución del proceso de fragmentación del bosque nativo en el paisaje, con aumento en el número de fragmentos, pasando de 219 a 854 en 2004, una disminución en el tamaño promedio, aumento de la longitud y densidad de bordes, disminución en los indicadores de proximidad y aumento en el índice de interdispersión. Estos valores indican que grandes parches son subdivididos en otros menores, que se encuentran relativamente cerca unos de otros y compartiendo borde con otras clases del paisaje (Tabla 3).

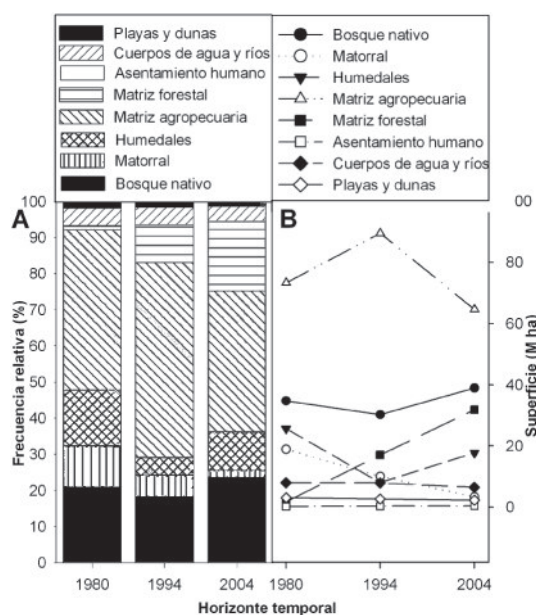


Figura 2. Gráficas de evolución del paisaje para los tres años evaluados. A = Gráfico de barras agregadas para la distribución de frecuencias relativas por categoría. B = Gráfico de líneas para la tendencia de evolución de cada categoría entre los horizontes temporales.

Figure 2. Graphs of evolution of the landscape for the three time horizons. A = Stacked bar chart for the relative frequency distribution by category. B = Multiple straight lines plot for the evolution tendency of each category between the time horizons.

Tabla 1. Variación entre años para las clases del paisaje por geosistema. TC1 = Tasa promedio de cambio anual entre 1980 – 1994; TC2 = Tasa promedio de cambio anual entre 1994 – 2004; TC3 = Tasa promedio de cambio anual entre 1980 – 2004.

Table 1. Variation between horizons for landscape classes by geo-system. TC1 = Average annual rate of change between 1980 – 1994; TC2 = Average annual rate of change between 1994 – 2004; TC3 = Average annual rate of change between 1980 - 2004.

Categoría	1980 Sup(ha)	1994 Sup(ha)	TC1	2004 Sup(ha)	TC2	TC3
Bosque nativo	7247.9	7062.2	-0.2	9676.2	3.15	1.48
Matorral	386.7	2699.5	13.9	378.4	-19.65	-2.89
Humedales	3039.7	2968.2	-0.2	4384.8	3.90	1.87
Matriz agropecuaria	32406.8	30730.1	-0.4	27075.5	-1.27	-0.82
Matriz forestal	15.7	183.1	17.6	2788.8	27.24	22.40
Asentamiento humano	14.0	20.3	2.7	49.7	8.93	5.81
Cuerpos de agua y ríos	5293.0	5031.1	-0.4	4080.8	-2.09	-1.23
Playas y dunas	868.4	580.0	-2.9	840.0	3.70	0.41
Total	49272.1	49274.4		49274.1		

La expansión de la actividad forestal ha marcado un cambio relevante en el mosaico paisajístico, pasando de 15.7 ha en dos fragmentos, en 1980 a 2788.8 ha, en 374 parches en 2004 (Tabla 3), manteniendo el tamaño promedio de los rodales. Esta actividad ha sido determinante en la variación de la heterogeneidad y grado de entremezcla en el paisaje, ya que las plantaciones se han extendido disgregadamente en pequeñas propiedades y relativamente alejados unos de otros, con formas regulares.

Durante el periodo evaluado se ha producido un aumento en el número de parches y superficie de humedales en la cuenca, pasando de 3039,7 ha en 84 parches en 1980 a 4384,8 ha en 105 parches en 2004. La variación en el tamaño promedio oscila entre los períodos y tienden a hacerse más grandes y de formas más complejas, con mayor borde total y contraste, aumentando su proximidad y yuxtaposición (Tabla 3). Este aumento se concentra en las riberas del lago Budi, como a su vez asociados a quebradas y llanuras tanto de tributarios como fluvio-marinas, describiendo fragmentos alargados de forma irregular (Fig. 3). El aumento de los humedales observado en las riberas del lago contrasta con la disminución en el espejo de agua, constatada en el análisis cartográfico, que pasa de 5293.0 ha a 4080.8 ha entre 1980 y 2004 (Tabla 3, fig 3).

DISCUSIÓN

El paisaje ecológico del borde costero de La Araucanía ha evolucionado de la mano de procesos naturales y por los efectos de la actividad humana. Eventos; como el terremoto y Tsunami de 1960, han ocasionado importantes cambios en los patrones espaciales y condicionado el desarrollo de actividades productivas. A su vez, los procesos de ocupación histórica del territorio y las características morfo-estructurales del relieve han influenciado profundamente los patrones espaciales actuales. Las prácticas de uso tradicional del pueblo mapuche permitían un patrón de uso mimético, complejo e integrativo, utilizando principalmente claros de bosque y vegas para cultivo y pastoreo, favoreciendo la retención de nutrientes del suelo, mecanismos de auto control biológico y conservación. (Bengoa 1991; Torrejón & Cisternas 2002). La incorporación de prácticas de la agro-ganadería hispano-mediterránea, tras la llegada de los españoles, desde el siglo XVI, favoreció una intensificación del uso de la tierra degradando el suelo, comenzando un acelerado proceso de alteración del paisaje ecológico araucano (Torrejón & Cisternas 2002).

Durante los últimos cien años, tras la pacificación y ocupación tardía de la zona de fronte-

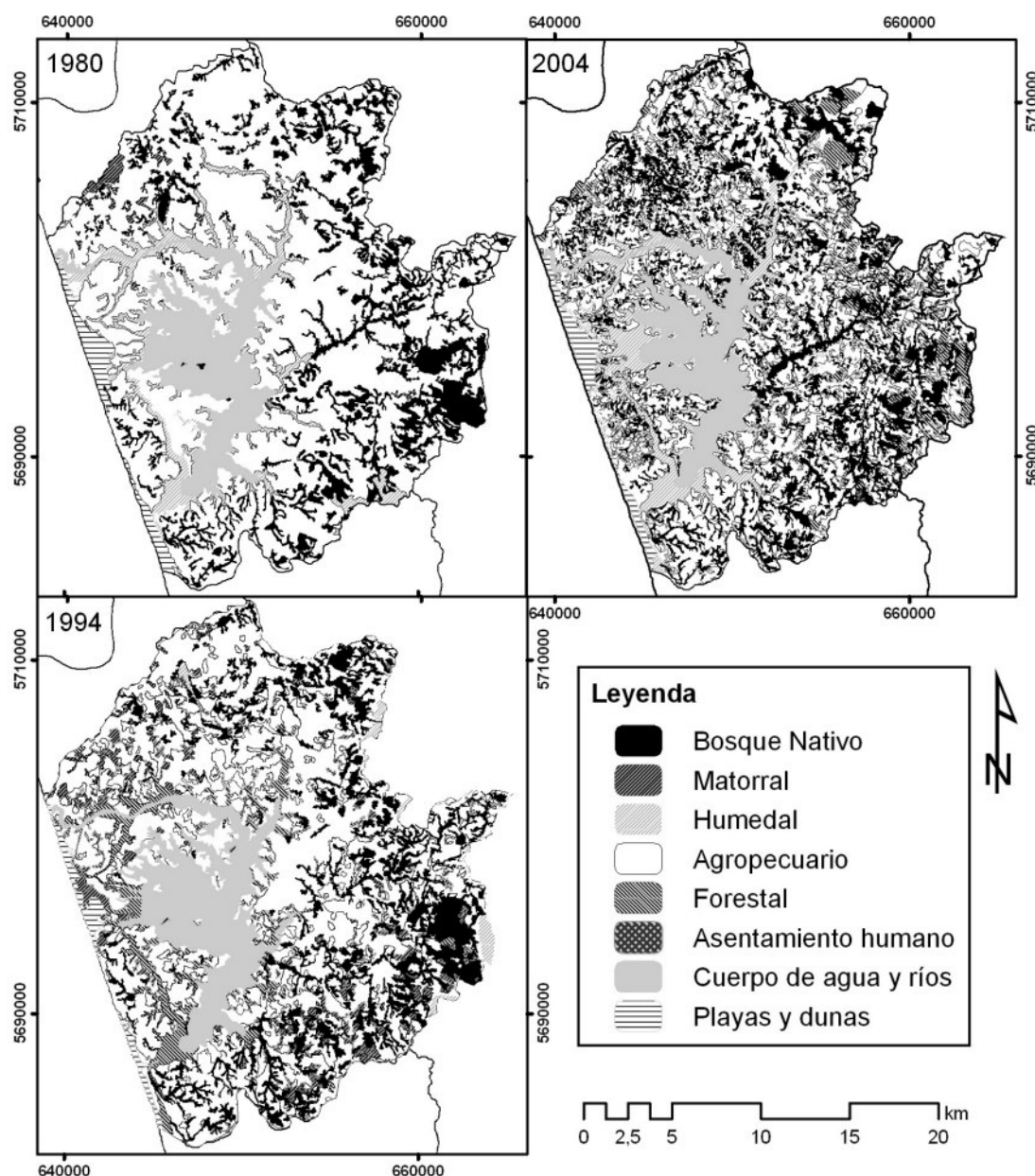


Figura 3 Cartas de variación de patrones espaciales del paisaje de la cuenca del Budi entre 1980 - 2004.
Figure 3 Maps showing changes in landscape spatial patterns of the Budi basin between 1980 – 2004.

ra con el pueblo mapuche entre el río Bio-Bio y el río Toltén, la presión de uso sobre las tierras del borde costero de La Araucanía aumentó significativamente, principalmente por deforestación para uso agropecuario, como consecuencia de la llegada a la zona de numerosos agricultores, comerciantes, colonos nacionales y extranjeros y por la Ley de división de propiedad comunitaria mapuche, presentando

actualmente una alta concentración de población rural principalmente mapuche, de pequeños propietarios. Este proceso ha llevado a un mosaico paisajístico fuertemente fragmentado, caracterizado por la pérdida de hábitat de bosque nativo y la homogenización espacial dominada por la matriz agropecuaria, claramente representado por los índices y métricas calculados para los años de 1980 y

Tabla 2. Caracterización de los patrones espaciales a nivel de paisaje para los tres años evaluados. NumP = número de parches de la clase, MPS = media del tamaño de los parches de la clase, TE = total de borde de la clase, ED = Densidad de borde, CWED = densidad de borde ponderada por contraste, AWMPFD = Media de la dimensión fractal ponderada por área, MNN = media de la distancia al vecino más cercano por clase, IJI = Índice de interdispersión y yuxtaposición, SDI = Índice de diversidad de Shannon, SEI = Índice de equitatividad de Shannon.

Table 2. Representation of spatial patterns at landscape level for the three time horizons based on measurements. NumP = Number of patches per class, MPS = Mean patch size, TE = Total edge of class, ED = Edge density, CWED = Contrasted weighted edge density, AWMPFD = Area weighted mean patch fractal dimension, MNN = Mean Nearest Neighbor, IJI = Interspersion Juxtaposition Index. SDI = Shannon's diversity index, SEI = Shannon's evenness index.

Índice	1980	1994	2004
NUMP	381	589	1640
MPS (ha)	129.3	83.7	30.1
AW MPFD	1.27	1.26	1.35
CWED	32.76	34.55	34.55
TE (km)	4029.3	2339.0	3636.5
ED (m/ha)	41.04	47.47	73.8
SDI	1.08	1.21	1.35
SEI	0.52	0.58	0.65
MPI	10267.0	2488.1	4445.8
MNN (m)	269.1	378.3	180.1
IJI	35.0	47.7	44.4

1994, procesos que se relacionan con la disminución e incluso la extinción de especies (Múgica et al. 2002).

Por otra parte, el cambio en la cobertura del suelo ha implicado un aumento de la erosión en laderas y alteraciones en el comportamiento hidrológico de la cuenca, situación descrita para cuencas costeras del sur de Chile (Torrejón & Cisternas 2002; de la Fuente 2004; Torrejón et al. 2004). El nivel de antropización de las sub-cuencas, vinculado a las prácticas de uso, la fragilidad y la estabilidad de éstas, ha

significado un elevado transporte de sedimentos desde la cuenca hacia el cuerpo de agua, produciéndose colmatación en las riberas (Peña-Cortés et al., en prensa; Peña-Cortés, com. públ.). El análisis realizado mostró, por una parte, una disminución de la superficie del espejo de agua del lago, y por otra, un aumento de la superficie de humedales, en especial en las riberas del lago, encontrándose un área extensa de humedales en evolución progresiva, y parte de llanuras aluviales y fluvio-marinas que anegan antiguas tierras de cultivo.

Finalmente, el desarrollo de la actividad forestal en las últimas décadas, impulsada desde la promulgación del decreto Ley 701 de 1974 que entrega bonificaciones a las plantaciones en Chile, ha convertido a esta actividad en el principal agente modificador de la estructura del paisaje en el presente. La reconversión del destino de la tierra ha generado un aumento significativo en la superficie plantada entre 1980 y 2004, ocupando principalmente tierras de abandono agrícola de la pequeña y mediana propiedad de la zona, cuyos suelos se encontraban altamente degradados y con bajos rendimientos agrícolas. Este proceso ha implicado la incorporación de un nuevo rubro a la actividad rural, lo que, sumado a la disminución y fragmentación de la matriz agropecuaria, la mayor cantidad de fragmentos de bosque nativo (en estado de renoval, reconocidos en 2004), el aumento de los humedales y la disminución del espejo de agua del lago, dan cuenta de un mosaico más heterogéneo, con fragmentos de menor tamaño promedio y relativamente más cercanos entre sí.

Este mosaico heterogéneo del paisaje del Borde Costero de La Araucanía ha sido reconocido en la Estrategia Regional para la Conservación y Uso Sustentable de la Biodiversidad (CONAMA 2002), como un área importante para la conservación de la Biodiversidad. Esto debido principalmente a la oferta de hábitat de humedales. A su vez, el mosaico paisajístico presenta una serie de sistemas permanentemente anegados y áreas ribereñas de anegamiento temporal, que permite variaciones inter-estacionales, en especial en las zonas de vegas (llanuras bajas anegadas), generando una oferta diferencial de hábitat lo que se reconoce de relevancia en la conservación de

Tabla 3. Caracterización de los patrones espaciales del paisaje a nivel de clases para los tres años evaluados. PLAND = proporción de la clase en el paisaje, NP = Número de parches de la clase, MPS = Media del tamaño de los parches de la clase, TE = Total de borde, ED = Densidad de borde, CWED = Densidad de borde ponderada por contraste, AWMPPFD = Media de la dimensión fractal ponderada por área, MPI = Media del índice de proximidad, MNIN = Media de la distancia al vecino más cercano, JI = Índice de interdispersión yuxtaposición, TCA = total de áreas núcleo, CAD = densidad de área núcleo.

Table 3. Representation of landscape spatial patterns at class level for the three time horizons. PLAND = Class as proportion of landscape, NumP = Number of patches per class, MPS = Mean patch size, TE = Total edge of class, ED = Edge density, CWED = Contrasted weighted edge density, AWMPPFD = Area weighted mean patch fractal dimension, MPI = Mean proximity index, MNIN = Mean Nearest Neighbor, JI = Interspersion Juxtaposition Index. TCA = Total core area. CAD = Core area density.

Categorías	Sup (ha)	PLAND	NP	MPS	PS	COV	PSSD	TE	ED	CWED	AW	MPPFD	MPI	MNIN	JII
Bosque nativo	1980	7247.9	14.7	219	33.1	421.2	139.4	1362.3	27.7	22.07	1.23	677.7	142.2	8.68	
	1994	7062.2	14.3	205	34.5	298.2	102.7	1354.8	27.5	21.42	1.22	757.6	192.41	20.44	
	2004	9676.2	19.6	854	11.3	43.7	385.8	2487.8	50.5	39.35	1.21	481.1	77.38	27.77	
Matorral	1980	386.7	0.8	26	14.9	208.2	31.0	66.9	1.4	0.56	1.13	33.8	998.0	18.87	
	1994	2699.5	5.5	223	12.1	127.0	15.4	546.8	11.1	4.94	1.11	33.6	354.81	48.39	
	2004	378.4	0.8	85	4.5	5.6	125.2	122.1	2.5	1.10	1.13	12.3	618.74	45.06	
Humedales	1980	3039.7	6.2	84	36.2	245.8	88.9	478.5	9.7	7.55	1.21	95.9	197.1	38.30	
	1994	2968.2	6.0	54	55.0	284.4	156.3	427.1	8.7	6.32	1.22	218.4	254.40	46.99	
	2004	4384.8	8.9	105	41.8	217.7	521.2	722.7	14.7	10.57	1.27	1188.2	225.65	59.53	
Matriz agropecuaria	1980	32406.8	65.8	37	875.9	470.1	4117.7	1896.6	38.5	31.65	1.30	101369.4	72.9	46.80	
	1994	30730.1	62.4	76	404.3	643.5	2602.0	2074.2	42.1	31.90	1.30	90088.6	57.68	60.05	
	2004	27075.5	55.0	189	143.3	822.3	574.0	3107.9	63.1	52.45	1.31	35590.3	55.46	49.35	
Matriz forestal	1980	15.7	0.0	2	7.8	25.3	2.0	2.6	0.1	0.05	1.07	0.0	10543.8	29.75	
	1994	183.1	0.4	21	8.7	52.5	4.6	39.3	0.8	0.75	1.09	0.6	1195.56	31.31	
	2004	2788.8	5.7	374	7.5	17.1	229.3	617.8	12.5	11.12	1.12	49.6	217.52	41.00	
Asentamiento humano	1980	14.0	0.0	1	14.0	0.0	0.0	2.7	0.1	0.05	1.10	0.0	0.0	52.08	
	1994	20.3	0.0	2	10.2	86.7	8.8	4.2	0.1	0.09	1.12	0.0	7089.72	75.57	
	2004	49.7	0.1	19	2.6	3.5	132.0	16.6	0.3	0.34	1.09	0.2	2294.79	59.95	
Cuerpos de agua y ríos	1980	5293.0	10.7	5	1058.6	199.0	2106.9	183.2	3.7	2.52	1.20	60.7	474.3	41.59	
	1994	5031.1	10.2	3	1677.0	140.9	2362.7	173.7	3.5	2.49	1.20	9.6	4512.92	50.96	
	2004	4080.8	8.3	3	1360.3	1917.5	141.0	141.9	2.9	0.65	1.19	0.0	3976.79	28.61	
Playas y dunas	1980	868.4	1.8	7	124.1	172.1	213.6	36.6	0.7	0.74	1.16	486.1	354.3	52.09	
	1994	580.0	1.2	5	116.0	199.1	231.0	42.6	0.9	0.86	1.24	38.0	91.27	55.58	
	2004	840.0	1.7	11	76.4	174.5	228.5	40.9	0.8	0.83	1.16	852.1	507.61	69.55	

distintos grupos de especies asociadas a estos sistemas, en especial por la disponibilidad de refugio y alimento. Joyal et al. (2001) han manifestado la importancia de la estructura multi-hábitat en fragmentos de humedales y matriz terrestres para la conservación de anfibios. Siendo relevante visualizar y caracterizar elementos de conectividad en el paisaje, a fin de disminuir los efectos de la fragmentación y permitir la conservación de poblaciones biológicas (Burel & Baudry 2002), se ha planteado que la medida de la conectividad del paisaje debe considerar elementos estructurales y funcionales que incluyan la distancia entre parches, tamaño promedio de estos, presencia de elementos lineales que los conecten, grado de contraste de los bordes, elementos antropogénicos modificadores y resistencia de la matriz (Fahrig & Merriam 1994; Moilanen & Hanski 1998; Pain et al. 2000; Ricketts 2001; Burel & Baudry 2005).

La información procesada a partir del número y tamaño promedio de fragmentos, de los índices de proximidad, vecino más cercano e interdispersión y yuxtaposición, en una primera aproximación a la problemática, junto al análisis visual de la cartografía, dan cuenta de un sistema de humedales en el Budi, con alta conectividad hacia las cuencas aportantes, de importante heterogeneidad espacial y entremezcla entre clases. Se observa, que el patrón evolutivo de los humedales está condicionado a procesos y características geomorfológicas y de uso del territorio de la cuenca, que afectan a las características, tipos y funciones ecológicas que estos cumplen, como lo ha planteado Peña-Cortés et al. (en prensa).

En el marco del ordenamiento territorial, existe la necesidad de reconocer patrones e identificar los cambios en las condiciones ecológicas a escala de paisaje, de manera espacialmente explícita, como clave en la priorización de áreas para la protección y restauración ambiental de cuencas y regiones (Bruce et al. 2001), lo cual es válido para la conservación de humedales en áreas con alta antropización. Todos estos elementos indican el grado de alteración del sistema y peso de la variable antrópica en su evolución, elementos a considerar en futuras propuestas de ordenamiento. En este contexto, se hace necesario realizar manejo de la cuenca a fin de controlar la degradación de

los suelos y la pérdida del espejo de agua del lago. Entre los elementos a considerar está la mantención y manejo de áreas buffer para mantener la conectividad estructural del paisaje y controlar el excesivo arrastre de sedimentos, aplicar técnicas de protección y restauración de los suelos y reconocer las áreas de mayor importancia para la conservación de la biodiversidad a través de estudios específicos.

Finalmente, este estudio es un ejemplo de la aplicación e importancia de la Ecología del Paisaje en el análisis de cambios en ambientes que requieren medidas de ordenamiento territorial para su adecuada conservación. Actualmente, este enfoque es parte de los procesos de análisis territorial tendientes a comprender la dinámica de los mosaicos, aplicando la percepción remota, los SIG, el estudio de los patrones espaciales y sus implicancias ecológicas, como base para establecer zonificaciones, áreas de protección y elementos de conectividad estructural y funcional; así como de los modelos de planificación y gestión de ecosistemas húmedos a nivel internacional (Liu et al. 2000; Joyal et al. 2001; Musacchio & Coulson 2001; Botequilha & Ahern 2002; Mugica et al. 2002; Arheimer et al. 2004; Burel & Baudry 2005; Matteucci & Silva 2005; RAMSAR, com. públ.).

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se desarrolló en el marco del Proyecto FONDECYT 1030861, "Análisis integrado del borde costero de la IX Región. Propuestas y criterios para la planificación ecológica de sus humedales".

BIBLIOGRAFIA

- ARHEIMER, B; G TORSTENSSON & HB WITTGREN. 2004. Landscape Planning to Reduce Coastal Eutrophication: Agricultural Practices and Constructed Wetlands. *Landscape Urban Plann.*, **67**:205-215.
- BENDER, O; HJ BOEHMER; D JENS & KP SCHUMACHER. 2005. Using GIS to Analyze Long-Term cultural Landscape change in Southern Germany. *Landscape Urban Plann.*, **70**:111-125.
- BENGOA, J. 1991. *Historia del Pueblo Mapuche* (siglo XIX y XX). Ediciones Sur. Santiago, Chile. 426 pp.
- BISSONNETTE, J. 1997. *Wildlife and Landscape Ecol.: effects*

- of pattern and scale*. Ed. Springer. New York, USA. 410 pp.
- BOTEQUILHA, LA & J AHERN. 2002. Applying landscape ecological concepts and metrics in sustainable landscape planning. *Landscape Urban Plann.*, **59**:65-93.
- BRUCE, J; A NEALE; T WADE; J WICKHAM; C CROSS ET AL. 2001. The Consequences of Landscape Change on Ecological Resources: An Assessment of the United States Mid-Atlantic Region, 1973-1993. *Ecosystem Health*, **7**(4):229-242.
- BUREL, F & J BAUDRY. 2002. *Ecología del paisaje: conceptos, métodos y aplicaciones*. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid, España. 353 pp.
- BUREL, F & J BAUDRY. 2005. Habitat quality and connectivity in agricultural landscapes: The role of land use systems at various scales in time. *Ecol. Indicators*, **5**:305-313.
- COLLADO, D & CM DELLAIORE. 2003. Influencia de la Fragmentación del paisaje sobre la población Del Venado De Las Pampas en el Sur de la Provincia de San Luis. *Revista Inta*. Argentina. 17 pp.
- COMISION NACIONAL DEL MEDIO AMBIENTE (CONAMA). 2002. *Estrategia Regional de Conservación y uso sustentable de la Biodiversidad*. Región de La Araucanía. 170 pp.
- CONAF-CONAMA-BIRF. 1999. Catastro y evaluación de recursos vegetacionales nativos de Chile. Informe regional IX Región. Proyecto CONAF – CONAMA – BIRF. Santiago, Chile. 90 pp.
- DE LA FUENTE, G. 2004. Preferencias Paisajísticas: Un Factor relevante para la gestión y conservación del Paisaje de Chile Central. Departamento Interuniversitario De Ecología. Facultad de Ciencias. *Universidad de Alcalá* (Madrid), **20**(2):1-15.
- FAHRIG, L & G MERRIAM. 1994. Conservation of fragmented populations. *Conserv. Biol.*, **8**:50-59.
- FLORES, J. 1997. *Área de Desarrollo Indígena. Manual de Información*. Instituto de Desarrollo Indígena. Universidad De La Frontera. Temuco, Chile. 115 pp.
- FORMAN, R. 1995. *Land Mosaics. The Ecology of Landscape and Regions*. Cambridge University Press. New York, USA.
- FORMAN, R & M GODRON. 1986. *Landscape Ecology*. John Wiley. New York, USA.
- FUJIHARA, M & T KIKUCHI. 2005. Changes in the landscape structure of the Nagara River Basin, central Japan. *Landscape Urban Plann.*, **70**:271-281.
- GAUTAM, AP; EL WEBB; GP SHIVAKOTI & MA ZOEBISC. 2003. Land Use Dynamics and Landscape Change Pattern in a Mountain Watershed in Nepal. *Agric. Ecosyst. Environ.*, **99**:83-96.
- GUSTAFSON, E. 1998. Quantifying landscape spatial pattern: What is the state of the art? *Ecosystem*, **1**:143-156.
- HAUENSTEIN, E; M GONZÁLEZ; F PEÑA-CORTÉS & A MUÑOZ. 2002. Clasificación Y Caracterización Florístico-Vegetacional de los Humedales de la Costa de Toltén (IX Región, Chile). *Gayana Bot.*, **59**(2):87-100.
- JAEGER, JA. 2000. Landscape division, splitting index, and effective mesh size: new measures of landscape fragmentation. *Landscape Ecol.*, **15**:115-130.
- JOYAL, L; M MCCOLLOUGH & M HUNTER. 2001. Landscape ecology approaches to wetland species conservation: a case study of two turtle species in southern Maine. *Conserv. Biol.*, **15**(6):1755-1762.
- KANGAS, J; STORE R & A KANGAS. 2005. Socioecological landscape planning approach and multicriteria acceptability analysis in multiple-purpose forest management. *For. Policy Econ.*, **7**:603 – 614.
- LIU, H; X LU & Z LIU. 2000. Landscape Planning and Ecology Construction of Wetland Comprehensive Protected Area System in the Sanjiang Plain. *J. Environ. Sci. (China)*, **12**(3):362-366.
- LYNCH, K. 1975. *Ou L'approche Conceptuelle Trois Apprales Americaines. Urbanisme*, **129**: 11-14.
- MANDELBROT, B. 1984. *Les Objects Fractals*. Flammarion. Paris, Francia. 204 pp.
- MARDONES, M; A RODRÍGUEZ & C BARRIENTOS. 1993. *Planificación Ecológica en los Valles de Icalma y Rucanuco: Proposición de un Método*. Monografías Científicas. Centro Eula Chile. Universidad De Concepción. 141 pp.
- MATTEUCCI SD & M SILVA. 2005. Selección de métricas de configuración espacial para la regionalización de un territorio antropizado. *Geofocus*, **5**:180-202.
- MCGARIGAL, K. 2002. *Landscape pattern metrics*. Pp. 1135-1142 in: Shaarowi & Piergorsch (eds). *Encyclopedia of Environmentrics*. John Wiley & Sons. Sussex, England.
- MCGARIGAL, K & BJ MARKS. 1994. *FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure*. USDA for Serv. Gen. Tech. Rep. PNW-351. 67pp.
- McHARG, L. 1980. *Composer avec la nature*. Institut d'Amenagement et Urbanisme de la Région Ile de France. París. 184pp.
- MOILANEN, A & I. HANSKI. 1998. Metapopulation dynamics: effects of habitat patch area and isolation, habitat quality and landscape structure. *Ecology*, **79**:2503-2515.
- MÚGICA, M; JV DE LUCIO; C MARTÍNEZ; P SASTRE; JA ATAURI-MEZQUIDA & C MONTES. 2002. *Integración territorial de espacios naturales protegidos y conectividad ecológica en paisajes mediterráneos*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. 125pp.
- MUSACCHIO, L & RN COULSON. 2001. *Landscape Ecological Planning Process for Wetland*,

- Waterfowl, and Farmland Conservation. *Landscape Urban Plann.*, **57**:125-147.
- NAGENDRA, H; DK MUNROE & J SOUTHWORTH. 2004. From pattern to process: landscape fragmentation and the analysis of land use/land cover change. *Agric. Ecosyst. Environ.*, **101**:111-115.
- O'NEILL, R; J KRUMMEL; R GARDNER; G SUGIHARA; B JACKSON ET AL. 1988. Indices of Landscape Pattern. *Landscape Ecol.*, **1**(3):153-162.
- PAIN, G; J BAUDRY & BUREL F. 2000. Landpop: un outil d'étude de la structure spatiale des populations animales fragmentées. *Geomatique*, **10**:89-106.
- PEÑA-CORTÉS, FA. 1999. *Bases Para La Planificación Territorial Del Curso Inferior Del Río Itata. Análisis Integrado de los Sistemas Geográficos*. Tesis doctoral, Centro Eula-Chile. Concepción, Chile.
- PEÑA-CORTÉS, FA; PL GUTIERREZ; GD REBOLLEDO; MA ESCALONA; CE BERTRAN ET AL. En prensa. Determinación del nivel de antropización de humedales como criterio para la planificación ecológica de la cuenca del lago Budi, Chile. *Revista de Geografía Norte Grande*, **36**.
- PEÑA-CORTÉS, FA & M MARDONES. 1999. Planificación Ecológica del Curso Inferior del Río Itata. VIII Región Chile. *Revista Geográfica de Chile Terra Australis*, **44**:45-62.
- RICKETTS, TH. 2001. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *Am. Nat.*, **157**:87-99.
- RIPPLE W; G BRADSHAW & T SPIES. 1991. Measuring Forest Landscape Patterns in the Cascade Range of Oregon, USA. *Biol. Conserv.*, **57**: 73-88.
- RUTLEDGE, D. 2003. *Landscape indices as measures of the effects of fragmentation: can pattern reflect process?* Science Internal Series 98. Department of Conservation, Wellington. 27 pp.
- SAUNDERS, D; R HOBBS; C MARGULES. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv. Biol.*, **5**(1):18-32.
- TAKEUCHI, K & D LEE. 1989. A framework for environmental management planning – A landscape ecological approach. *Landscape Ecol.*, **3**(1):53-63.
- TARLET, J. 1985. *La Planification Ecologique. Méthodes Et Technique*. Ed. Economica. 141 pp.
- TORREJÓN, F & M CISTERNAS. 2002. Alteraciones del paisaje ecológico araucano por la asimilación mapuche de la agroganadería hispano-mediterránea (siglos XVI y XVII). *Rev. Chil. Hist. Nat.*, **75**(4):729-736.
- TORREJÓN, F; M CISTERNAS & A ARANEDA. 2004. Efectos ambientales de la colonización. *Rev. chil. hist. nat.*, **77**:661-677.
- TURNER, M. 1990. Spatial and temporal analysis of landscape patterns. *Landscape Ecol.*, **4**(1): 21-30.
- TURNER, M; R O'NEILL; R GARDNER & B MILNE. 1989. Effects of Changing Spatial Scale on the Analysis of Landscape Pattern. *Landscape Ecol.*, **3**(3/4):153-162.
- WIENS, J; N STENSETH; B VAN HORNE & R ANKER. 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos*, **66**:369-380.