



Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas

Subárea Zoología

Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas

(PEDECIBA)

Ecología de mamíferos exóticos en predios forestales de los Departamentos
de Río Negro y Flores, Uruguay



Estudiante: Lic. María Ruiz

Orientador: Dr. Alejandro Brazeiro

Tribunal de Tesis: Dra. Bettina Tassino, Dr. Raúl Maneyro y Dr. Marcelo Loureiro

Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales

Facultad de Ciencias, Universidad de la República

Montevideo, 2017

Ecología de mamíferos exóticos en predios forestales de los Departamentos de Río Negro y Flores, Uruguay

Autor: Lic. María Ruiz (evoruiz@gmail.com)

Orientador de Tesis: Dr. Alejandro Brazeiro (brazeiro@fcien.edu.uy)

Tribunal de Tesis: Dra. Bettina Tassino, Dr. Raúl Maneyro y Dr. Marcelo Loureiro

Ecología de mamíferos exóticos en predios forestales de los Departamentos de Río Negro y Flores, Uruguay

Lic. María Ruiz

Resumen:

Las especies exóticas silvestres son aquellas que han logrado poblaciones viables por fuera de su distribución natural. Este término incluye subespecies o taxones inferiores, y toda estructura biológica que tenga potencial para sobrevivir y reproducirse con éxito. Éstas pueden convertirse en especies exóticas invasoras si su establecimiento significa un agente de cambio o amenaza para la biodiversidad nativa del lugar. El objetivo de nuestro estudio es analizar los patrones de invasión de especies de mamíferos exóticos de mediano y gran porte en paisajes forestales de Uruguay, y evaluar los efectos de la forestación con *Eucaliptus* sp sobre la invasibilidad de praderas implantadas y ambientes naturales aledaños. Se realizó un año de muestreo mediante cámaras trampas en paralelo en tres predios forestales del litoral y centro del país. Cada uno comprende ecosistemas naturales delimitados como Área de Alto Valor de Conservación inmersos en una matriz forestal. Fueron registradas tres especies de mamíferos exóticos: jabalí (*Sus scrofa*), ciervo axis (*Axis axis*) y liebre (*Lepus europaeus*). Los resultados alcanzados indican que la sustitución de praderas naturales por plantaciones con *Eucaliptus* sp genera diversas respuestas por parte de los mamíferos exóticos. Esto depende de cada especie y de la matriz forestal en cuestión. En particular, es posible observar que el jabalí y el ciervo axis tienen fuertes preferencias por bosques naturales con diferente fisionomía. El jabalí prefiere bosques cerrados, por lo que la forestación podría significar una mayor disponibilidad de ambiente secundario. En cambio, su llegada a estos paisajes estaría relacionada a bosques densos, y no a la presencia de forestación. El ciervo axis muestra preferencias por bosques abiertos, y por praderas más que por plantaciones forestales. Por el contrario, la liebre se halla asociada a praderas abiertas, siendo posible observarla escasamente en sitios perturbados con desarrollo secundario de pasturas. De hecho, la reducción de praderas podría afectar negativamente la población de estas últimas dos especies.

Palabras clave: mamíferos, especie exótica, forestación, uso de hábitat, invasibilidad.

Ecology of alien mammals in afforested landscapes on Río Negro and Flores Department, Uruguay

Lic. María Ruiz

Abstract:

Wild exotic species are those that have achieved viable populations outside their natural distribution. This term includes subspecies or lower taxas, and any biological structure that can survive and reproduce successfully. These can become invasive alien species if their establishment means an agent of change or threat to the native local biodiversity. Our objective was to analyze the invasion patterns of large and medium exotic mammal species in exotic forest landscapes of Uruguay, and to evaluate the effects of forestation with *Eucalyptus* sp on the invasiveness of implanted meadows and surrounding natural environments. A year of sampling was carried out by means of camera traps in parallel in three forest plantations of the littoral and center of the country. Each one includes natural ecosystems delineated as Area of High Value of Conservation immersed in the forest matrix. Three species of exotic mammals were registered: wild boar (*Sus scrofa*), deer axis (*Axis axis*) and hare (*Lepus europaeus*). The results indicate that the replacement of natural meadows by plantations with *Eucalyptus* sp generates diverse responses by exotic mammals. This depends on each species and the forest matrix in question. In particular, it is possible to observe that the wild boar and the deer axis have strong preferences for natural forests with different physiognomy. Wild boar prefers closed forests, so afforestation could mean greater availability of secondary environment. On the other hand, their arrival in these landscapes would be related to dense forests, and not to the presence of afforestation. The deer axis shows preferences for open forests, and for grassland rather than for forest plantations. On the contrary, the hare is associated with open grasslands, being possible to observe it scarcely in places disturbed with secondary development of pastures. In fact, grassland reduction could negatively affect the population of the latter two species.

Keywords: mammals, alien species, forestation, habitat use, invisibility

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar agradezco a mi orientador, Alejandro Brazeiro, por su disposición en aceptarme en medio de un cambio de orientación y de línea de trabajo. En él hallé una sonrisa alentadora y una importante calidez, la cual no se restringió jamás a una fría estructura académica, permitiéndome seguir adelante en medio de una cómoda atmósfera. (Gracias, porque algunos estudiantes necesitamos que sea así, familiar). Gracias por soportar los 200 km de distancia (o más en algunas etapas) que nos separaron a lo largo del curso de esta Maestría.

Agradezco al tribunal, que además de haber sido “grandes profes amigos” desde mi grado, aceptaron con mucha amabilidad ser parte de esta Tesis de posgrado.

Gracias a la empresa forestal Montes del Plata que cedió sus predios y nos alojó cortésmente para muestrear cada uno de ellos a lo largo de un año.

Gracias a la ANII por confiar en nuestra propuesta. A PEDECIBA por aceptarme en su programa de Maestrías.

A los compañeros del BEC por el tiempo y espacio compartido en cada salida de campo. A Tito, nuestro chofer, por llevarnos a lugares apartados siempre pronto para hacernos reír.

A los amigos, a los que desde adentro o fuera de la biología me alentaron a continuar. Gracias Gustavo Riestra por motivarme, por escucharme en cada etapa y leer mis escritos. Federico Franco por creer que este trabajo es importante. Gracias a ambos por impulsarme a seguir.

Gracias Gastón (Varela) por compartir en paralelo éste proceso, desde el punto de partida, por tu frecuente frase “vamos arriba amiga, ya estamos cerca”.

Gracias a Ciro Invernizzi e Ivanna Tomasco que me ayudaron a tomar decisiones en etapas difíciles.

Gracias a Dios, que nos permite vivir y experimentar estos ricos procesos!

TABLA DE CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN GENERAL	7
1.1 Invasiones biológicas en el marco del cambio global.....	7
1.2 Ecología de la invasión: componentes y etapas.....	9
1.3 Forestación e invasiones biológicas.....	12
1.4 Mamíferos exóticos en el litoral oeste.....	14
2. PREGUNTAS Y OBJETIVOS	17
2.1 Preguntas e hipótesis.....	17
2.2 Objetivos.....	18
3. METODOLOGÍA	18
3.1 Sitios de estudio y descripción de hábitats.....	19
3.2 Diseño de muestreo.....	23
3.3 Análisis de datos.....	26
4. RESULTADOS	30
4.1 Descripción del ensamble de mamíferos exóticos silvestres en paisajes forestales.....	30
4.2 Efecto local de la sustitución de pradera por forestación.....	40
4.3 Efecto indirecto de la forestación sobre mamíferos exóticos en ecosistemas naturales aledaños.....	44
4.3.1 Praderas.....	44
4.3.2 Bosques.....	54
4.4 Efecto de la forestación sobre el patrón temporal de la actividad de mamíferos exóticos.....	56
5. DISCUSIÓN	58
5.1 Ensamble de mamíferos exóticos en paisajes forestales.....	58
5.1.1 Diversidad de EEI en diferentes contextos paisajísticos.....	58
5.1.2 Especies exóticas vs nativas.....	60
5.2 Efectos directos de la sustitución de praderas por plantaciones forestales...61	
5.3 Efectos indirectos de la forestación sobre la invasión de ecosistemas naturales.....	62
6. CONCLUSIONES	64
7. BIBLIOGRAFÍA	65
8. ANEXOS	73

1. Introducción

1.1 Invasiones biológicas en el marco del cambio global

Para especies silvestres, el término “exóticas” hace referencia a especies, subespecies o taxones inferiores introducidos fuera de su distribución natural, incluyendo gametos, huevos, semillas o propágulos que pudieran sobrevivir y posteriormente reproducirse. En cambio, “especie exótica invasora” (EEI) refiere a aquella cuyo establecimiento representa un agente de cambio o amenaza para la diversidad biológica nativa (Capdevilla-Arguelles & Orueta, 2006).

Si bien las invasiones biológicas pueden ser un fenómeno natural, constituyen un grave problema a escala global debido a la acelerada expansión de especies sobre el planeta, accidental o intencional, como consecuencia de la creciente actividad económica (Pierrings, 2011). De hecho, las invasiones biológicas comprenden un evento de carácter mundial donde el principal promotor ha sido la migración y colonización humana intercontinental a lo largo de cientos de años. En este curso de emigración, se han introducido plantas, animales y otros organismos alrededor del mundo en un proceso de “globalización de la biota del planeta” (DiCatri, 1989). Este fenómeno se ha potenciado en la actualidad, ya que las tendencias modernas del comercio internacional y las nuevas tecnologías son el agente facilitador e intensificador de la dispersión de EEI (Meyerson & Mooney, 2007). De este modo, se ha incrementado la escala espacial de las introducciones, así como el número de organismos y especies que se transportan de una región a otra. Estas dos características (i.e., gran escala espacial y aceleradas tasas de cambios) son transversales a todos los procesos del cambio global, definido como el conjunto de transformaciones ecológicas que ocurren en el planeta impulsadas por el hombre (Vilá *et al.*, 2008).

En este marco, las invasiones biológicas representan un componente central del cambio global, de manera que su interacción con otros factores genera dinámicas particulares a diferentes escalas. Diferentes tendencias en el uso de la tierra potencian la introducción de nuevas especies debido a la alteración de los regímenes naturales de perturbación (Vitousek *et al.*, 1997) y a modificaciones espaciotemporales en la distribución de los recursos (With, 2002 en Lantschner *et al.* 2012). Además, la interacción con el cambio climático (i.e., fluctuaciones de temperatura, aumento en la concentración de CO₂, régimen variable de precipitaciones) genera alteraciones en la

distribución y dominancia de especies locales promoviendo el establecimiento de EEI (Dukes & Mooney, 1999).

Desafortunadamente, la redistribución de especies a gran escala acarrea consecuencias ecológicas y económicas con costos que tienden a aumentar a lo largo del tiempo (Vitousek *et al.*, 1997). Las EEI pueden afectar los componentes bióticos, abióticos y la estructura espacial de los ecosistemas modificando composición y número de especies, relaciones tróficas y recursos disponibles. De esta manera, las EEI provocan fuertes impactos negativos sobre las especies nativas. Entre los efectos que se manifiestan primeramente se encuentra la homogenización de biotas causando el empobrecimiento y desestabilización de las comunidades biológicas locales (Myers, 1996), lo cual constituye una grave amenaza para la integridad de los ecosistemas (Vitousek *et al.*, 1997; Dukes & Mooney, 1999). Además, las especies exóticas pueden actuar como vector de nuevas enfermedades para las especies residentes (Vitousek *et al.*, 1997) conformando un problema económico para las sociedades locales (Capdevila, 2006; Perrings, 2011). Al mismo tiempo, pueden tener consecuencias en depredación y competencia, generar vías de facilitación para el ingreso de otras especies, o ser generadores de altas tasas de erosión (Calvopiña & De Vries, 1975).

Particularmente, los vertebrados exóticos generan impactos muy fuertes, siendo responsables de muchos problemas ambientales en el Cono Sur y áreas del Caribe, pero escasos e inocuos en los ecosistemas naturales de países andinos (Ojasti, 2001a; Ramírez-Chavez, 2011). De acuerdo a las Listas Rojas de la UICN (2006), el 21,6% de las especies de mamíferos existentes se cataloga como amenazadas y un 2,6% se trata de EEI. A lo largo de la historia, éste grupo ha sido de los primeros animales introducidos por el ser humano en ambientes diferentes a los nativos, entre ellos los órdenes Artiodactyla, Perissodactyla, Lagomorpha y Carnivora han sido los predominantes. La mayor parte de mamíferos exóticos establecidos en la actualidad en el continente americano fueron transportados desde Europa por los conquistadores como animales de cría, lo que les dio una atención especial dada su utilidad y aporte a la economía (Ojasti, 2001b). En especial, la introducción de mamíferos no nativos puede afectar el funcionamiento ecosistémico alterando redes tróficas, generando efectos en cascada en la composición y abundancia de especies depredadoras, herbívoros y plantas (Croll *et al.*, 2005). Efectos directos de la depredación y competencia suelen ocasionar desórdenes en los patrones de flujo de nutrientes y cascadas tróficas (Clout & Russell,

2008). Pueden significar un aumento en la disponibilidad de presas y generar una oferta alimenticia para depredadores nativos, u operar como especies ingenieras. En el caso de herbívoros exóticos causan efectos directos e indirectos en la vegetación, artrópodos, pequeños mamíferos y otros taxas como aves y reptiles (Pedersen *et al.*, 2013). Suelen actuar como dispersores de semillas, eliminar especies nativas o reducir su abundancia, así como frenar nuevas invasiones (Davis *et al.*, 2010).

En este marco, las invasiones biológicas conforman uno de los factores contemporáneos que más influye en la extinción de especies, catalogándose como la segunda causa de pérdida de biodiversidad a nivel mundial (Vitousek *et al.*, 1997; Capdevilla-Arguelles *et al.*, 2013).

1.2 Ecología de la invasión: componentes y etapas

Las especies exóticas que se han introducido en diferentes ecosistemas no necesariamente se catalogan como invasoras, aún cuando han logrado adaptarse al nuevo ambiente. En muchos casos, estas especies son manejadas de forma adecuada, o determinadas condiciones u obstáculos del nuevo medio no les permite colonizar ciertos nichos y propiciar efectos negativos sobre éstos (Monge Meza, 2008). En cambio, las especies exóticas se catalogan como invasoras cuando su introducción y/o difusión amenaza a la diversidad biológica local (CDB, 2010). Al tratarse de especies con alta tasa de reproducción se imponen sobre las nativas en la competencia por recursos tróficos y espacio, generando efectos devastadores.

El proceso de la invasión es consecuencia de tres factores importantes: el número de propágulos que ingresan al ambiente, las características de las nuevas especies y la susceptibilidad del ambiente a la invasión, o invasibilidad (Lonsdale, 1999). La presión de propágulos es la combinación del número de individuos que llega al nuevo sitio, y el número de eventos de liberación (Loockwood *et al.*, 2005). Comprender el rol de esta presión en cada uno de los procesos de invasión requiere examinar su efecto a nivel de población y a nivel de especie (Meyerson & Mooney, 2007). Las diferentes poblaciones introducidas muestran diferentes patrones de comportamiento ante diferentes vectores de transporte, intervienen en estas respuestas el número de ingresos y la variabilidad genética introducida (Loockwood *et al.*, 2005). Por otro lado, la invasibilidad conforma la susceptibilidad de cada ecosistema a la colonización y establecimiento de nuevas especies, siendo ésta una propiedad emergente de cada ambiente (Lonsdale, 1999). Es

un atributo variable en el tiempo y en el espacio, dependiendo de la relación especie invasora - especies residentes y de las condiciones del ecosistema receptor (Vilá *et al.*, 2008). Al mismo tiempo, existen barreras que determinan la resistencia de la comunidad local a la invasión que dependen de factores bióticos (e.g., diversidad, competencia) y abióticos (e.g. fertilidad del suelo, perturbaciones) (Theoarides & Dukes, 2007).

A lo largo del proceso de invasión, las barreras o filtros locales y regionales interaccionan con las características propias de cada invasión (e.g., número de eventos de introducción), con los atributos de las especies implicadas y con las características ecosistémicas. Estas interacciones que experimenta una especie en su pasaje a un nuevo sitio ocurren en fases secuenciales, a diferentes escalas temporales y espaciales. Básicamente se desarrollan en las siguientes etapas (Thoarides & Dukes, 2007):

i. **Importación:** transporte de la especie en un rango mayor a lo que alcanzaría en su dispersión natural, por lo que la distancia geográfica y las grandes barreras para la dispersión (e.g., cuerpos de agua, desiertos, etc.) comprenden los principales filtros de la invasión. Además, caracteriza a esta fase el tipo de introducción, es decir la liberación o escape de la especie en el nuevo hábitat. De acuerdo a Capdevila (2006) las vías de ingreso de las EE pueden ser de tres tipos:

- introducciones intencionales: buscan el establecimiento de la especie en el medio natural, aunque no siempre se logre este cometido. También pertenecen a esta categoría aquellas que se liberan sin la motivación de tener poblaciones naturalizadas o generar impactos negativos en el medio.
- introducciones no intencionales o accidentales: aquellas que no se generan de forma consciente, lo cual en muchos casos hace que la especie exótica no se detecte rápidamente.
- negligentes: en esta categoría se hallan las especies exóticas en cautiverio que escapan a causa de la baja seguridad de los recintos y vías de entradas conocidas en las que no se toman medidas.

ii. **Colonización:** las especies que pasan la etapa de transporte no colonizan necesariamente la nueva área, en esta etapa los filtros abióticos (e.g., tipo de suelo y clima) determinan la sobrevivencia de los propágulos y su tasa de crecimiento en el nuevo hábitat.

Las condiciones locales que modulan la presión de propágulos determinan el éxito y el fracaso del establecimiento de una especie invasora (Lockwood, 2005). Si las

perturbaciones han eliminado competidores nativos una baja presión de propágulos es suficiente para la colonización, en cambio si la competencia local es alta o las condiciones abióticas son duras, es necesaria una alta presión para que la invasión tenga éxito. Por lo tanto, en esta etapa los filtros abióticos y los rasgos de las especies locales son determinantes.

iii. **Establecimiento:** fase en la cual la especie exótica desarrolla en el sitio una población reproductivamente viable. En ésta, los invasores exitosos deben superar la resistencia biótica, es decir la reducción en el éxito de la invasión provocada por la comunidad residente (Levine, 2004). De acuerdo a Elton (1958) una comunidad con alta riqueza de especies presenta mayor resistencia al ingreso de organismos invasores. Ésta se genera en base a una serie de procesos que promueven la supresión de la tasa reproductiva, a través de filtros biológicos que conforman barreras para la invasión, debido a la actividad de organismos vivos (e.g., competencia, depredación, etc.).

En algunos sistemas las especies nativas anulan el desarrollo de las especies invasoras al tratarse del mismo grupo funcional, es decir, morfológicamente, fenotípicamente o fisiológicamente similares (Dukes, 2001). Además, la interacción con otros niveles tróficos constituye en esta fase un agente decisivo en el establecimiento de la nueva especie. Por un lado, pueden beneficiarse de la ausencia o baja ocurrencia de enemigos naturales (e.g., depredadores o parásitos) (Hierro *et al.* 2005), pero también puede ocurrir que nuevos enemigos (generalistas) no les permitan establecerse (Keane & Crawley, 2002; Vilá *et al.*, 2008).

A pesar de estas interacciones, la relación entre riqueza de especies exóticas y especies nativas depende de la escala de análisis (Fridley *et al.* 2007).

iv. **Persistencia o naturalización:** la población persiste en base a la producción interna de propágulos o a residentes externos que se establecen en ella, o de ambas maneras (Davis, 2009).

v. **Dispersión:** la nueva especie comienza a ampliar su área de distribución ejerciendo efectos negativos en el ecosistema. La tasa de dispersión depende del establecimiento, de la habilidad de invasión y de los filtros que establece el paisaje, por ejemplo, la conectividad de hábitats. Además, el número de focos de invasión y la distribución de éstos son características decisivas para la dispersión. La tasa aumenta si se trata de un conjunto de focos de dispersión en vez de un foco de igual superficie agregada.

Alcanzar una invasión exitosa no es simple, efectivamente una gran parte de las especies exóticas que llegan a un sitio no logran establecerse. De hecho, se ha estimado que la probabilidad de éxito de cada una de las transiciones del proceso de invasión es cercana al 10% (Williamson & Fitter, 1996).

1.3 Forestación e invasiones biológicas

Las perturbaciones pueden afectar a la comunidad nativa liberando recursos para nuevas especies promoviendo así la invasibilidad (Davis *et al.*, 2010). También pueden provocar alteraciones en las relaciones ecológicas en las comunidades acarreado cambios en la riqueza y abundancia de especies, así como en los patrones de diversidad (Muñoz & Murúa, 1987). Las perturbaciones pueden tener un origen natural como sequías, heladas, inundaciones o incendios, pero también un origen antrópico. En el caso de los pastizales, las perturbaciones antrópicas comprenden un amplio rango de formas de alteración del suelo, desde usos parciales a sustitución total de la cobertura vegetal como ocurre con las plantaciones forestales (Altesor, 2010). Los cambios en el funcionamiento de los pastizales tras ser forestados, incluyen aumento de la producción de biomasa y acumulación de carbono, mayor utilización de agua y nutrientes, así como fuerte influencia sobre la fertilidad de los suelos (Jobagy *et al.* 2006) e ingreso de agroquímicos al ambiente (Carrere, 2006). Al mismo tiempo, esta situación ecosistémica puede presentar efectos indirectos sobre ecosistemas naturales remanentes ya que constituye un importante cambio en la configuración del paisaje (Lantschner *et al.*, 2008). Este conjunto de factores podría implicar una afectación directa de la resistencia biótica de las comunidades nativas aumentando la susceptibilidad a la invasión por especies exóticas.

Los pastizales del Río de la Plata albergan algunos de los focos forestales de mayor crecimiento del continente latinoamericano (Jobagy *et al.* 2006). En Uruguay las plantaciones con eucaliptus y pino se han expandido de forma exponencial (SPF, 2017) (Fig. 1), sin embargo, no tenemos a nivel nacional una evaluación clara de cuáles son los efectos de los cambios ecológicos en los diferentes grupos biológicos. Actualmente la superficie forestada es de 1.700.000 ha (Gabinete Productivo, 2014), y tiene un potencial de acción para alcanzar 4 millones de acuerdo a los suelos definidos con prioridad forestal. El 70% del área forestada corresponde al género *Eucalyptus*, en

virtud de su rápido crecimiento, alta adaptabilidad y calidad de fibras de celulosa (de Camino & Budowski, 1998; Gabinete Productivo, 2014).



Figura 1. Gráfico del crecimiento de la superficie ocupada por plantaciones en las últimas décadas en Uruguay. Tomada de Sociedad de Productores Forestales (2017).

Con el objetivo de reforzar las estrategias de conservación de la biodiversidad, a nivel mundial se plantea el aporte de las áreas de carácter productivo (Miller, 1996). De este modo, un dispositivo importante para reducir los posibles impactos de las forestaciones sobre ecosistemas naturales es el manejo forestal en base a modelos y normas que tiendan a compatibilizar la producción con la conservación. En la actualidad una de las estrategias que ha demostrado efectividad para asegurar la gestión sostenible es la certificación forestal. Esta es una herramienta por la cual se garantiza que cada empresa obtenga sus productos manejando los bosques de acuerdo a determinados estándares, asegurando mediante una gestión medioambiental adecuada que las cosechas de productos madereros mantengan la biodiversidad forestal, la productividad y los procesos ecológicos (Hernández *et al.*, 2003). En relación a esto, gran parte de las empresas forestales están, o pretenden estar, certificadas por normas internacionales, tales como las Forest Stewardship Council (FSC). Para ello, deben responder una serie de exigencias que involucran medidas que tienen un impacto benéfico sobre el equilibrio ecológico, conservando la capacidad de regeneración de los bosques nativos, preservando los ambientes de vida silvestre y los recursos hídricos (Grady, 2012). De esta manera, se atiende a las nuevas exigencias del mercado prestando productos diferenciados y valorados. Uno de los requisitos para obtener la certificación FSC es la identificación y manejo sustentable de las Áreas de Alto Valor para la Conservación (AAVC) dentro de la unidad forestal. Éstas comprenden áreas naturales ecológicamente

relevantes para ser conservadas ya sea por su alta diversidad biológica, presencia de especies amenazadas, alto grado de naturalidad o generación de servicios ecosistémicos claves.

La implantación de la forestación implica la sustitución de ecosistemas naturales como pastizales, arbustales o áreas agrícolas, introduciendo un nuevo elemento a macro-escala. Los efectos de esta sustitución y de la modificación del paisaje sobre los diferentes componentes de la biodiversidad, son en la actualidad objeto de un intenso debate. Por un lado, se ha propuesto que las plantaciones forestales constituyen “desiertos verdes” (Ortiz *et al.* 2005; Carrere 2006), mientras que para otros autores existe cierto uso de este nuevo hábitat por parte de algunas especies, ya sea como hábitat secundario o como corredor biológico. En el caso de los mamíferos exóticos de mediano y gran porte, algunas evidencias en la región sugieren que podrían ser beneficiados por las plantaciones (de pino), aumentando su abundancia en ellas para luego dispersarse hacia áreas vecinas (Lantschner *et al.* 2012).

En Uruguay, en la amplia gama de trabajos referentes a producciones forestales prevalece el enfoque socio-económico y socio-ambiental (e.g., Alvarado, 2005; Carrere, 2006; Panario & Gutiérrez, 2007; Mantero, 2007; Pérez, 2013). Escasas publicaciones sugieren que las plantaciones forestales podrían tener un rol como áreas de refugio para especies de mamíferos exóticos de gran porte, como el jabalí (Lombardi *et al.*, 2007). A su vez, dentro de plantaciones de pinos en el norte del país existen antecedentes de especies de mamíferos semi-silvestres, es decir, especies de origen doméstico que no son manejadas en largos períodos de tiempo (Pereira, 2011) o ejemplares detectados con cámaras trampa (Andrade & Aide, 2010). A pesar de ello, no se conoce con exactitud la respuesta de las diferentes especies de mamíferos exóticos a la forestación, desconociéndose si pueden ser o no afectadas, o incluso verse beneficiadas.

1.4 Mamíferos exóticos en el litoral oeste

En relación a los atributos ecológicos e idoneidad de hábitat, así como a la distribución conocida o estimada en el país (Pereira, 2011; González & Martínez-Lanfranco, 2012), las especies de mamíferos silvestres con mayor probabilidad de registro en el área de estudio se describen a continuación (Fig. 2).

El jabalí *Sus scrofa* Linnaeus 1758, se considera una especie originaria de Eurasia, pero evidencias genéticas establecen su linaje basal en el Sudeste Asiático, desde allí

ocurre su dispersión hacia Europa y África del Norte (Scandura *et al.*, 2011). Su introducción ha sido exitosa en varios países del mundo. En Uruguay el sitio de ingreso fue la actual Estancia Presidencial de Anchorena (departamento de Colonia) en la década de 1930 (Lombardi *et al.*, 2007), aunque, en la década de 1990 ya existían registros para casi todo el país (González & Martínez-Lanfranco, 2012). Algunos antecedentes indican que desde antes existían cerdos asilvestrados en nuestro territorio, los cuales se cruzaron con el jabalí en su llegada (García *et al.*, 2011; González & Martínez-Lanfranco, 2012; Pereira Garbero, 2013).

Esta especie presenta una dieta de carácter oportunista y generalista (Skewes, 2007) en base a partes aéreas y subterráneas de plantas, hongos, invertebrados y vertebrados de pequeño tamaño. A pesar de ello, los análisis de contenidos gástricos indican predominio de la porción vegetal en un 96% del volumen total (Herrero, 2001; Pelliza Sbriller & Borelli, 2008) mostrando una baja eficiencia como predadores (Herrero & Fernández de Luco, 2003).

Debido a sus características endógenas (i.e., dieta omnívora, alta tasa de reproducción, madurez sexual precoz, camadas numerosas) se cataloga como un buen invasor, capaz de colonizar grandes territorios en tiempos cortos (Cuevas, 2012), provocando serias modificaciones ecosistémicas (Ballari *et al.*, 2014). De hecho, se encuentra presente en la lista de las 100 especies exóticas invasoras más dañinas del mundo en base a los severos impactos sobre la biodiversidad y/o actividades humanas (Lowe *et al.*, 2014). En nuestro país, se destaca entre los vertebrados exóticos terrestres de alto riesgo (Ziller, 2012), existiendo evidencias de efectos ecológicos negativos en bosques ribereños y serranos (Brugnoli *et al.*, 2009).

El ciervo axis *Axis axis* Erxleben, 1777, es una especie originaria de la India y sus alrededores. En nuestro país fue introducido a inicios del siglo XX en el departamento de Colonia como objetivo de caza. En relación a especies del mismo género, se trata de un ciervo de tamaño mediano, unos 90cm de altura en la cruz. Juveniles y adultos presentan pintas de color blancas a beige en su manta marrón, mientras su vientre y garganta tienden a ser blanquecinos. Únicamente el macho presenta desarrollo de astas, las cuales alcanzan grandes tamaños contando con una rama principal y otras secundarias. Es una especie gregaria, conforma grupos variables en relación a número y composición, pero también pueden encontrarse individuos solitarios. Es un animal ágil con un comportamiento espantadizo, por ello suelen moverse y pastar entre el

crepúsculo y el alba en claros de bosques y praderas cercanas (González & Martínez-Lanfranco, 2012).

Su capacidad de invasión está dada por su amplia plasticidad alimenticia y por su alta adaptabilidad a nuevos ambientes (Álvarez Romero *et al.*, 2008). De acuerdo a antecedentes en Centroamérica, se trata de una especie con un potencial de impacto medio sobre los ecosistemas, pudiendo tener efectos negativos sobre árboles de zonas boscosas, en su composición y regeneración, así como sobre cérvidos nativos (Álvarez Romero & Medellín, 2005). En nuestro país, a partir de un número desconocido de individuos, la población fundadora ha crecido rápidamente (González & Seal, 1997), hallándose en la actualidad en gran parte del territorio uruguayo debido a su gran idoneidad de hábitat (Pereira Garbero, 2013). En Parque Anchorena, sitio de ingreso, ejerce fuertes impactos sobre la flora ornamental mediante pisoteo, ramoneo o frotado de astas (González & Seal, 1997). En cambio, no existen evaluaciones de posibles impactos en ambientes naturales.

La liebre europea *Lepus europaeus* Pallas 1778, es originaria de Eurasia y fue introducida en Argentina y el Sur de Chile entre 1880 y 1930, actualmente se halla dispersa en todo el Sur de América Latina (Zeballos *et al.*, 2012). En el 2002 fue reportada formalmente en Perú (Cossíos, 2004). Esta especie prefiere ambientes abiertos (praderas y sabanas), de esta manera los bosques amazónicos y montañosos representan importantes barreras de dispersión (Zeballos *et al.*, 2012). En Uruguay se registra en todo el territorio, considerándosele plaga.

Su dieta incluye principalmente gramíneas, también semillas, cereales y hortalizas. De esta manera, la intensificación en las prácticas agrícolas ha impulsado su selección por especies de cultivo, además constituye un agente de dispersión de especies vegetales de diferente calidad de forraje, incluyendo malezas (Vignolio & Fernández, 2006; UICN, 2016).

Dependiendo del tipo de ambientes que transite, se estima que su velocidad de dispersión varía de 14,5 Km/año a 44,3 Km/año en diferentes países latinoamericanos (Zeballos *et al.*, 2012).

En lo que respecta a la capacidad de adaptarse de acuerdo a la disponibilidad de los recursos, el jabalí presenta mayor plasticidad en el uso de hábitat, contando con la capacidad de explotar amplia variedad de recursos (Álvarez Romero *et al.*, 2008), por ende, tiende a ser una especie generalista. En cambio, la liebre se identifica como

especialista, ya que se trata de una especie selectiva, la cual tiende a ocupar hábitats abiertos (Zeballos *et al.*, 2012).



Fig. 2. Arriba: *Sus scrofa* (jabalí) y *Lepus europaeus* (liebre). Abajo: *Axis axis* (ciervo axis). Los mapas resaltan el origen geográfico de cada una en amarillo.

2. Preguntas y objetivos

2.1 Preguntas e hipótesis

Como punto de partida de este estudio se plantearon las siguientes preguntas:

¿La forestación incrementa la invasibilidad de los ecosistemas nativos? De manera más específica, la disminución de mamíferos nativos en plantaciones forestales, ¿favorece la propagación de mamíferos exóticos?, a su vez, ¿genera refugios a los mamíferos exóticos invasores?

En relación a estas preguntas fueron planteadas dos hipótesis no excluyentes:

1. La sustitución de praderas por plantaciones forestales constituye una perturbación que determina un mayor grado de invasión en áreas forestadas y en ecosistemas naturales adyacentes mediante la reducción de la resistencia biótica local.

2. Las áreas forestadas constituyen un refugio ante la caza para mamíferos exóticos de ambientes boscosos, por ende, favorecen la invasión de especies exóticas que se dispersan luego hacia ecosistemas naturales aledaños.

Las predicciones establecidas para la Hipótesis 1 son: **(1.1)** La invasión en términos de riqueza y abundancia de mamíferos exóticos de ambientes boscosos es mayor en plantaciones forestales respecto a las praderas aledañas. **(1.2)** La abundancia de

mamíferos exóticos en pradera decae con la distancia a plantaciones forestales. **(1.3)** La abundancia de mamíferos exóticos de ambientes arbóreos decae en los bosques con la distancia a plantaciones forestales.

En cuanto a la Hipótesis 2, la predicción es: **(2.1)** La actividad de mamíferos exóticos en ambientes naturales se concentrará en la noche, mientras que en las plantaciones forestales será mayor, y abarcará todos los horarios.

2.2 Objetivos

El objetivo general es analizar los patrones de invasión de especies de mamíferos exóticos de mediano y gran porte en paisajes forestales de Uruguay, y evaluar los efectos de la forestación con *Eucalyptus* sp sobre la invasibilidad de praderas implantadas y ambientes naturales aledaños.

Se plantean los siguientes objetivos específicos:

1. Describir el conjunto de mamíferos exóticos asociado a los predios forestales.
2. Evaluar el efecto local de la sustitución de pradera por plantaciones forestales sobre el uso de hábitat, abundancia y diversidad de mamíferos exóticos.
3. Evaluar el efecto indirecto de la forestación sobre los ecosistemas naturales aledaños.
4. Evaluar el efecto de la forestación sobre el patrón temporal de actividad de las especies exóticas.

3. Metodología

Esta Tesis se realizó en el marco del proyecto de investigación “Áreas de alto valor de conservación en tierras forestales: caracterización biótica, conectividad ecológica y servicios ecosistémicos” (Brazeiro, 2015), Programa de Vinculación Universidad - Sociedad y Producción de la CSIC. Este proyecto es llevado a cabo por el Grupo Biodiversidad y Ecología de la Conservación del Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales (IECA) - Facultad de Ciencias, en cooperación con la Empresa Forestal Montes del Plata (MDP).

La aproximación metodológica fue de tipo experimento natural, basada en la evaluación de tratamientos específicos (e.g., forestación vs pradera) aprovechando la

heterogeneidad creada por el hombre en paisajes forestados, a los efectos de evaluar las hipótesis de trabajo.

3.1 Sitios de estudios y descripción de hábitats

El estudio se llevó a cabo en tres establecimientos forestales: Los Arroyos (Dpto. Flores), Las Lilas y El Matorral (Dpto. Río Negro) (Fig. 3). Cada uno de ellos presenta extensas superficies de forestación con *Eucaliptus* sp mayores a 6 años de edad y áreas naturales en proceso de evaluación para declararse AAVC, dentro del estándar de manejo forestal responsable fijado por las Normas FSC. Al mismo tiempo, dichas extensiones se hallaban bajo diferente presión de pastoreo con ganado en los distintos ambientes muestreados.

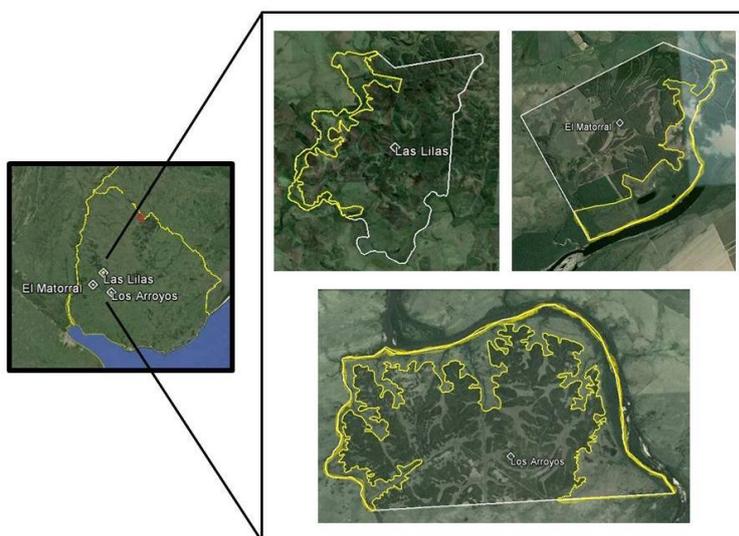


Figura 3. Ubicación geográfica de los establecimientos muestreados (izquierda). Las Lilas y El Matorral (derecha arriba) y Los Arroyos (derecha abajo). En amarillo se delimitan las AAVC propuestas para cada uno, en blanco los límites de los predios forestales.

En el departamento de Río Negro, el establecimiento Las Lilas ($32^{\circ}38'41.49''$ S, $57^{\circ}11'41.12''$ W) presenta una superficie de 5267 ha, donde el AAVC propuesta abarca 797 ha (Fig. 4). Esta área incluye el Cerro de las Flores, praderas bajas contiguas, 1.5 km de la cañada El Laurel, y la costa del A° Grande y sus planicies inundables. La topografía muestra un extenso cerro chatto con laderas algo escarpadas, lomas bajas y planicies asociadas a cursos de agua contiguos al cerro. Junto a la cañada, la vegetación comprende pajonales asociados a humedad (H) y praderas (P) bajas. La ladera del cerro

presenta pendiente moderada a fuerte con rocosidad elevada (sitios escarpados y pequeños paredones de roca), donde se desarrolla un amplio bosque de escarpa (BQE). La pendiente disminuye hacia la pradera baja. En la cima del cerro se extiende una pradera alta de rocosidad media a baja con vegetación herbácea y un intermitente arbustal. A lo largo de la costa del arroyo se desarrolla un tupido bosque ribereño (BQR). Estas áreas naturales incluyen un sector de 24 ha forestado que ofrece mayor continuidad al AAVC debido a su disposición, por ello se ha sugerido que no sean reforestadas luego de la cosecha. Estos ambientes descriptos conforman una interesante unidad de paisaje, mostrando un estado general de conservación del área muy bueno (Brazeiro com. pers.).



Figura 4. Ambientes en establecimiento Las Lilas. Arriba: pradera y bosque en ladera del cerro e interior del bosque en escarpada rocosa. Abajo: pradera en la cima del cerro (izq.), y paisaje de transición pradera-humedal-bosque fluvial.

También situado en Río Negro, el establecimiento El Matorral ($33^{\circ}0'1.78''$ S, $57^{\circ}33'43.56''$ W) cuenta con 1023 ha de las cuales el AAVC propuesta comprende 165 ha (Fig. 5). Se ubica sobre las costas del Río Negro, entre la Cañada del Sauce y el Arroyo Don Esteban Grande. La topografía presenta una escarpa rocosa que separa una planicie inundable baja de las áreas altas contiguas. Los principales ambientes que presenta son: BQR continuando en BQE, BQP, H con grandes matorrales de pajas y P rocosa con pequeños árboles dispersos. El BQR se desarrolla mayormente desde la

orilla del río hasta la base de la pendiente donde comienza a observarse BQE, de manera que la transición de la vegetación y composición florística es gradual. El bosque es mayormente denso, presentando una altura máxima de 12 a 15 m en el sector medio. En general, el estado de conservación de estos ambientes es bueno (Brazeiro com. pers.).



Figura 5. Establecimiento el Matorral. Arriba: pendiente escarpada (izq.) con continuidad a bosque fluvial de costas del Río Negro (derecha). Abajo: paisaje que comprende lagunas, H y BQP contiguos.

Por último, en el departamento de Flores el establecimiento Los Arroyos (fracción norte, $33^{\circ}12'54.29''$ S, $56^{\circ}53'24.69''$ S), comprende 2594 ha de las que 443 ha comprenden el área natural (Fig. 6). Sus límites este y norte integran las costas del río Yí y el límite Oeste la costa del A° Malo, de manera que se extiende por los afluentes de dichos cursos de agua, vertientes alledañas y roquedales. La vegetación comprende BQR, BQP, bosque en afloramientos rocosos (BQRoc), y P media, baja y rocosa. Además, se encuentran superficies de agua que conforman ambientes lóticos.

La P rocosa se ubica en una pendiente suave cercana al BQR, al sureste del establecimiento, su vegetación consiste en pastizales con arbustos y árboles dispersos. Próximo a ésta, se halla la P media sobre una pendiente suave que culmina en un pajonal asociado a una pequeña cañada. Se trata de pastizales cortos a ralos con pequeños árboles aislados y rodeados por herbáceas densas y altas, presentando rocosidad baja a nula. Adyacente se encuentra la P baja, asociada a pajonal y cañada con suelo sin rocosidad visible y relativamente húmedo, comprende un pastizal denso con

escasos árboles dispersos. En general el estado de conservación es bueno, mostrando mayores signos de deterioro en P media (Brazeiro com. pers.).



Figura 6. Ambientes en establecimiento Los Arroyos. Arriba a la derecha: P medias y bajas aledañas a BQR del río Yí en época de inundaciones. Abajo (desde la izq.): P altas; BQRoc y P rocosa.

En la zona norte, contiguo al bosque fluvial, se halla una P arbolada: un pastizal denso, relativamente alto con árboles dispersos. Muestra un suelo húmedo sin rocosidad en su superficie, con una fisionomía similar al BQP.

El BQR del río Yí muestra dos sectores: cerca del agua árboles de gran porte, primario en general; alejado del agua presenta árboles menores, con signos que permiten inferir que se trata de un bosque secundario. En ambos casos, comprende un bosque denso ubicado sobre el albardón en la planicie inundable de suelo húmedo. Presenta un sector rocoso que llega hasta el agua, con suelo más arenoso que el anterior, árboles de baja altura y densidad media, menos ancho y sotobosque denso. Muestra un estado de conservación muy bueno, a lo cual se suma la heterogeneidad aportada por la rocosidad (Brazeiro com. pers.).

El bosque fluvial del A° Malo, próximo a su desembocadura en el río Yí (al noroeste del establecimiento) consiste en un bosque denso, angosto y de altura media con sotobosque escaso con buen estado de conservación. Aledaño a éste, se halla el BQP, ralo y de baja altura, con características de transición entre P y BQR. Este tipo de bosque se extiende

por las costas del río y otros sectores del área natural. El estado de conservación es relativamente bueno (Brazeiro com. pers.).

En la mayor parte del establecimiento se hallan parches de bosque de poca extensión asociados a afloramientos rocosos (BQRoc). Éstos presentan dosel bajo a medio, entre uno y otro se desarrollan pastizales sobre suelo relativamente húmedo.

3.2 Diseño de muestreo

El muestreo se realizó simultáneamente en los tres establecimientos descriptos anteriormente. Se llevó a cabo tomando registro de la actividad de las comunidades de mamíferos silvestres mediante 40 cámaras trampa Stealth Cam G42NG georeferenciadas. Éstas consisten en cámaras fotográficas conectadas a un dispositivo infrarrojo, el cual se activa ante un movimiento, habitualmente ante la presencia de un animal. Al captar movimientos se activan y toman tres fotos consecutivas, desactivándose los siguientes 30 segundos. En muestreos pilotos demostraron ser muy sensibles, logrando capturar aves de pequeño porte (e.g., Urraca común (*Cyanocorax chrysops*), Sabiá (*Turdus amaurochalinus*), Tijereta (*Tiranus savana*)).

El uso de esta tecnología en el muestreo de mamíferos en vida libre parece conveniente ya que permite aumentar su intensidad en relación a las técnicas tradicionales debido a que la mayoría de las especies son poco abundantes. De hecho, permite la instalación permanente durante tiempo indefinido de un alto número de estaciones de muestreo de forma simultánea, con menor exigencia en la frecuencia de control (Zielinski & Krucera, 1995). Además, permiten recabar información relevante, ya que cada fotografía registra la hora y fecha de captura, temperatura, fase lunar y código de la cámara (previamente establecido con el objetivo de identificar cada estación de muestreo).

Las cámaras se programaron para permanecer encendidas las 24hs del día a lo largo de los períodos de permanencia en cada sitio hasta su recambio. Se colocaron a una altura que osciló entre 50-120 cm del suelo, medida que se indica como altura óptima para este tipo de muestreo. Fueron ubicadas en plantaciones, praderas y hábitats naturales adyacentes (bosques y humedales) a lo largo de un año estacional (marzo de 2015-marzo de 2016). Fueron activadas *in situ* y se reubicaron con una frecuencia aproximada de 60 días en base al mapa geográfico de cada uno de los establecimientos.

De esta manera, a lo largo de un año continuo de muestreo, se pudieron cubrir los diferentes hábitats de los paisajes forestales, tales como praderas, bosques y plantaciones.

Dentro de un mismo ambiente, las estaciones se localizaron como mínimo a 100 m de distancia entre sí, con el fin de obtener unidades muestrales independientes y optimizar el área muestreada. Esta distancia se estableció teniendo en cuenta la heterogeneidad ambiental, el tamaño de los parches de ambientes naturales en la matriz forestal, así como de las dimensiones de áreas inundables que abarcan gran parte de los establecimientos.

Para lograr el objetivo específico 1 (caracterizar la fauna de mamíferos exóticos), se estableció un total de 111 estaciones de muestreo, abarcando los diferentes ambientes característicos de cada establecimiento.

En El Matorral se establecieron 41 estaciones que incluyeron forestación (F), P, BQR, BQP, BQE y H. En Las Lilas se realizaron 36 estaciones que comprendieron F, P, BQR, BQE y H. Por último, en Los Arroyos se preestablecieron 34, cubriendo F, P, BQRoc, BQP y BQR.

De dichas estaciones de muestreo, se utilizaron los datos de las siguientes cantidades de cámaras por ambiente para alcanzar los objetivos específicos 2 y 3 (evaluar el efecto sobre praderas sustituidas y el efecto indirecto sobre ambientes naturales aledaños), (Fig. 7):

- El Matorral: 9 en F, 7 en P, 11 en BQP, 5 en BQE y 6 en BQR (superficie inundable).
- Las Lilas: 8 en F, 12 en P, 8 en BQE y 6 en BQR (con sitios inundables).
- Los Arroyos: 8 en F, 10 en P, 11 en BQRoc, 2 en BQP y 3 en BQR (los dos últimos constituyen superficies inundables en su totalidad).

Dentro de los ambientes naturales, se procuró seleccionar sitios a diferentes distancias de los rodales plantados de eucaliptus. El esfuerzo de muestreo en números de días totales de permanencia de estas cámaras en cada uno de los ambientes se detalla en la Tabla 1.

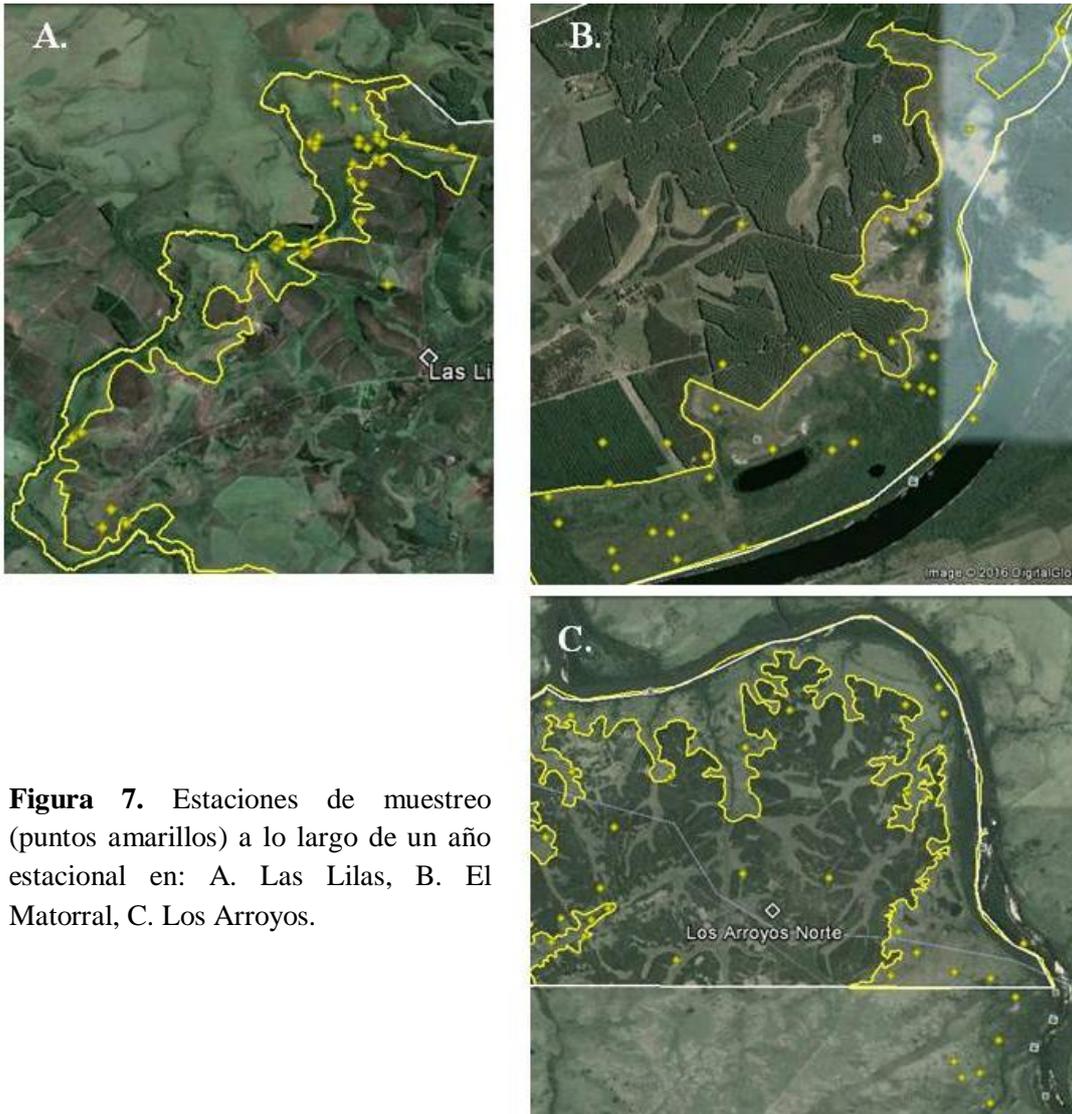


Figura 7. Estaciones de muestreo (puntos amarillos) a lo largo de un año estacional en: A. Las Lilas, B. El Matorral, C. Los Arroyos.

Para alcanzar el objetivo específico 4 (analizar el patrón temporal de actividad de los mamíferos exóticos), se tomaron datos de las estaciones de muestreo establecidas para evaluar objetivos anteriores.

Tabla 1. Esfuerzo de muestreo, número de días, en los diferentes ambientes de cada establecimiento durante el período marzo de 2015 a marzo de 2016.

Los casilleros en gris indican ambientes que no están presentes en los predios forestales correspondientes.

Establecimiento	Las Lilas		El Matorral		Los Arroyos	
	Días	N° sitios	Días	N° sitios	Días	N° sitios
Forestación	700	8	621	9	610	8
Pradera	849	12	508	7	844	10
Humedal	117	1	146	2		
Bosque parque			922	11	206	2
Bosque ribereño	447	6	402	6	287	3
Bosque de escarpa	616	8	345	4		
Bosque de roquedal					766	11

3.3 *Análisis de datos*

A partir del análisis y depuración de las miles (197.770) de fotografías captadas, se generó una base de datos de registros de especies por estación de muestreo. Para evitar la posibilidad de pseudoreplicación, todas las fotografías de un mismo individuo dentro de un lapso de 60 minutos fueron consideradas como un único registro. A su vez, individuos diferentes en una misma foto fueron computados como registros diferentes.

Primeramente, se armó una base de datos que integró el número de individuos por especie y por estación de muestreo, y el número de registros que éstos representan. Se evaluó el grado de error de estas estimaciones de abundancia, en base al número de individuos de una misma especie que no pudieron ser identificados como individuos distintos, dentro de los 60 minutos, por lo cual no se establecieron como nuevos registros en la estación correspondiente.

Para describir la composición de la fauna de mamíferos exóticos en el conjunto de ambientes de cada establecimiento (objetivo específico número 1), se mapeó la presencia de cada especie en relación al número de registros que presentó. Además, se realizaron diagramas de caja en los que se graficó el uso de hábitat por ambiente. Para esto se desarrolló un índice de uso de hábitat, que consistió en calcular el número de registros de cada especie estandarizados en 30 días para cada ambiente. La

estandarización se llevó a cabo con el fin de corregir los casos en el que el número de días de muestreo fue menor.

En el marco del objetivo específico 2 (pradera vs forestación) se calculó el índice de uso de hábitat para cada especie en praderas y plantaciones forestales. Se realizó un análisis de los supuestos estadísticos de normalidad y homogeneidad de varianza (i.e., homocedasticidad), para el índice de uso de hábitat y abundancia, los cuales mostraron distribuciones no normales (i.e., Poisson), aún luego de ensayar diferentes transformaciones. Por lo tanto, se decidió realizar los análisis estadísticos utilizando Modelos Lineales Generalizados Mixtos (MGLM). Éstos, al igual que los Modelos Lineales, buscan explicar el valor esperado de una observación mediante variables conocidas dado uno o más efectos aleatorios (Di Rienzo *et al.*, 2014). En estos modelos se estiman los parámetros de un predictor lineal para una función $g(x)$ de la esperanza de la variable respuesta. Permiten analizar diferentes tipos de variables respuestas modelando al mismo tiempo el valor esperado del fenómeno y su variabilidad, de esta manera establecen un entorno óptimo para responder a preguntas de diseño experimental complejo (Badiella, 2011).

Los MLGM nacen de la fusión de los Modelos Lineales Generalizados y los Modelos Mixtos, por ende, presentan propiedades de ambas propuestas de modelización (Mangeaud & Videla, 2005; Zuur *et al.*, 2009):

- es posible trabajar con variables cuya distribución pertenezca a la familia exponencial (Poisson, Binomial, etc.),
- la medida de variabilidad utilizada que cumple con la propiedad de poseer máxima verosimilitud es la Deviance (o Devianza),
- es posible que la respuesta destino tenga una relación lineal con los factores y covariables mediante la función de enlace especificada,
- las observaciones pueden estar correlacionadas permitiendo estructuras de datos anidados,
- además de analizar los efectos fijos, incorporan uno o más factores con efectos aleatorios,
- intercepto (valor de y cuando $x=0$) aleatorio: se correlaciona con la pendiente de manera que si ésta aumenta éste debe disminuir para que los datos se mantengan en la nube observada.

El programa utilizado para esta modelización fue InfoStat, el cual tiene conexión establecida con el programa R (Balzarini *et al.*, 2008). En primer lugar, permite especificar los efectos fijos del modelo, es decir, determinar los factores o variables de clasificación (categóricas) y covariables del modelo. Además, posibilita establecer interacciones específicas entre los factores principales. Para incluir un efecto aleatorio sobre la Constante del modelo (intercepto), se debe definir una variable como criterio de estratificación, la cual tendrá interacción permanente con ella, en cambio su interacción con la variable que establece los efectos fijos es opcional. De esta manera es posible agregarle complejidad al modelo.

Por otro lado, para establecer patrones de diferencias se deben aplicar pruebas de comparaciones múltiples. En nuestro caso, el programa implementa dos: una equivalente a la prueba de Fisher y otra implementada para estos modelos, la prueba DGC (Di Renzo *et al.*, 2012), que fue la opción utilizada en éste trabajo.

En la interpretación del ajuste de los diferentes modelos evaluados son útiles algunos estadísticos: Criterio de Información de Akaike (AIC) hace referencia a la calidad relativa del modelo estadístico, es decir, proporciona un medio para la selección del modelo. Criterio Bayesiano de Información (BIC) es otro criterio de selección de modelos basado en parte en la función de probabilidad y relacionado al criterio anterior. Los valores menores de AIC y BIC permiten detectar el modelo que ajusta mejor, siendo a su vez más parsimonioso. Otro estadístico práctico es la magnitud de discrepancia entre el modelo y los datos, la Devianza. Este estadístico representa los residuos del modelo y su normalidad. Comparando las Devianzas de un modelo dado con respecto a la del modelo “completo” (más complejo), se tiene una medida de cuán adecuado es éste, y se puede utilizar como otro parámetro para la elección de modelos.

Al mismo tiempo, se analizó la variabilidad del índice de uso de hábitat, abundancia y riqueza de especies en praderas, en relación a la distancia respecto a la forestación más cercana. Además, para confrontar con estos datos, se analizaron las mismas variables en relación a su distancia a los bosques naturales más cercanos. En ambos casos, para explicar la variación de las variables dependientes, se realizaron regresiones polinomiales y análisis de varianza.

La evaluación del efecto indirecto de la forestación sobre el uso de hábitat de mamíferos exóticos en ecosistemas aledaños (objetivo específico 3), se ajustaron MLGM integrando la distancia a la forestación como covariable en los diferentes

modelos. Ya que en análisis exploratorios fue posible observar una relación no lineal entre las variables dependientes e independientes, registros y distancia a F, se realizaron regresiones polinomiales con el fin de evaluar dicha variación.

Para lograr el objetivo específico 4 (analizar el patrón de actividad temporal de las especies), los registros se clasificaron en cuatro categorías de acuerdo a la hora establecida en la fotografía. Para ello, se tomó como referencia el crepúsculo astronómico, es decir cuando el centro del sol se encuentra ubicado entre los -18° y los $50'$ de depresión. Este fenómeno se produce dos veces al día, antes de la salida del sol y luego de su puesta (SOHMA, 2016). En base a ello, las 24hs que comprenden un día se reagruparon como:

- i. Noche: inmediatamente posterior al crepúsculo de entrada del sol
- ii. Alba: primer crepúsculo del día, finaliza al salir el sol
- iii. Día: lapso de horas entre ambos crepúsculos, subdividido en mañana y tarde a partir de las 13hs
- iv. Crepúsculo: tiempo estipulado a partir de la entrada del sol

Dado que cada crepúsculo astronómico está fijado de acuerdo a las variantes del horario de entrada y salida del sol a lo largo de un año estacional, se tomó como punto de partida la base de datos para Uruguay (SOHMA, 2016). De ésta manera, cada registro fue catalogado de forma precisa en base a datos astronómicos preestablecidos para cada día del año estacional de muestreo. Una vez catalogados, se realizó una prueba estadística no paramétrica Kolmogorov, con el objetivo de comparar la distribución de horarios de las especies en forestaciones y hábitats naturales en cada establecimiento. Además, se realizaron gráficos de barras con el fin de observar el patrón de uso de hábitat pradera/forestación/bosques naturales en las diferentes etapas del día.

En los objetivos, fueron implementados gráficos en los programas PAST Versión 3.14 (Hammer, 2016) y G-Numeric Versión 1.10.14 (de Icaza, 2015), y los mapas satelitales en Google Earth (Google Inc., 2015).

4. Resultados

4.1 Descripción del ensamble de mamíferos exóticos silvestres en paisajes forestales

A lo largo del año estacional de muestreo se detectaron tres especies de mamíferos exóticos: *Sus scrofa* (jabalí, Suidae), *Axis axis* (ciervo axis, Cervidae) y *Lepus europaeus* (liebre, Leporidae) (Fig. 8). Se obtuvieron 363 registros: 47 en Las Lilas, 116 en El Matorral y 200 en Los Arroyos. La especie más común fue el ciervo axis (177 registros, 48.8%), seguida por el jabalí (131 registros, 36%) y la liebre (55 registros, 15,2%).



Figura 8. Mamíferos exóticos registrados con cámaras trampa en las áreas de estudio. Arriba izquierda: *Lepus europaeus* (liebre). Arriba derecha: *Sus scrofa* (jabalí). Abajo: *Axis axis* (ciervo axis).

Las tres especies de mamíferos exóticos fueron constatadas en los tres establecimientos. En cambio, el registro de cada especie fue variable entre los diversos tipos de ambientes de cada uno.

En Las Lilas la especie que mostró mayor número de registros (36) fue el jabalí, 76,6%. Ésta especie se detectó en 7 estaciones de muestreo (20%), concentrándose en el área del cerro y zonas aledañas, al norte del AAVC. La mayor cantidad (26) ocurrió en estaciones de BQE, en el límite noroeste del cerro. En una estación se obtuvieron 20 registros (punto rojo de mayor tamaño en Fig. 9a), ubicada a una altura media de la pendiente boscosa. En las estaciones ubicadas hacia el este, dos de ellas en la cima del cerro, el número de registros fue escaso (1 a 3 registros). La estación de muestreo situada en H (cercana al sitio con mayor número de visitas de jabalí en BQE) presentó 6

registros. A su vez, las estaciones a 250 m del cerro hacia el sur, tanto en F como P, también presentaron escasos registros.

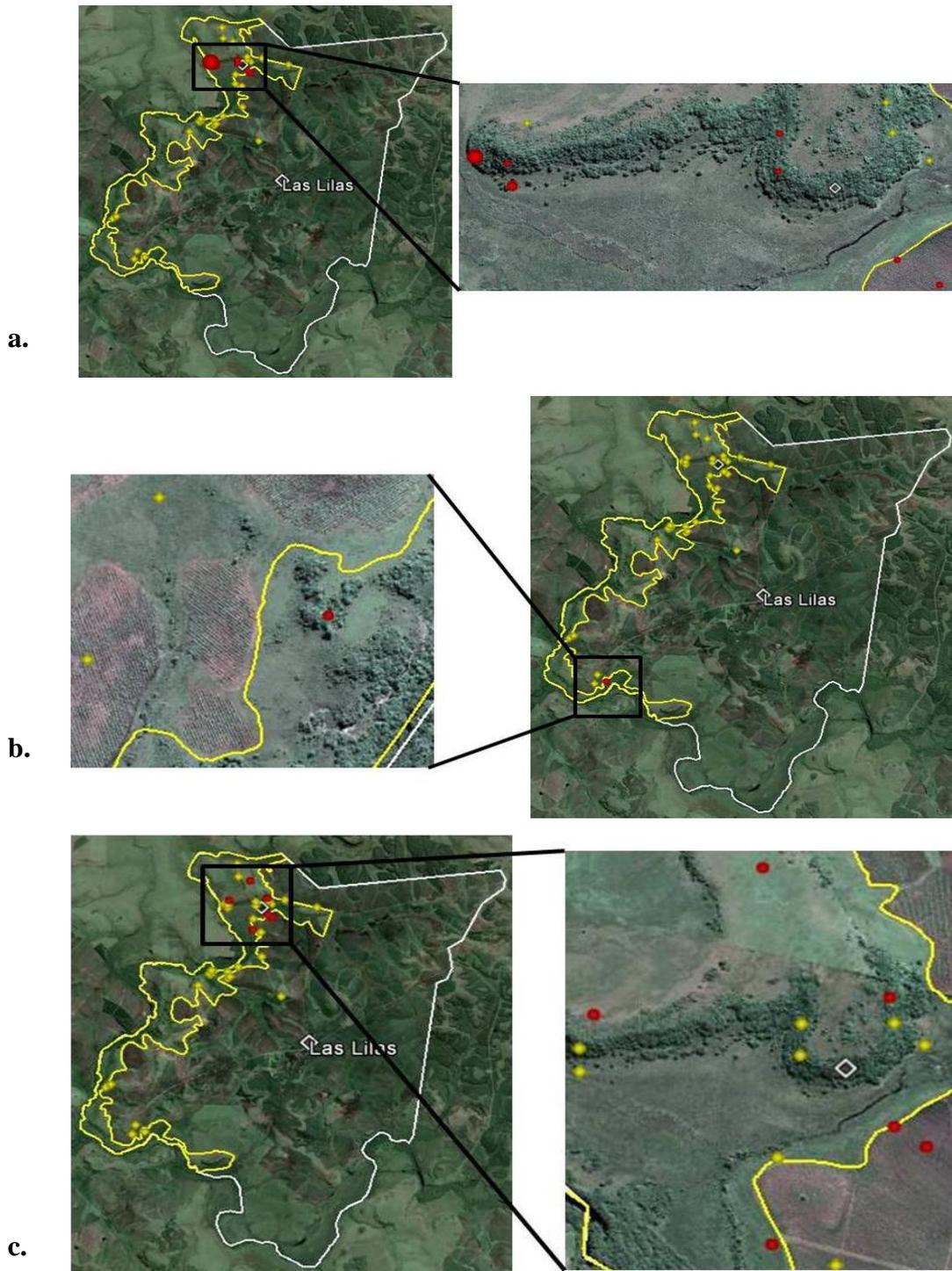


Figura 9. Mapas de registros de especies en Las Lilas: a. Jabalí; b. Ciervo axis; c. Liebre. Los puntos rojos indican estaciones en las que se obtuvieron registros: puntos pequeños indican un bajo número de registros, puntos grandes un alto número de registros. Los puntos amarillos indican estaciones de muestreo donde no se obtuvieron registros de la correspondiente especie. En el último caso, el rombo indica una cámara robada.

En el caso del ciervo axis se observó 1 registro en BQE al sur del AAVC (Fig. 9b), lo cual representa el 2,8%. Las detecciones de liebre se concentraron en el área norte del AAVC al igual que jabalí (Fig. 9c). Ésta última especie obtuvo 10 registros, lo que representa el 17,1% de las estaciones de muestreo, de ellos 8 ocurrieron en P y 2 en BQE y F.

La distribución de registros entre ambientes muestra una alta variabilidad, sugiriendo que existe una fuerte selección de hábitat (Fig. 10). Los registros de liebre se concentraron en pradera, y los de jabalí y ciervo axis en bosque de escarpa. Además, el jabalí fue la única especie presente en H. Entre un 50 y un 75% de los registros de estas especies en Las Lilas, se concentraron en los ambientes indicados.

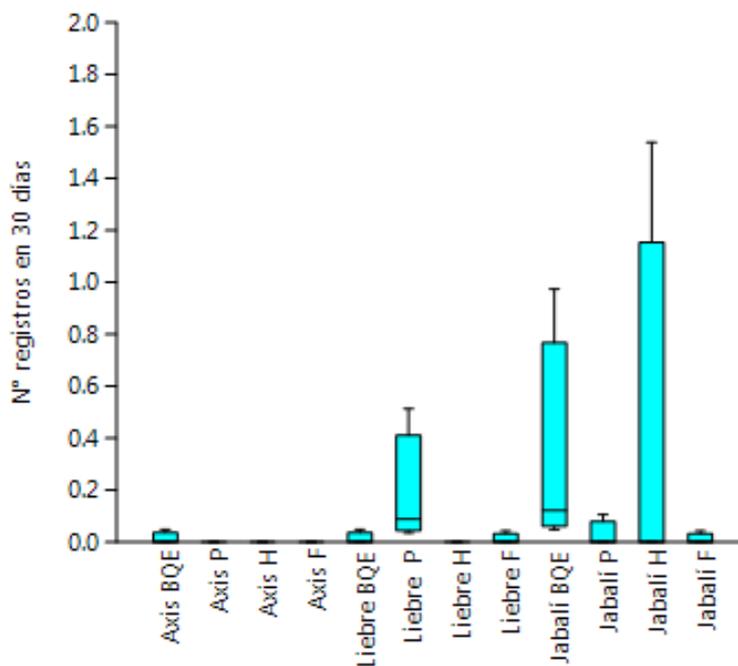


Figura 10. Establecimiento Las Lilas (Departamento de Río Negro, Uruguay). Diagrama de cajas en el que se grafica el número de registros por ambiente en 30 días en bosque de escarpa (BQE), pradera (P), humedal (H) y forestación (F). Las cajas indican la mediana y las líneas el error estándar, estimado por el método de cuartiles de interpolación.

En El Matorral, el jabalí apareció en el 28,2% de los sitios muestreados, tuvo 35 registros ubicados en la parte baja del establecimiento a partir de la pendiente escarpada, al suroeste del AAVC delimitada. Las estaciones de muestreo con mayor número de registros fueron BQP (22) y BQE (7), las cuales se observan como puntos rojos de mayor tamaño en la Fig. 11, en una franja no mayor a 300 m de la costa del Río Negro. Además, se hallaron 2 registros en P, 1 en H y 2 en F, siendo el único ambiente en el que el jabalí no fuera detectado, el BQR. El ciervo axis presentó 78 registros distribuidos en 16 estaciones de muestreo (54,6%), siendo la especie más registrada en El Matorral (Fig. 12). De estos, 57 registros fueron en BQP, 4 en BQE, 4 en BQR, 9 en P y 4 en F. Las estaciones con mayor número de registros (6 a 13) de esta especie fueron en BQP al suroeste del AAVC y en una pradera alta entre BQE y F (Fig. 13 inferior). Por último, la liebre se detectó en el 7,7% del total de sitios, mostrando la menor cantidad de registros: 2 en P y 1 en F, este último se trató de un área abierta debido a eucaliptus caídos y con fuerte desarrollo de pasturas a causa de la ausencia de mantillo (Fig. 12).

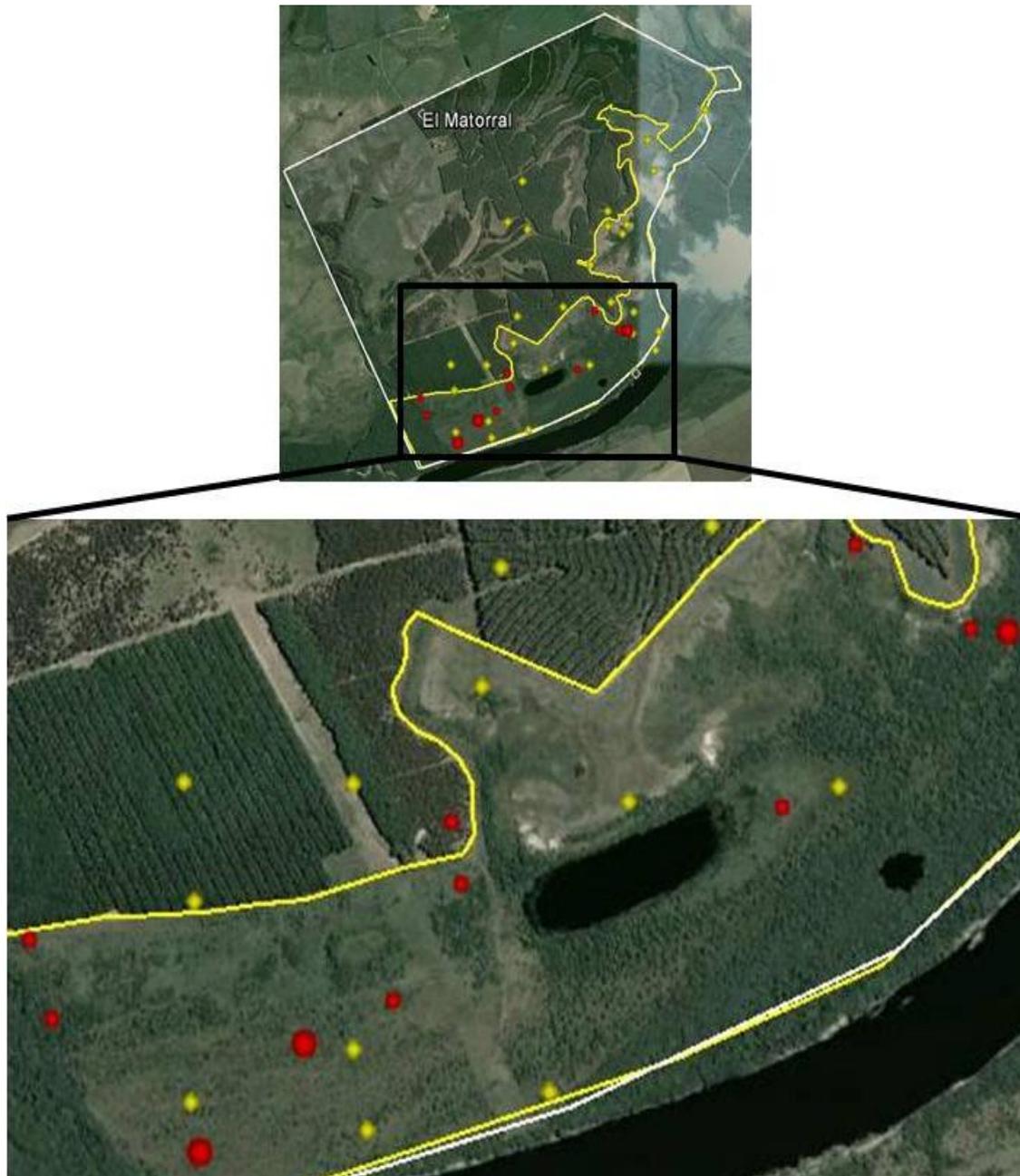


Figura 11. Mapa de registros de jabalí en El Matorral. Los puntos rojos indican estaciones en las que se obtuvieron registros: puntos pequeños indican un bajo número de registros, puntos grandes un alto número de registros. Los puntos amarillos indican estaciones de muestreo donde no se obtuvieron registros de la correspondiente especie.

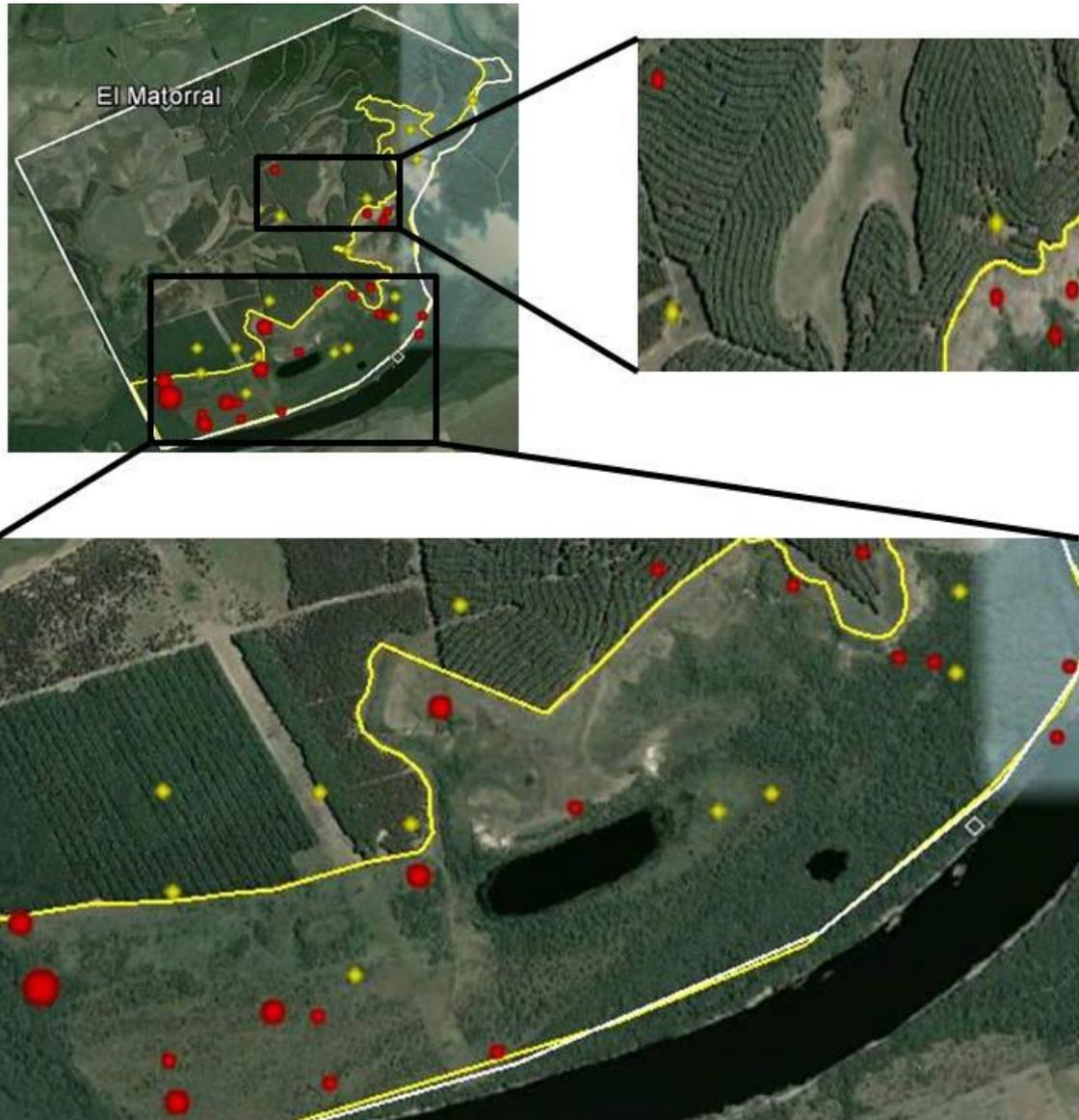


Figura 12. Mapa de registros de ciervo axis en El Matorral. Los puntos rojos indican estaciones en las que se obtuvieron registros: puntos pequeños indican un bajo número de registros, puntos grandes un alto número de registros. Los puntos amarillos indican estaciones de muestreo donde no se obtuvieron registros de la correspondiente especie.

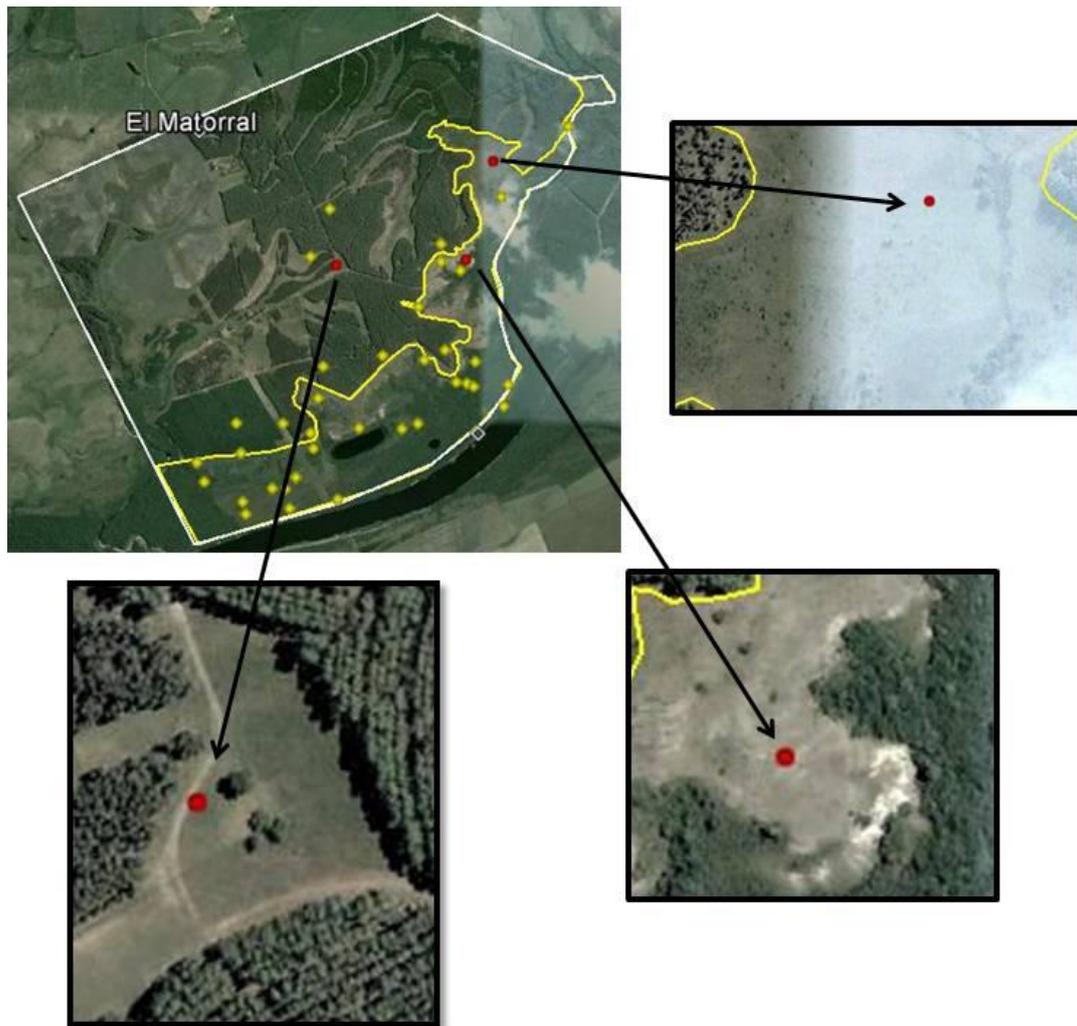


Figura 13. Mapa de registros de liebre en El Matorral. Los puntos rojos indican estaciones en las que se obtuvieron registros: puntos pequeños indican un bajo número de registros, puntos grandes un alto número de registros. Los puntos amarillos indican estaciones de muestreo donde no se obtuvieron registros de la correspondiente especie.

El ciervo axis muestra una amplitud importante en el uso de ambientes, aunque existe una importante concentración en BQP. En cambio, la liebre se concentra exclusivamente en P, y el jabalí se concentra mayormente en BQP, y en segundo lugar en BQE. (Fig. 14).

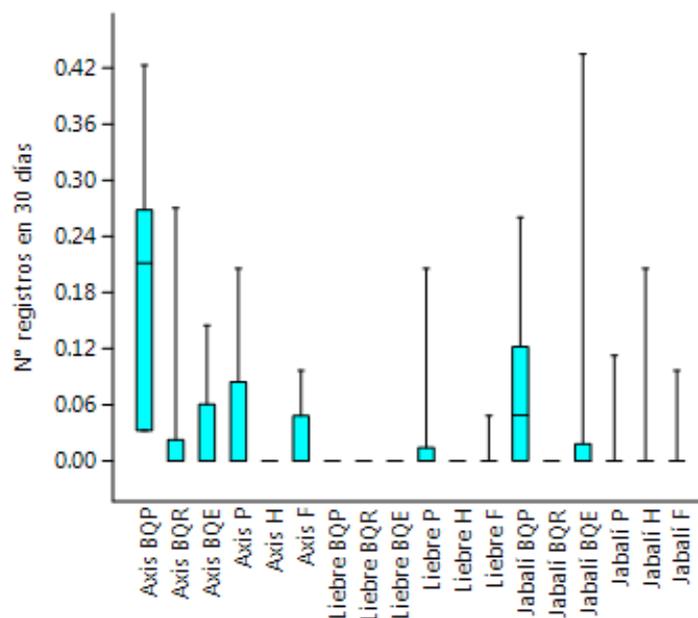


Figura 14. Establecimiento El Matorral (Departamento de Río Negro, Uruguay). Diagrama de cajas en el que se grafica el número de registros por estación de muestreo en 30 días de las especies de mamíferos exóticos en los ambientes: bosque parque (BQP), bosque ribereño (BQR), bosque de escarpa (BQE), pradera (P), humedal (H) y forestación (F). Las cajas indican la mediana y las líneas el error estándar, estimado por el método de cuartiles de interpolación.

En el establecimiento Los Arroyos, el jabalí presentó 60 registros distribuidos en 11 estaciones de muestreo (32,4%), en zonas próximas a F y lejanas a las costas del río Yí (Fig. 15). Entre ellos, 1 registro en BQP, 30 en BQRoc y 5 en BQR. Al mismo tiempo, otros 24 se detectaron en F. Los sitios con mayor número de registros (6-17) fueron cámaras ubicadas en BQRoc próximos a F y en rodales de eucaliptus. El ciervo axis alcanzó 98 registros en el 58,8% de los sitios: 15 en BQP, 32 en BQRoc, 30 en BQR, 15 en P y 6 en F. En su mayoría, estos registros se produjeron en zonas limítrofes entre ambientes naturales y forestaciones. Los puntos de mayor cantidad de registros han sido BQRoc, BQP y P cercanos a la costa del río Yí (Fig. 16). Para la liebre se obtuvieron 42 registros en 10 sitios de muestreo (29,4%): 39 en P, 1 en BQP, 1 en BQR y 1 en F. Aquellos registros ocurridos en praderas se han georeferenciado en la zona que comprende Los Arroyos y campos linderos (Fig. 17), aledaños a las costas del río Yí (al sur del establecimiento).

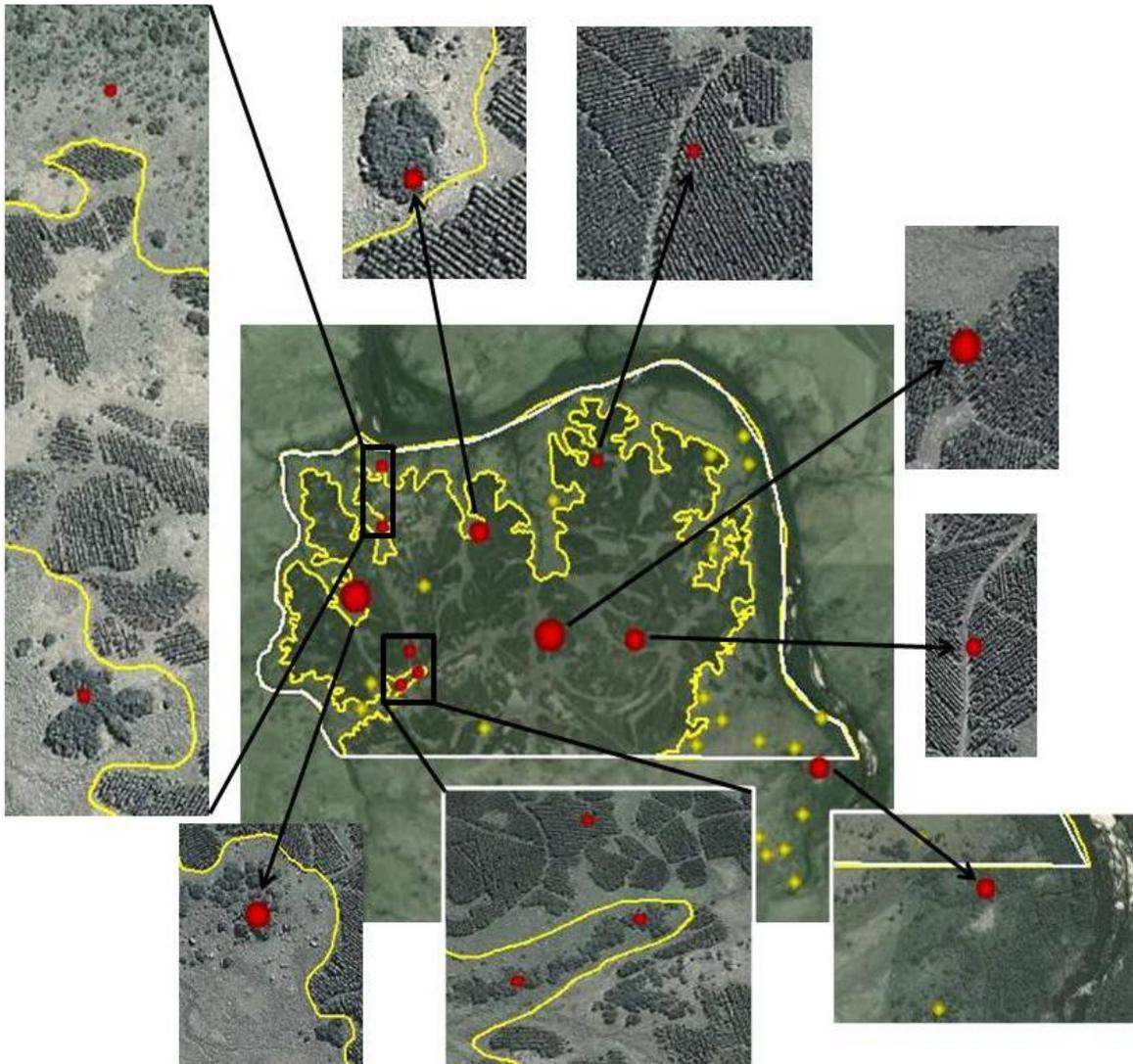


Figura 15. Mapa de registros de jaguar en Los Arroyos. Los puntos rojos indican estaciones en las que se obtuvieron registros: puntos pequeños indican un bajo número de registros, puntos grandes un alto número de registros. Los puntos amarillos indican estaciones de muestreo donde no se obtuvieron registros de la correspondiente especie.

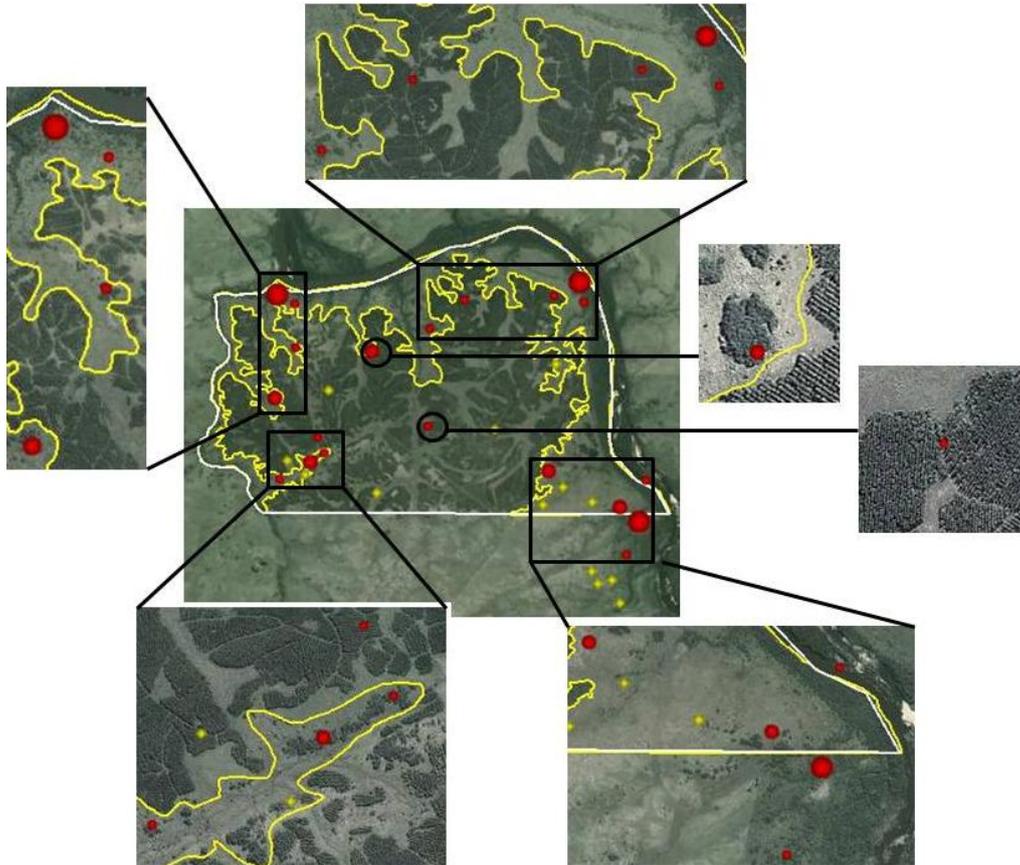


Figura 16. Mapa de registros de ciervo axis en Los Arroyos. Los puntos rojos indican estaciones en las que se obtuvieron registros: puntos pequeños indican un bajo número de registros, puntos grandes un alto número de registros. Los puntos amarillos indican estaciones de muestreo donde no se obtuvieron registros de la correspondiente especie.

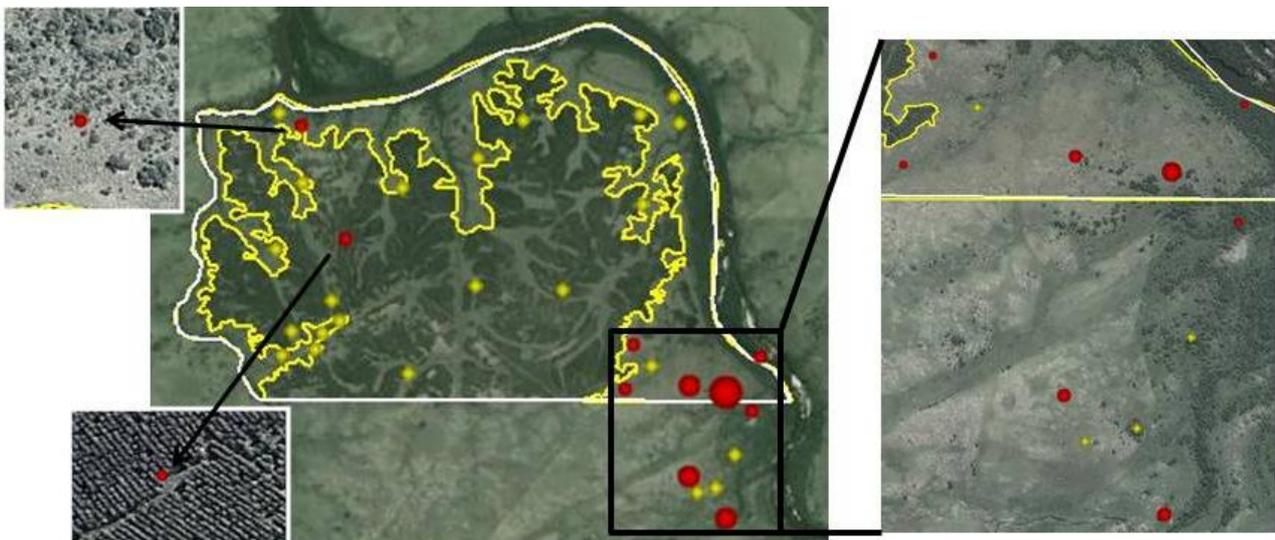


Figura 17. Mapa de registros de liebre en Los Arroyos. Los puntos rojos indican estaciones en las que se obtuvieron registros: puntos pequeños indican un bajo número de registros, puntos grandes un alto número de registros. Los puntos amarillos indican estaciones de muestreo donde no se obtuvieron registros de la correspondiente especie.

Al igual que en El Matorral, el ciervo axis en Los Arroyos muestra una amplitud importante en el uso de ambientes, aunque ésta vez existe una importante concentración en BQR. La liebre vuelve a presentar mayor concentración exclusivamente en P, y el jabalí se concentra mayormente en BQRoc y F (Fig. 18).

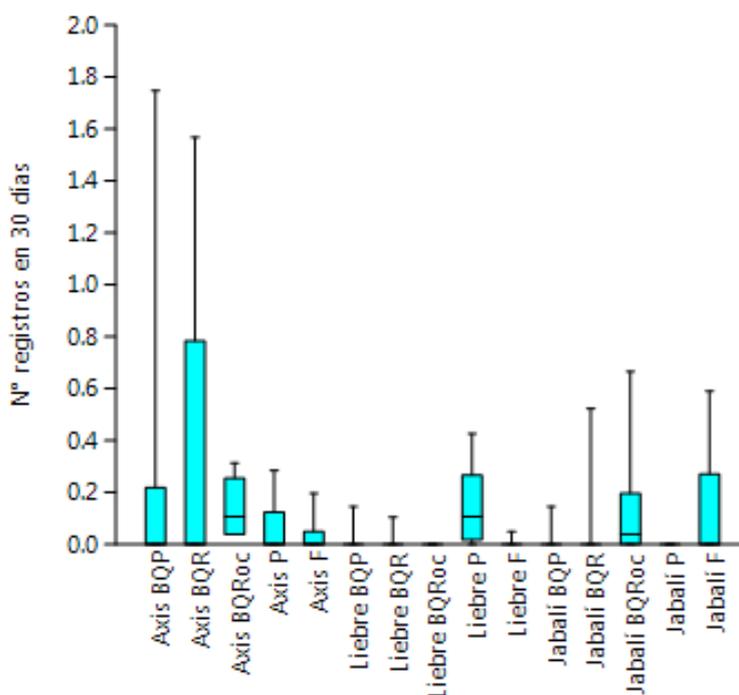


Figura 18. Establecimiento Los Arroyos (Departamento de Flores, Uruguay). Diagrama de cajas en el que se grafica el número de registros por estación de muestreo en 30 días de las especies de mamíferos exóticos en los ambientes: bosque parque (BQP), bosque ribereño (BQR), bosque asociado a roquedales (BQRoc), pradera (P) y forestación (F). Las cajas indican la mediana y las líneas el error estándar, estimado por el método de cuartiles de interpolación.

4.2 Efecto local de la sustitución de pradera por forestación

Los resultados de la modelización del índice de uso de hábitat mediante los MLGM se muestran en la Tabla 2. Los valores de AIC y Devianza permiten observar que los modelos menos complejos ajustan para las tres especies, es decir, modelos en que ambientes y establecimientos no presentan interacción como efectos aleatorios. En los gráficos de barra para jabalí y axis se indican las diferencias significativas entre bosques densos (BQ: bosque de escarpa, ribereño y asociado a roquedales) y BQP con P y F (letras A y B, $p < 0,05$; Fig. 19a-b). El jabalí se observa preferentemente asociado a BQ, en cambio el ciervo axis a BQP. La liebre muestra diferencias significativas ($p < 0,05$)

entre el ambiente P y F, y al mismo tiempo con los bosques (letras A, B y C en gráfico de Fig. 19c). Se observa una clara preferencia por el ambiente P.

Tabla 2. Resultados de MLGM para el índice de uso de hábitat.

Especie	Modelo complejo		Modelo simple	
	AIC	Deviance	AIC	Deviance
Jabalí	189,23	104,77	172,49	114
Axis	207,09	94,20	189,95	95,74
Liebre	120,17	54,59	102,18	57,32

Por otro lado, los resultados de la modelización de la abundancia mediante los MLGM también ajustan al modelo con menor complejidad para las tres especies de mamíferos exóticos, es decir aquellos modelos en los que no hay interacción entre el tipo de ambiente y el establecimiento (Tabla 3). Para jabalí, los ambientes de BQ y BQP muestran diferencias significativas con P y F (letras A y B, $p < 0,05$, Fig. 20a). Para el ciervo axis, los ambientes BQP muestran diferencias significativas con BQ y a su vez con P y F (letras A, B y C, $p < 0,05$, en gráfico de Fig. 20b). El jabalí presenta mayores valores en ambientes de BQ, y el ciervo axis en BQP. Por último, en el caso de la liebre, se asocia al ambiente P con valores superiores, al mismo tiempo se muestra diferencias significativas con los ambientes F, BQ y BQP (letras A y B, $p < 0,05$, en gráfico de Fig. 20c).

Tabla 3. Resultados de MLGM para abundancia de especies.

Especie	Modelo complejo		Modelo simple	
	AIC	Deviance	AIC	Deviance
Jabalí	180,44	94,59	167,20	109,15
Axis	198,24	88,24	182,30	91,01
Liebre	80,27	33,04	60,27	33,04

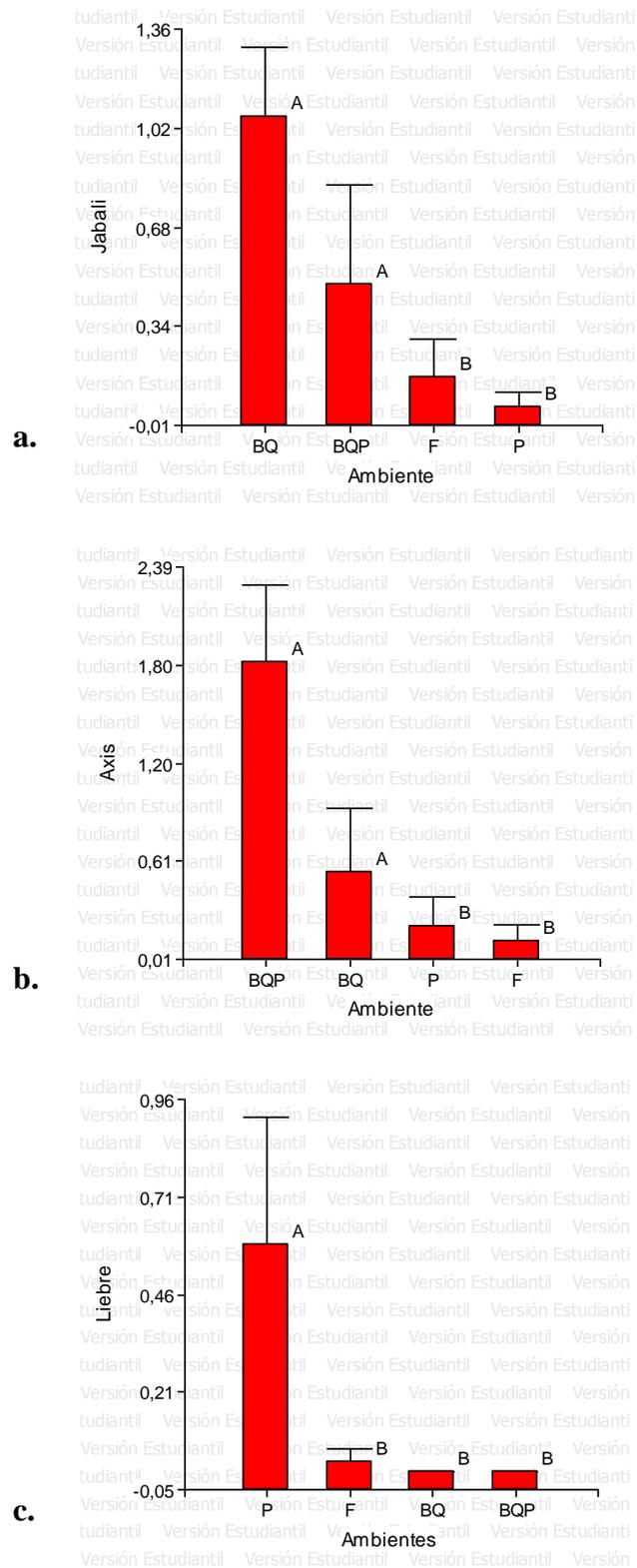


Fig. 19. Gráficos de barras de MLGM para el índice de uso de hábitat en modelos de menor complejidad para: a. Jabalí, b. Ciervo axis, c. Liebre. El orden de las barras graficadas corresponde a valores de mayor a menor independientemente del tipo de ambiente.

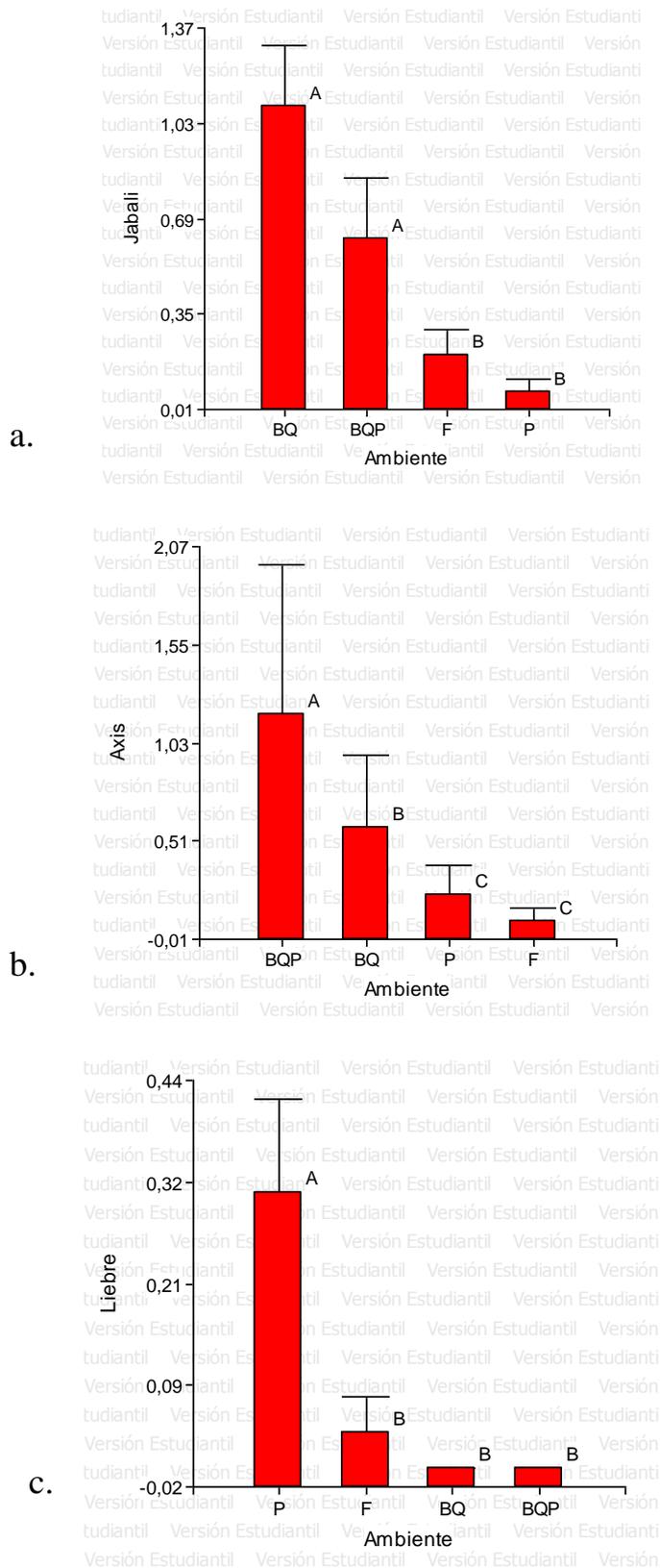


Fig. 20. Gráfico de barras de MLGM de modelos menos complejos para la abundancia de: a. Jabalí, b. Ciervo axis, c. liebre. El orden de las barras graficadas corresponde a valores de mayor a menor independientemente del tipo de ambiente.

4.3 Efecto indirecto de la forestación sobre los mamíferos exóticos en ecosistemas naturales aledaños

A continuación se presentan los resultados de los posibles efectos indirectos de la forestación en ecosistemas naturales aledaños, es decir, efectos generados en base a la dispersión de mamíferos exóticos desde F hacia bosques y praderas.

4.3.1 Praderas

El IUH (registros en 30 días) para jabalí en ambientes de praderas se estimó en base a registros en Las Lilas y El Matorral, pero estos ocurrieron con muy baja frecuencia, 8,3% y 14,3% respectivamente. Sin embargo, se puede apreciar que los escasos registros se dieron a distancias cercanas a las plantaciones forestales, entre 50 y 84 m (Fig. 21a). A distancias menores a F (i.e., <50m) no se registró esta especie.

El ciervo axis se detectó en praderas de los establecimientos El Matorral y Los Arroyos, con una frecuencia de ocurrencia de 57,1% y 30%, respectivamente. La mayor cantidad de registros se detectaron a distancias intermedias a F, a los 800 m (Fig. 21b). En sitios cercanos a forestaciones no se registraron ciervos (i.e., <75m).

Por último, la liebre fue registrada en praderas de los tres establecimientos, con frecuencias de ocurrencia de 33,3% en Las Lilas, 28,6% en El Matorral y 70% en Los Arroyos. Es posible apreciar que la mayor parte de registros se obtuvo a distancias intermedias de las forestaciones, alrededor de los 800m (Fig. 21c). En las áreas más cercanas a forestación (i.e., <80m) no hubo registros para esta especie.

Además, se observó el comportamiento de la abundancia (individuos en 30 días) de las especies de mamíferos exóticos en praderas en relación a su distancia a F. Por un lado, el jabalí en Las Lilas y El Matorral presentó los valores más altos de abundancia entre los 50 y 85 m de F, respectivamente (Fig. 22a). La abundancia del ciervo axis (en El Matorral y Los Arroyos) mostró valores superiores a distancias intermedias de la forestación (Fig. 22b). Por último, y al igual que el ciervo axis, la liebre presentó valores máximos de abundancia a distancias intermedias, detectándose además en praderas alejadas a F (Fig. 22c).

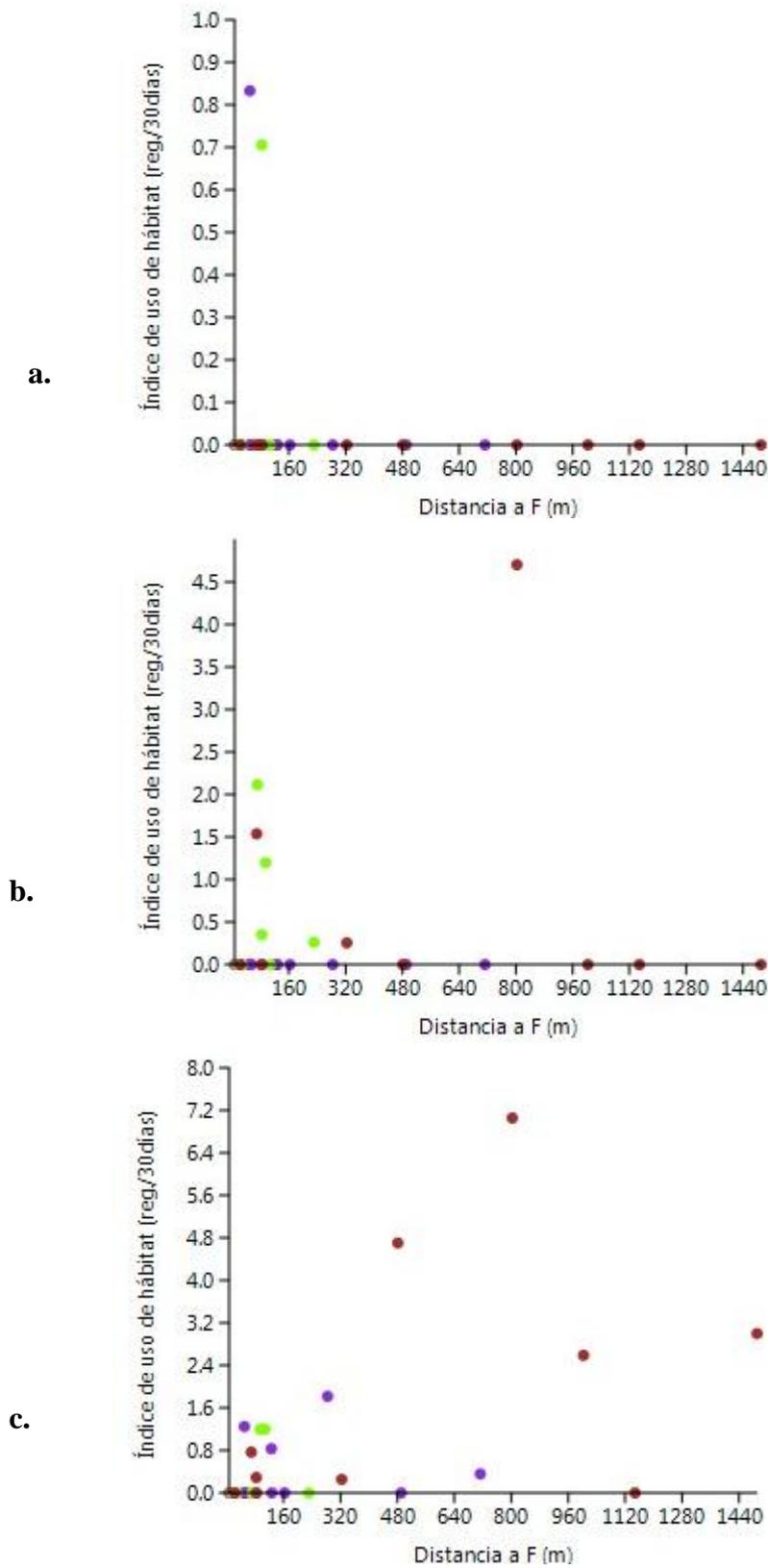


Fig. 21. Índice de uso de hábitat de mamíferos exóticos vs distancia a la forestación para: a. Jabalí; b. Axis; c. Liebre. Referencias de puntos: Las Lilas - violeta, El Matorral - verde, Los Arroyos - bordó.

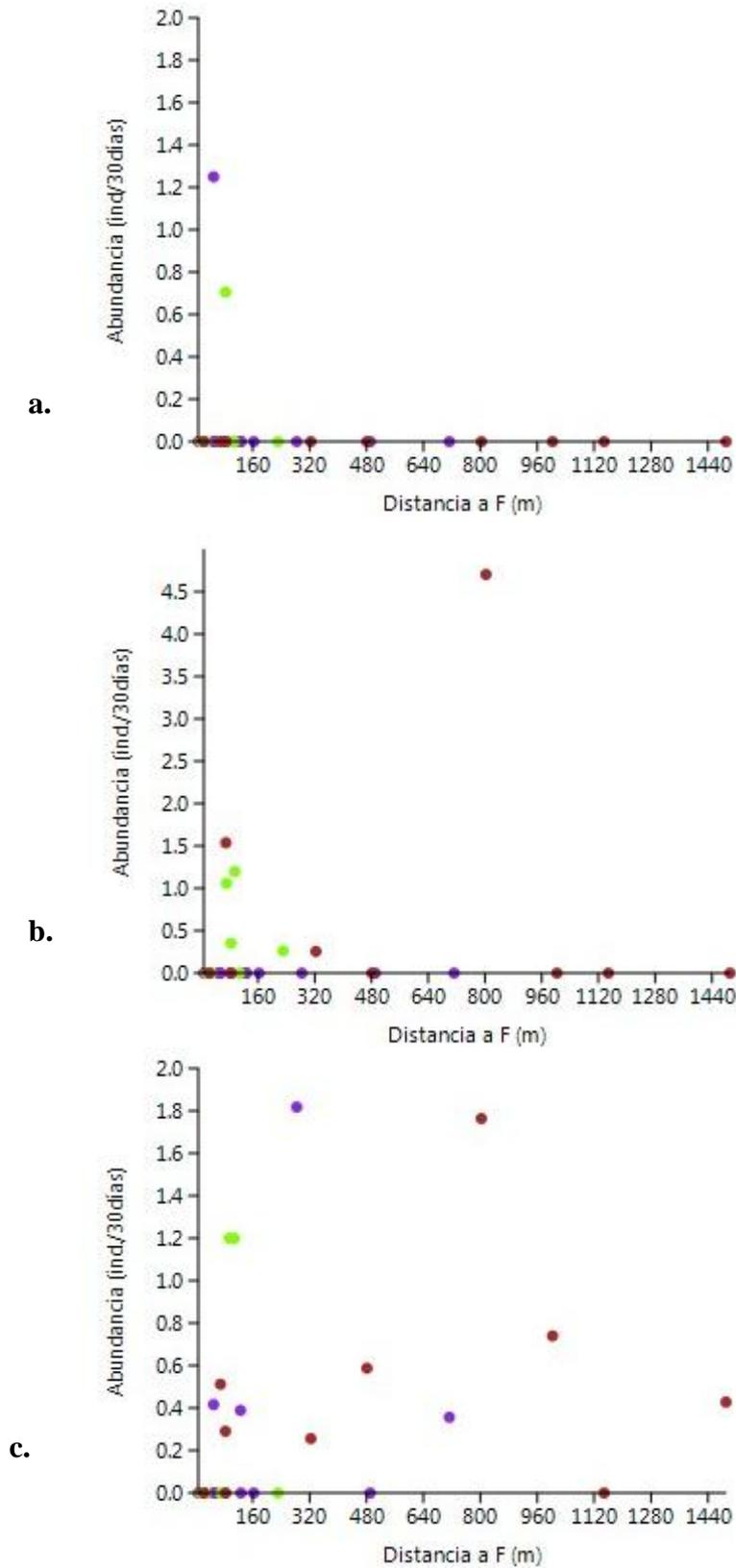


Figura 22. Abundancia de mamíferos exóticos en pradera vs distancia a la forestación para: a. Jabalí; b. Axis; c. Liebre. Referencias de puntos: Las Lilas - violeta, El Matorral - verde, Los Arroyos - bordó.

Para los gráficos anteriores los resultados de las regresiones polinomiales establecen valores máximos en el IUH para la liebre a distancias intermedias de F ($p= 0,005932$. Tabla 6.a) (Fig. 23a). No así para la abundancia de las tres especies. Por otro lado, el análisis de varianza, permite observar una relación significativa entre el índice de uso de hábitat de la liebre y la distancia a F (Fig.23b) (Tabla 7.a, Anexos). No se observaron relaciones significativas para las otras especies.

El gráfico de riqueza de especies (número de especies en 30 días) en relación a la distancia a F permite observar que los valores máximos en Las Lilas y El Matorral ocurren a distancias cercanas a F (i.e., 50 y 95 m). Por el contrario, los valores máximos en Los Arroyos, se observan a distancias intermedias a F (i.e., 325 y 804 m) (Fig. 24a). El resultado de las regresiones polinomiales permite conocer que no existe una relación estadísticamente significativa entre la riqueza de especies en cada establecimiento en relación a la distancia a F (Fig.24b). Los análisis de varianza no detectaron patrones unimodales (o efectos cuadráticos) en este caso (Tabla 8.a, Anexos) (Fig. 24c).

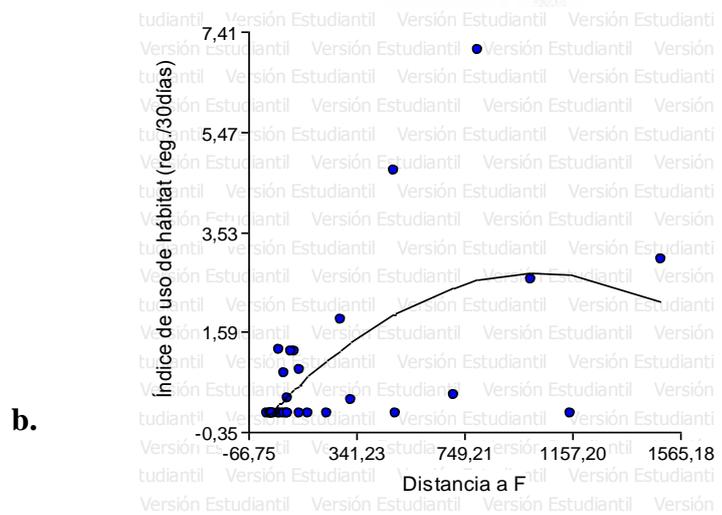
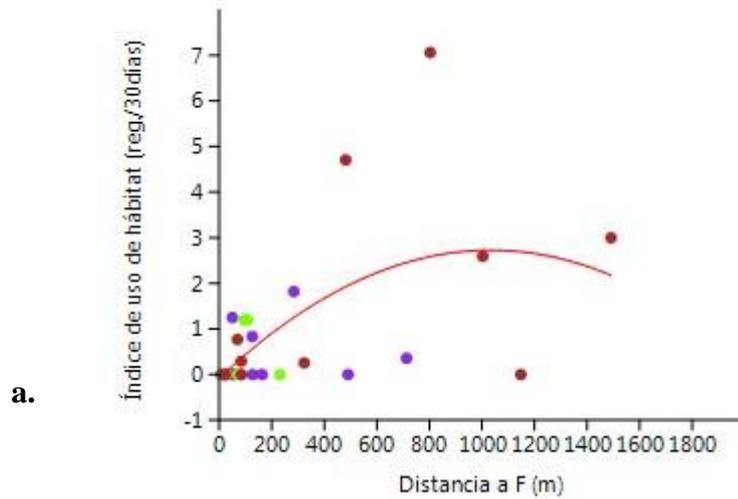


Figura 23. Gráficos de valores significativos para liebre: a. Regresiones polinomiales de IUH vs distancia a F (m). b. Regresiones lineales del IUH de especies vs distancia a F (m).

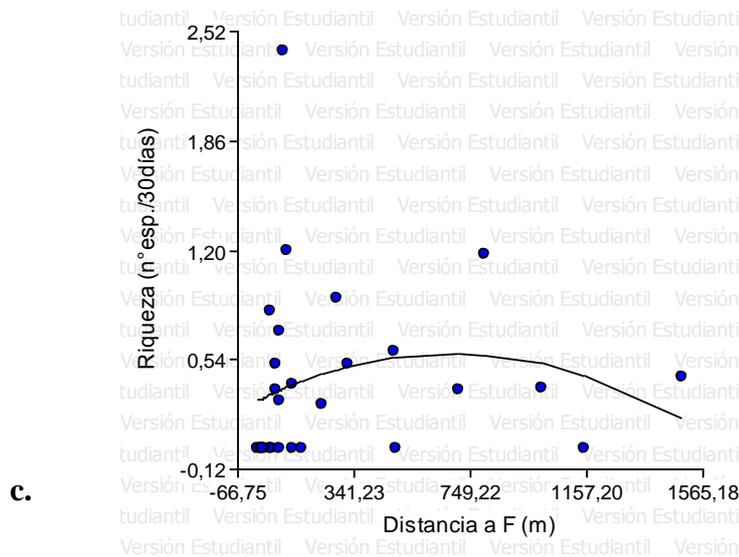
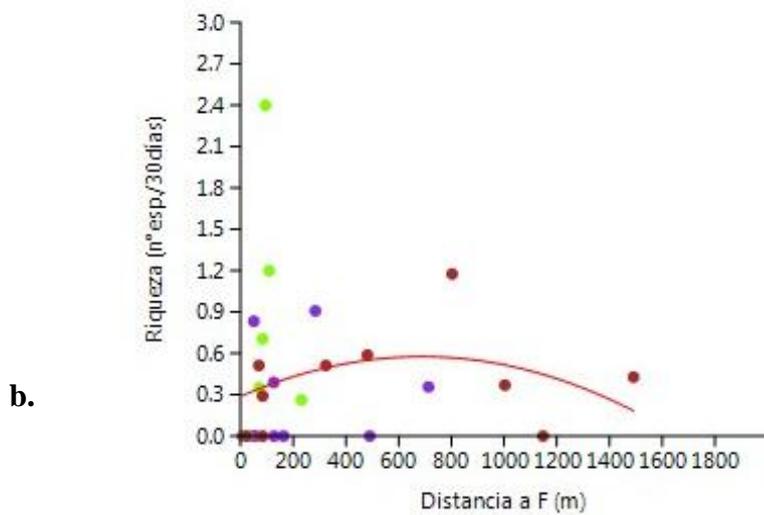
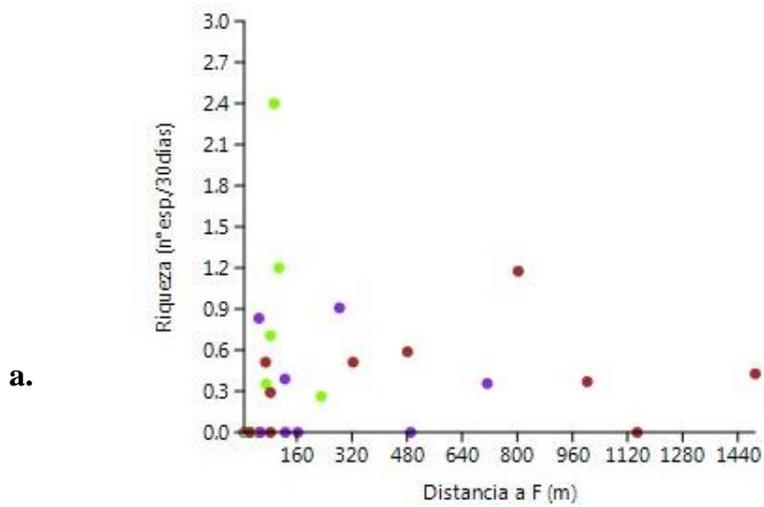


Fig. 24. Riqueza de especies: a. vs distancia a F (m); b. Regresiones polinómicas; c. Regresiones lineales. Las Lilas: puntos violetas; El Matorral: puntos verdes; Los Arroyos: puntos bordó.

De forma complementaria, se llevó a cabo el análisis de los registros de cada especie en pradera en función de la distancia a los bosques naturales más cercanos.

El jabalí presentó los mayores valores de IUH en Las Lilas y El Matorral a distancias cercanas a los bosques naturales (i.e., 100 y 150 m) (Fig. 25a).

El ciervo axis, en los establecimientos El Matorral y Los Arroyos mostró valores máximos de IUH a distancias cercanas a los bosques (i.e., <200m), a distancias intermedias presentó valores medios de ocurrencia en Los Arroyos (Fig. 25b).

Por último, es posible observar que los valores de IUH de la liebre en los tres predios forestales se hallan a distancias cercanas a los bosques naturales (i.e., <500 m).

La abundancia de las tres especies en cada predio forestal presentó valores máximos a distancias menores a los 200 m de los bosques naturales, es decir, a distancias cercanas (Fig. 26). En particular, los valores para la liebre, en general, se concentraron a distancias de mayor rango, hasta los 1100 m de los bosques.

Las regresiones polinomiales para dichos resultados no presentaron valores significativos de IUH a distancias intermedias a bosques, tampoco para valores de abundancia (Tabla 6.b, anexos). Al mismo tiempo, los análisis de varianza no presentaron relaciones significativas entre el IUH y/o abundancias de éstas especies en relación a la distancia a los bosques (Tabla 9, anexos).

En relación a la riqueza de especies, los valores máximos también se encuentran a distancias menores a 200 m de los bosques (Fig. 27a). Para éstos, las regresiones polinómicas y los análisis de varianza tampoco mostraron valores significativos (Tabla 8b, anexos) (Fig. 27b-c).

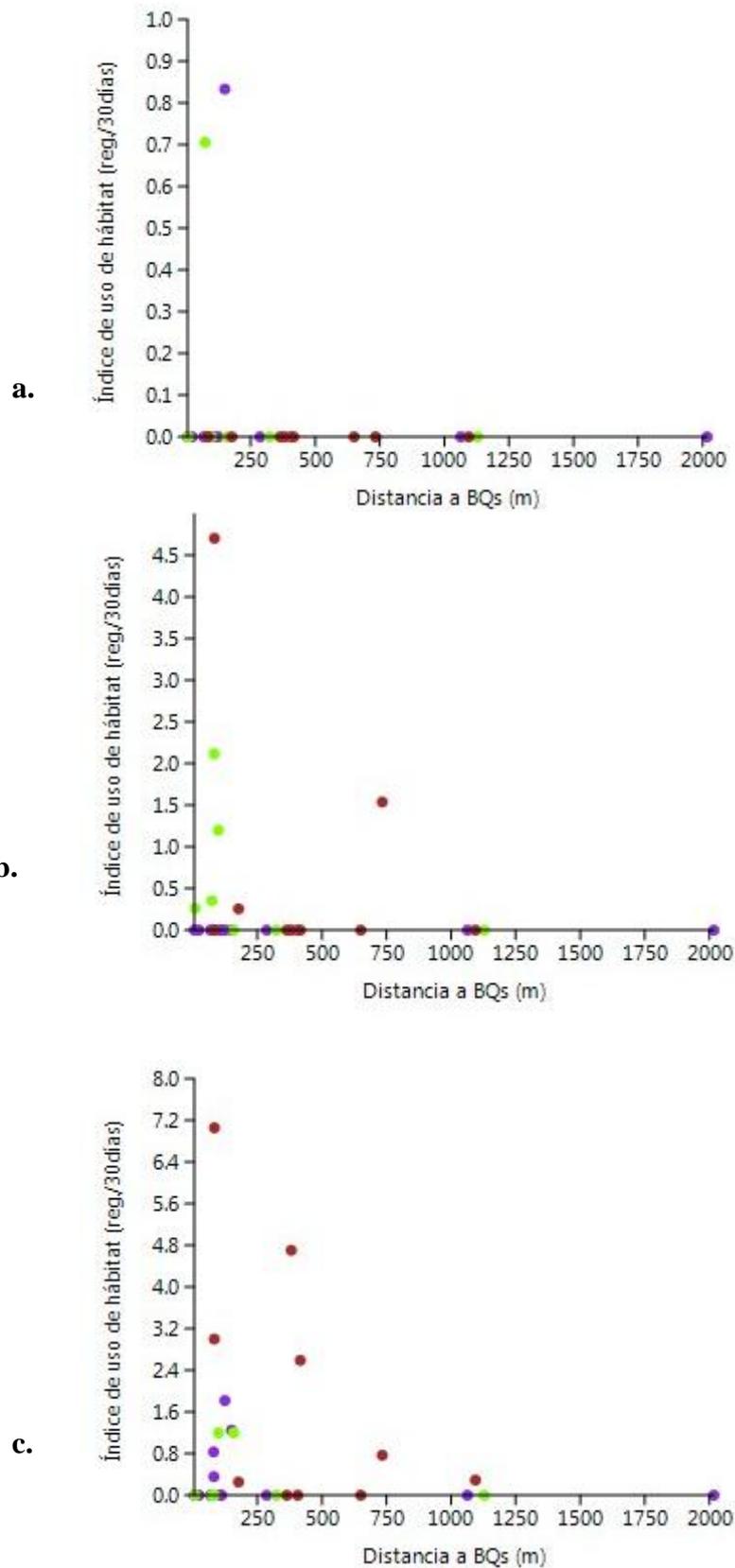


Fig. 25. Índice de uso de hábitat de mamíferos exóticos vs distancia a los bosques para: a. Jabalí; b. Axis; c. Liebre. Referencias de puntos: Las Lilas - violeta, El Matorral - verde, Los Arroyos - bordó.

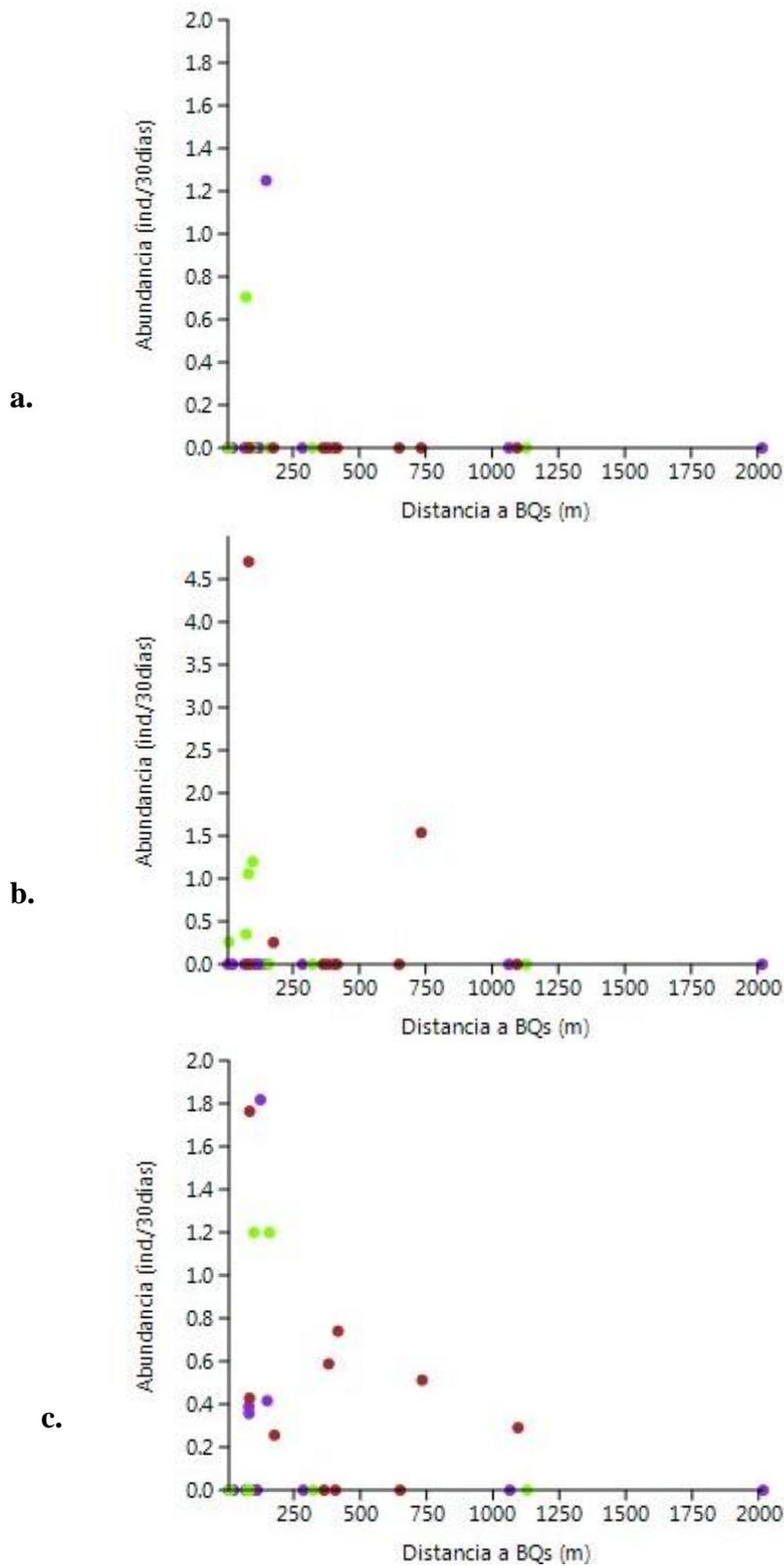


Fig. 26. Abundancia de mamíferos exóticos vs distancia a los bosques para: a. Jabalí; b. Axis; c. Liebre. Referencias de puntos: Las Lilas - violeta, El Matorral - verde, Los Arroyos - bordó.

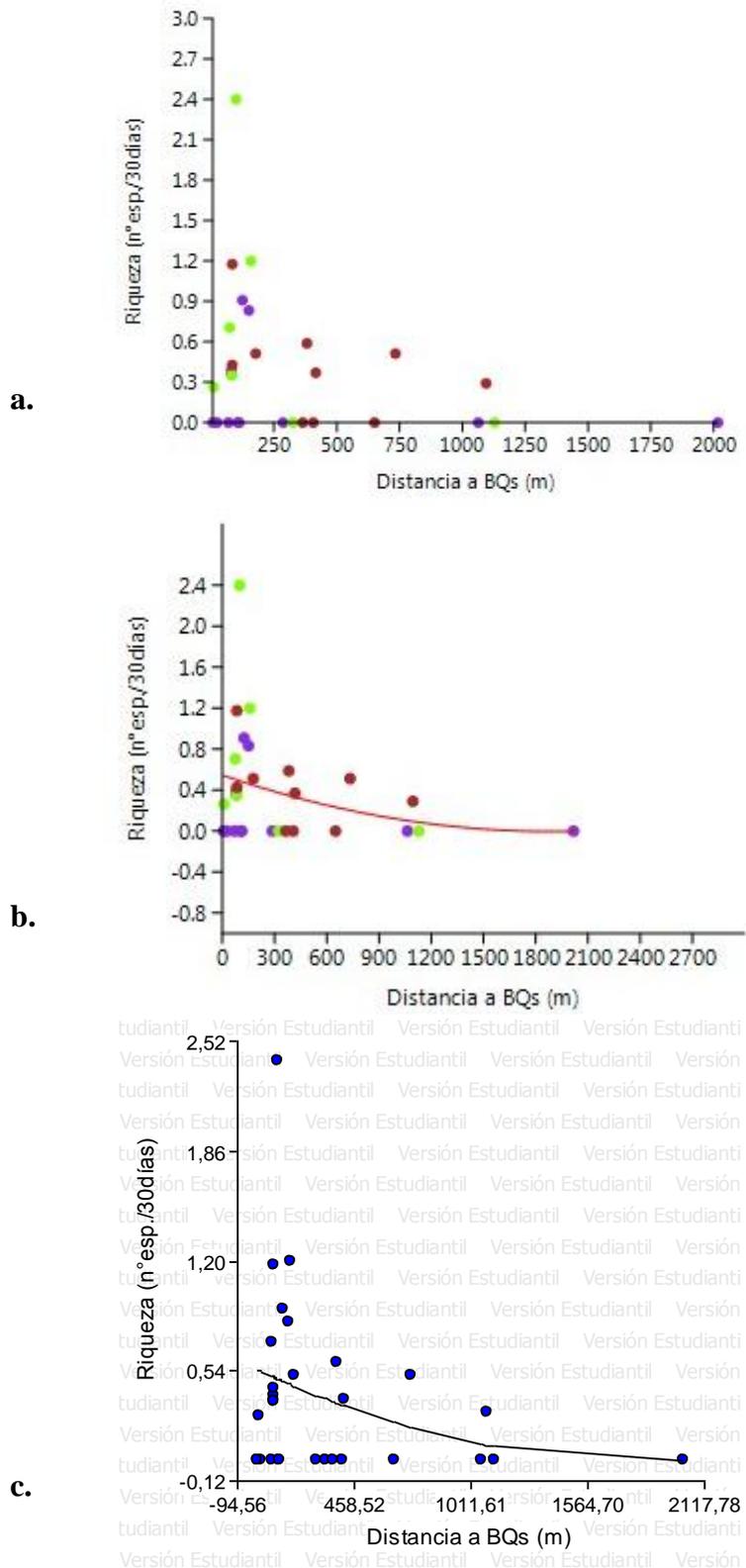


Figura 27. Riqueza de especies: a. vs distancia a bosques (m); b. Regresiones polinómicas; c. Regresiones lineales. Las Lilas: puntos violetas; El Matorral: puntos verdes; Los Arroyos: puntos bordó.

4.3.2 Bosques

En vías de evaluar el efecto indirecto de la forestación sobre los bosques naturales, se ajustaron diferentes MLGM para explicar la variabilidad del porcentaje de registros en 30 días cerca vs lejos de la forestación (Tabla 4). Se observó un mejor ajuste de los modelos complejos para jabalí y ciervo axis, es decir, se denota una interacción entre ambientes y establecimientos. Los gráficos de barra permiten inferir diferencias significativas en la variabilidad de las especies entre los diferentes tipos de bosques. En los registros de jabalí, BQP se diferencia significativamente de los otros tipos de bosques naturales (BQE, BQRoc y BQR) (letras A y B, $p < 0,05$. Fig. 28a). Para el ciervo axis, el BQE muestra diferencias significativas en relación a BQP y BQR, y al mismo tiempo con aquellos asociados a roquedales (letras A, B y C, $p < 0,05$. Fig. 28b). Por el contrario, para la liebre el modelo más sencillo donde ambientes y establecimientos no se interrelacionan mostró mejor ajuste. En éste, se establecen diferencias significativas entre BQE y BQP, y a su vez BQR y BQRoc (letras A, B y C, $p < 0,05$. Fig. 28c). En todos los casos, los datos presentan dispersión, siendo más pronunciada en BQP para jabalí y BQE para axis y liebre.

Tabla 4. Resultados de MLGM para el % de registros en 30 días.

	Modelo complejo		Modelo simple	
	AIC	Deviance	AIC	Deviance
Jabalí	1560,98	1415,78	1724,70	1608,38
Axis	1392,71	1204,83	1435,51	1282,58
Liebre	454,28	384,00	444,69	394,22

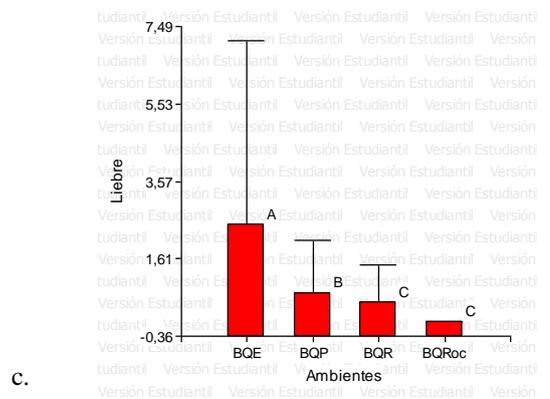
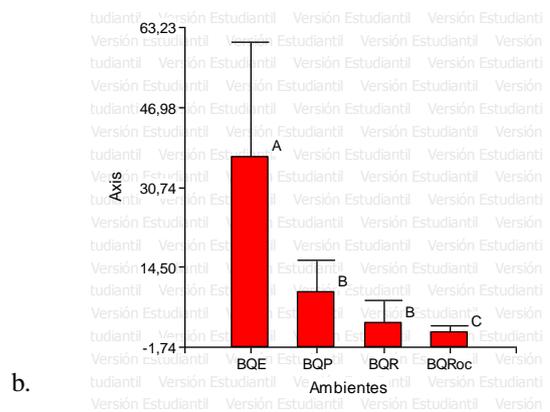
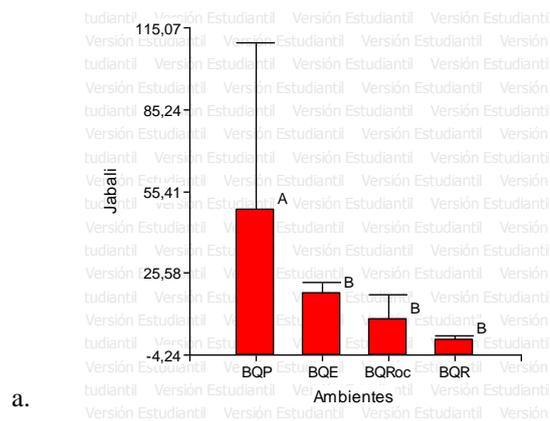


Fig. 28. Variabilidad de las especies de acuerdo al porcentaje de registros en 30 días del ajuste de MLGM para: a. Jabalí y b. Ciervo axis, modelos de mayor complejidad, c. Liebre, modelo de menor complejidad. El orden de las barras graficadas es de mayor a menor independientemente del tipo de ambiente.

4.4 Efecto de la forestación sobre el patrón temporal de la actividad de mamíferos exóticos

En esta sección se describe la evaluación del efecto de la forestación sobre el patrón temporal (diario) de actividad de las especies de mamíferos exóticas, la cual se realizó comparando en base al porcentaje de registros de cada especie por ambiente.

El jabalí presentó mayores porcentajes de ocurrencia en el horario de la mañana en BQE, BQP y BQR (48-75%), en menor frecuencia en la tarde en BQRoc (48%). En F, se observó mayor ocurrencia en horarios de tarde y noche (33,3 y 37%, respectivamente) (Fig. 29a).

Para el ciervo axis, el ambiente que presentó mayor porcentaje de ocurrencia fue el BQE en la mañana (71,4%). Al mismo tiempo, se observaron valores menores (entre el 25 al 48%) en mañana y crepúsculo de P, noche y mañana de BQP, noche y crepúsculo de BQR y mañana y tarde de BQRoc. De éstos, BQP fue el ambiente que mostró mayor número de registros, 43 en la noche y 25 en la mañana. El ambiente F presentó valores de 30 a 40% de ocurrencia, pero representados por un bajo número de registros (i.e., 3-4) (Fig. 29b).

Por último, los registros de liebre presentaron valores máximos de ocurrencia en BQE y BQR (100%, representados por 1 registro cada uno de ellos). En cambio, el ambiente natural con mayor cantidad de registros en las diferentes fases horarias fue P, a la noche, mañana, tarde y crepúsculo (17,6-33,3%). En la mañana de F se observó el mayor porcentaje de ocurrencia, 66,6% (5 registros) (Fig. 29c).

Los resultados de la prueba no paramétrica de Kolmogorov no sugieren diferencias entre los patrones temporales de actividad en los diferentes ambientes, ($p > 0,05$).

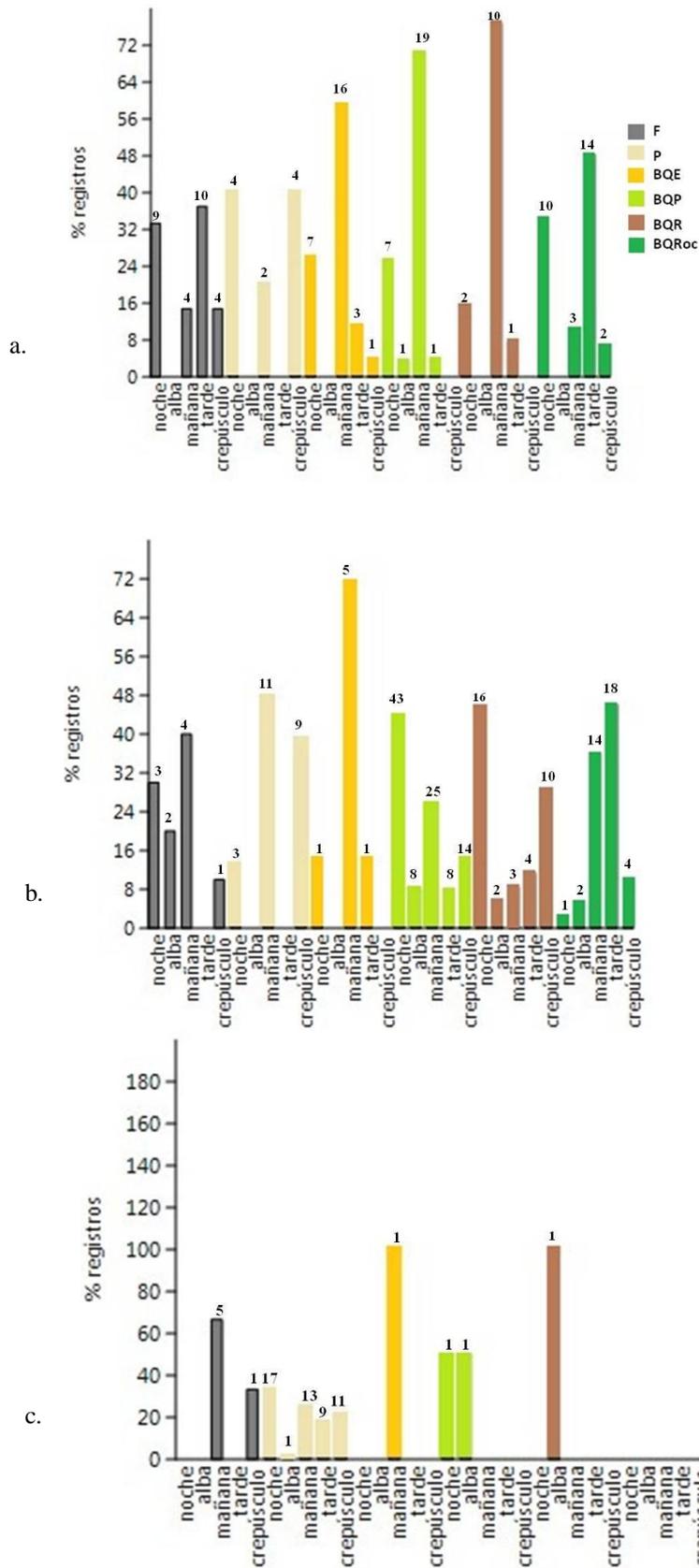


Figura 29. Porcentaje de ocurrencia en diferentes horarios de: a. jabalí; b. axis; c. liebre. Los números en cada barra indican la cantidad de registros.

5. Discusión

5.1 Conjunto de mamíferos exóticos en paisajes forestales

Dado que en nuestro país no existen estudios ecológicos relacionados a invasiones de mamíferos silvestres en predios forestales, profundizar en este campo mediante estudios exhaustivos y en la historia de transformación de los ecosistemas, nos brindará nuevos elementos para comprender dicho fenómeno, su dimensión, y el desarrollo de herramientas de mitigación de sus impactos. En el escenario que se dibuja a futuro sobre la expansión e intensificación de las forestaciones en Uruguay y en el marco de los lineamientos de las normas internacionales FSC, esta tesis pretende aportar al conocimiento de la expansión de especies de mamíferos exóticos en matrices de producción de materia prima para la fabricación de celulosa. De esta manera, intenta ser la base para nuevos estudios que promuevan líneas de conservación de ambientes naturales en predios forestales.

El continuo relevamiento en tres predios forestales a lo largo de un año, en base a un total de 108 estaciones de muestreo ubicadas de forma precisa para abarcar los diferentes ambientes (plantaciones forestales, praderas, humedales y los distintos tipos de bosque), permitió caracterizar el conjunto de especies de mamíferos exóticos en paisajes forestales del litoral oeste de nuestro país. Este conjunto se vio integrado por tres especies, el jabalí, el ciervo axis y la liebre, siendo las dos primeras las más abundantes y frecuentes.

5.1.1 Diversidad de EEI en diferentes contextos paisajísticos

La comparación de la diversidad de mamíferos exóticos silvestres encontrada en los paisajes forestales estudiados en el litoral oeste, respecto a otros productivos (e.g., cultivos agrícolas o ganadería) y naturales (áreas protegidas) de Uruguay, muestra un panorama muy similar. Por ejemplo, de acuerdo a Aber *et al.* (2012) la diversidad se asemeja a la de las áreas protegidas de nuestro país:

- El ciervo axis en Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay se encuentra establecido con baja densidad poblacional.
- En Paisaje Protegido Laguna de Rocha, el jabalí está presente en toda el área con alto grado de invasión, y baja densidad poblacional.

- En la Quebrada de los Cuervos el jabalí se halla establecido como una invasora con densidad media. Además, las cabras asilvestradas (*Capra hircus*) se encuentran en el mismo estado que el jabalí.
- En Estación Biológica Potrerillo de Santa Teresa y San Miguel, el ciervo axis está presente, pero no se ha estimado su densidad ni estado invasor. En cambio, el jabalí y la liebre se catalogan como invasoras, el primero de ellos con densidades poblacionales altas, no estimado aún para el caso de la liebre.
- Valle del Lunarejo cuenta con la presencia de liebre y jabalí en toda el área y sus alrededores. En el caso de la liebre, se trata de una especie establecida con densidad poblacional media, el jabalí es una especie invasora con alta densidad.
- Parque Nacional Cabo Polonio y Cerro Verde e Islas de la Coronilla son las áreas protegidas que no presenta especies de mamíferos invasores de mediano y gran porte.

En la región, la ecología y comportamiento de los mamíferos exóticos en predios forestales no han sido abordados en profundidad. De hecho, es escasa la bibliografía en relación a este tema. A pesar de ello, existen antecedentes de la presencia de estas especies en paisajes forestados de países limítrofes. En plantaciones de pino en la Patagonia argentina, se han detectado liebre, jabalí y ciervo colorado (*Cervus elaphus*) (Lantschner *et al.*, 2012). En las áreas forestadas de Isla Victoria (Argentina), se han registrado axis, ciervo colorado y ciervo gamo (*Dama dama*), introducidos en 1902 (Núñez *et al.*, 2008). En territorio de Brasil, en Río Grande do Sul se ha observado jabalí en plantaciones de eucalipto (Garcías *et al.*, 2010). Por el contrario, estas especies se comportan de diferente forma de acuerdo a la matriz forestal en la que se hallen. En el sur argentino, las especies como el jabalí y el ciervo colorado tienen fuertes preferencias por las plantaciones de pino en relación a los ambientes naturales aledaños a ellas. Al mismo tiempo, la liebre se halla asociada a ambientes abiertos, por lo que el reemplazo de pastizales por plantaciones causa fuertes impactos negativos en el uso de hábitat de esta especie (Lantschner *et al.*, 2012; Gandchoff, 2013). En Isla Victoria, las especies introducidas de ciervos mostraron preferencias por las dos extensiones forestadas con pino, y no por las grandes extensiones de bosque nativo de

alrededor (Núñez *et al.*, 2008). Al contrario, en Río Grande do Sul (Brasil) el jabalí se observa forrajear en plantaciones de eucaliptus, pero el mayor porcentaje de ocurrencia se detecta en áreas naturales adyacentes, destinadas para conservación de especies nativas (Garcías *et al.*, 2010).

En relación a nuestros resultados, los datos de jabalí concuerdan con los encontrados en Río Grande, ya que hemos observado mayor uso y permanencia en bosques naturales aledaños que en forestaciones de eucaliptus. Al mismo tiempo, la liebre es común observarla en sitios abiertos, sin cobertura arbórea al igual que en el sur argentino, así como en bordes y sitios que estuvieron plantados años atrás. En cambio, no existe información detallada sobre el uso de hábitat del ciervo axis en plantaciones forestales con los que podamos confrontar nuestros resultados.

5.1.2 Especies exóticas vs nativas

De acuerdo a Cravino & Brazeiro (2016), en los tres predios forestales muestreados para este estudio, el 70% de las especies de mamíferos nativos fue registrado en ambientes naturales. La riqueza, abundancia y composición de especies mostró diferencias entre ambientes, mientras los valores mayores se observaron en bosques. Las especies de pradera (especialistas) disminuyeron significativamente debido a la sustitución de hábitat, en cambio aquellas asociadas a bosques y/o generalistas no se vieron afectadas. A su vez, a macroescala la diversidad y composición del pool funcional de especies nativas no se vio afectado a pesar de la sustitución de praderas por forestaciones (Cravino & Brazeiro, 2016).

Por nuestra parte, hemos observado que los mamíferos exóticos también fueron registrados mayormente en ambientes naturales, en un 89,2%. Además, del total de registros el 76,1% ocurrió en bosques naturales. En cambio, al igual que las especies nativas especialistas de pradera, la liebre mostró preferencia por este tipo de ambiente y no por aquellos reemplazados con vegetación exótica.

Por otro lado, en relación a la teoría de los grupos funcionales (Vila *et al.*, 2008; Dukes, 2001), la cual establece que los efectos negativos sobre un ecosistema provocados por una especie invasora son mayores si ésta representa un grupo funcional no presente anteriormente. Las especies de mamíferos exóticos detectadas aquí no cuentan con especies del mismo grupo funcional dentro del pool de especies nativas. En el caso del jabalí, el pecarí de collar (*Pecari tajacu*) suino de menor tamaño se

encuentra extinto en vida libre. Especies de cérvidos equivalentes al axis, y con las mismas preferencias de hábitat por el interior de los bosques, como el guazubirá (*Mazama gouazoubira*) no fue registrado en nuestro estudio. Al mismo tiempo, en nuestro territorio, los felinos de gran porte que representan potenciales depredadores de los mamíferos exóticos en cuestión, se han visto diezmados. En el caso del jaguar (*Panthera onca*) se encuentra extinto hace más de un siglo, y el puma (*Puma concolor*) es una especie de la que los registros suelen ser escasos a nulos en el país.

Es posible que este marco ecológico aporte al éxito de las invasiones por parte de jabalí, axis y liebre, ya que la ruptura de las comunidades nativas promueve la invasión por herbívoros y omnívoros exóticos (Gandchoff, 2013).

5.2 Efectos directos de la sustitución de pradera por plantaciones forestales

Los resultados obtenidos en nuestro estudio indican que la sustitución de vegetación nativa de las praderas por forestaciones con *Eucalyptus* sp genera diversas respuestas por parte de los mamíferos exóticos silvestres. Esto depende de cada especie y de la matriz forestal en cuestión. En particular, se observó que el jabalí y el ciervo axis tienen fuertes preferencias por bosques naturales con diferente fisionomía. Por el contrario, la liebre se halló asociada a áreas abiertas, siendo posible observarla escasamente en sitios perturbados con desarrollo secundario de pasturas.

En función a nuestra primera hipótesis, “la sustitución de praderas por forestación constituye una perturbación que determina un mayor grado de invasión en áreas forestadas y en ecosistemas naturales adyacentes por liberación de recursos y reducción de la resistencia biótica local” no puede ser aceptada. Se observó que el uso de la forestación que hacen las tres especies de mamíferos exóticos es en bajas ocurrencias (jabalí 7,43%; ciervo axis 2,75%; liebre 0,83%). El ciervo axis y jabalí, utilizan en mayores porcentajes los bosques naturales, ambientes similares a los de las zonas de origen.

El jabalí mostró una clara preferencia por bosques densos (de escarpa y ribereños), lo que indicaría que la presencia de esta especie en dichos paisajes, estaría asociada a estos ambientes naturales, y no a la presencia de forestación. Pero al mismo tiempo, el jabalí mostró una preferencia algo mayor por la forestación, respecto la pradera, lo que indicaría que la sustitución de praderas por forestación podría en alguna medida

favorecer a esta especie, aportando un “nuevo ambiente” preferible ante la pradera sustituida. Por ende, podría favorecer la conectividad entre poblaciones, de manera que comprendería un ecosistema explotable que funcionaría como corredor biológico.

En cambio, el ciervo axis y la liebre prefirieron claramente las praderas (6,33 y 13,5%, respectivamente) a las a las plantaciones forestales, por lo cual la sustitución de este ambiente por plantaciones, sería perjudicial para el desarrollo de estas especies.

La hipótesis respecto a que las áreas forestadas constituyen un importante refugio para mamíferos exóticos, en la medida que reducen la probabilidad de caza, y así aumenta la invasión en forestaciones y hábitats naturales aledaños, tampoco es apoyada. Fue posible observar una tendencia del jabalí y del ciervo axis en utilizar la forestación en horarios nocturnos, pero al mismo tiempo se observó el mismo patrón en bosques naturales y praderas. Esto nos permite inferir que las plantaciones en sí misma no significarían un refugio ante cazadores, o por lo menos, las especies exóticas no lo perciben así, lo que no se traduce en una diferenciación en el patrón de actividad en la forestación, respecto a los ambientes nativos.

Los registros de cazadores obtenidos con las cámaras trampa se hallaron en los establecimientos Las Lilas y El Matorral. En el primero de ellos, el número fue claramente superior. Allí, los puntos de mayor abundancia de liebre y jabalí se encontraron en la misma área, al noroeste del AAVC, en ambientes naturales de bosques escarpados del cerro y alrededores. Las reiteradas fotografías de cazadores se tomaron desde zonas forestadas previas al cerro, y praderas que se hallan entre dichas plantaciones y el bosque escarpado. De esta manera, es posible que la presión de caza sea la causa por la cual ambas especies se distribuyen en las zonas de bosque denso y praderas de difícil acceso para los cazadores.

5.3 Efectos indirectos de la forestación sobre la invasión de ecosistemas naturales

Nuestros resultados no apoyan la hipótesis de que las plantaciones forestales constituyen un foco de dispersión de mamíferos exóticos hacia los ambientes naturales aledaños, ya que no tenemos evidencias que permitan confirmar que favorece a estas especies. De hecho, no se observó un patrón de la abundancia en relación a la distancia a la forestación, es decir, esta no decae a medida que aumenta la distancia a los ambientes forestados, como hubiese sido esperable. De otro modo, se observaron altos

valores de abundancia a distancias intermedias en la mayoría de las especies, lo que evidencia que los mamíferos exóticos no se dispersarían desde la forestación a los ecosistemas naturales aledaños.

El hecho de que las tres especies utilicen las distancias cercanas a bosques naturales y que la abundancia de estas no tenga relación con la distancia a la forestación, estaría confirmando que hacen mayor uso de los bosques nativos, y desde allí se dispersan a los ambientes aledaños. Para reforzar esta idea, se ha observado que las estaciones que contaron con registros en F han presentado abundancias mayores cerca de los bosques naturales (i.e., 180 m) (Fig. 30, anexos).

En áreas menores a 150 ha, los jabalíes recorren distancias de entre 2 y 15km por noche (UICN, 2017). Ante baja presión de caza, el jabalí tiene un área de acción de $403,6 \pm 65,6$ ha, y $278,6 \pm 64,5$ ha bajo fuerte presión de caza (Gaston et al., 2008). Para la liebre se define el área de acción entre 16 y 38 ha dependiendo el hábitat (Chapuis, 1990). Lamentablemente, no existen estimaciones del área de acción para el ciervo axis, únicamente es posible comparar con la de otro cérvido de igual porte y originario de la misma zona, *Rusa unicolor* (introducido en Australia, Nueva Zelanda y USA). Éste, el ciervo Sambar, registra por telemetría áreas de acción de entre $3,4 \text{ km}^2$ a 42 km^2 (340 ha a 4200 ha), considerando los valores máximos para machos en época de apareamiento (Chatterjee et al., 2014). En base a estos valores podemos estimar que las tres especies de mamíferos tienen la capacidad de trasladarse fácilmente por las matrices forestales muestreadas, no representando éstas barreras para dispersarse entre diferentes ambientes.

Por otro lado, la interpretación de nuestros resultados indica que el jabalí tiene mayor preferencia por ambientes de vegetación densa, limitándose principalmente a horarios diurnos, como tarde y mañana. El ciervo axis, tiene preferencia por ambientes parcialmente abiertos como el BQP, con un rango de actividad mayor a lo largo de las distintas fases horarias, con predominio en la noche. Por último, como era esperable la liebre prefiere sistemas abiertos de pradera mostrando actividad principalmente durante la noche, y en menor medida a la mañana y crepúsculo. El patrón de actividad de los mamíferos exóticos en forestación sugiere que el jabalí utiliza este ambiente como refugio o como corredor entre ambientes naturales en sus desplazamientos habituales. En cambio, el ciervo axis y la liebre no utilizan las forestaciones con frecuencia, exceptuando zonas limítrofes a los ambientes naturales.

6. Conclusiones

Nuestros resultados no apoyan la hipótesis de que la forestación actúa como un gran facilitador de la invasión biológica por parte de mamíferos exóticos. Este nuevo ambiente podría jugar un importante papel como refugio secundario en el paisaje, o sitio alternativo de tránsito, para especies omnívoras como el jabalí, que mostró una fuerte preferencia de hábitat por bosques cerrados. En tal sentido, la llegada del jabalí a estos paisajes, seguramente esté asociada a la presencia de bosques nativos densos, y no a la ocurrencia de forestación. No obstante, como ambiente secundario, la forestación podría constituir para el jabalí un ambiente levemente favorable ante la pradera (efecto no significativo). En ese caso, el aumento de la forestación por sustitución de pradera, podría significar una mayor disponibilidad de ambiente secundario, lo que podría beneficiar en alguna medida, el crecimiento poblacional del jabalí.

Por su parte, la liebre prefiere claramente las praderas antes que la forestación, y el ciervo axis muestra una preferencia similar, o levemente mayor, por praderas que por forestación. En estos casos, es posible inferir que estas especies no serían favorecidas por la expansión de plantaciones forestales en praderas. De hecho, la reducción de praderas podría incluso afectar negativamente la población de liebres. Tampoco se encontró evidencias de que las plantaciones forestales actuaran como fuente de dispersión de mamíferos exóticos hacia ecosistemas naturales.

En líneas generales, nuestros resultados sugieren que el establecimiento de plantaciones forestales en áreas de praderas abiertas genera interfases de vegetación de escasa oportunidad para el uso de mamíferos exóticos en contraste con otros estudios que reportan evidencias de facilitación de mamíferos exóticos (Lantschner *et al.*, 2012).

7. Bibliografía

Aber A, Ferrari G, Porcile JF, Rodriguez E & Serbino S, 2012. Identificación de prioridades para la gestión nacional de las especies exóticas invasoras. Comité Nacional de Especies Exóticas Invasoras. UNESCO. Pp 101.

Altesor A, 2010. Servicios ecosistémicos de los pastizales naturales. En Altesor A, Ayala W & Paruelo JM. Bases Ecológicas y Tecnológicas para el manejo de pastizales. Pp 221-234. Serie FPTA N°26. INIA 2011. Montevideo, Uruguay.

Alvarado RM, 2005. Política forestal, inversión transnacional y transformaciones territoriales en Uruguay. Anais X Encontro de Geógrafos de América Latina. Universidade de Sao Paulo. Pp 556-591

Álvarez Romero J & Medellín RA, 2005. *Axis axis*. Vertebrados exóticos en México: diversidad, distribución y efectos potenciales. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Base de datos SNIB-CONABIO. Proyecto U020. México DF.

Álvarez Romero J, Medellín RA, Oliveras de Ita A, Gómez de Silva A & Sánchez O, 2008. Animales exóticos en México: una amenaza para la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, UNAM, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México DF. PP 518.

Andrade MJ & Aide TM, 2010. Effects of habitat and landscape characteristics on medium and large mammal species richness and composition in northern Uruguay. ZOOLOGIA 27 (6): 909–917.

Badiella L, 2011. Modelos Lineales Generalizados Mixtos: algunos casos prácticos. X Congreso Galego de Estatística e Investigación de Operacions. Pontevedra, España.

Balzarini MG, González L, Tablada M, Casanoves F, Di Rienzo JA & Robledo CW, 2008. Software Estadístico InfoStat: Manual del Usuario. Editorial Brujas, Córdoba, Argentina.

Ballari SA, Cuevas MA, Cirignoli S & Valenzuela A, 2014. Invasive wild boar in Argentina: using protected areas as a research platform to determine distribution, impacts and management. Biol Invasion. Springer.

Brazeiro A, 2015. Proyecto de Investigación Áreas de Alto Valor de

Conservación en tierras forestales: caracterización biótica, conectividad ecológica y servicios ecosistémicos. Programa de Vinculación Universidad – Sociedad y Producción, Modalidad 1. CSIC.

Brugnoli E, Masciadri S & Muniz P, 2009. Base de datos de especies exóticas e invasoras en Uruguay, un instrumento para la gestión ambiental y costera. InBUy: Base de datos de invasiones biológicas para Uruguay. ECOplata. Pp 26.

Calvopiña, LH & De Vries T, 1975. Estructura de la población de cabras salvajes (*Cabra hircus* L.) y los daños causados en la vegetación de la isla San Salvador, Galápagos. Revista Universidad Católica 3(8):219-241.

Capdevila Arguelles L, Iglesias García A, Orueta J & Zilletti B, 2006. Especies Exóticas Invasoras: diagnósticos y bases para la prevención y el manejo. Ministerio de Medio Ambiente, Dirección General para la Biodiversidad. Madrid, España. 287pp.

Capdevilla-Arguelles L, Zilletti B & Suárez Álvarez VA, 2013. Casusas de la pérdida de la biodiversidad: Especies Exóticas Invasoras. Memorias R. Soc. Hist. Nat. 2° ép (10): 55-76.

Capdevilla-Arguelles L & Orueta J, 2015. Especies Exóticas Invasoras. Diagnóstico y bases para la prevención y el manejo. ReserchGate. Retrieved on 2015. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid-España. Pp 288.

Carrere R, 2006. El maquillaje verde de los monocultivos de árboles en Uruguay. Análisis crítico de planificaciones certificadas por el FSC. Montevideo, WRM.

Chapuis JL, 1990. Comparison of the diets of two sympatric lagomorphs, *Lepus europaeus* (Pallas) and *Oryctolagus cuniculus* (L.) in an agroecosystem of the Ile-de-France. Z. Saugetierkunde (55): 176-185.

Chatterjee D, Sankar K, Qureshi Q, Malik PK & Nigam P, 2014. Ranging pattern and habitat use of Sambar (*Rusa unicolor*) in Sariska Tiger Reserve, Rajasthan, Western India. DSG Newsletter. 26:60-71.

Clout MN & Russell JC, 2008. The invasion ecology of mammals: a global perspective. Wildlife Research 35. Pp 180-184.

Convenio sobre la Diversidad Biológica, 2010. www.cbd.int/nbsap

Cossíos D, 2004. La liebre europea *Lepus europaeus* (Mammalia, Leporidae), especie invasora en el sur de Perú. Rev. Peru. Biol. 11(2): 209-212.

Croll DA, Maron JL, Estes JA, Danner EM & Byrd GV, 2005. Introduced predators transform subarctic island from grassland to tundra. *Science*. 307: 1959-1961.

Cuevas MF, 2012. Ecología del jabalí, *Sus scrofa*, en el desierto del Monte Central, Argentina. Doctorado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de Río Cuarto. Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales. Pp 160.

Davis MA, Thompson K & Grime JP, 2010. Charles S. Elton and the dissociation of invasion ecology from the rest of ecology. *Diversity and Distributions*. 7: 97-102.

Davis MA, 2009. *Invasion Biology*. Oxford. University Press Inc. New York.

de Camino R & Budowski G, 1998. Impactos ambientales de las plantaciones forestales y medidas correctivas de carácter silvicultural. *Revista forestal Centroamericana*. N°22. Año 7. FORO.

de Icaza M, 2015. Hoja de cálculo GNUMERIC. Version 1.10.14. <http://www.gnumeric.org/>

DiCatri F. 1989. History of biological invasion with special emphasis Old World. In: Drake JA, Mooney HJ, DiCatri F *et al.* (Eds). *Biological invasions: a global perspective*. Chichester, UK: Wiley.

Di Rienzo JA, Macchiavelli R & Casanoves F, 2014. *Modelos Lineales Generalizados Mixtos: Aplicaciones en InfoStat*. Editorial Brujas, Córdoba, Argentina.

Di Rienzo JA, Macchiavelli R & Casanoves F, 2012. *Modelos Lineales Mixtos: Aplicaciones en InfoStat*. Editorial Brujas, Córdoba, Argentina.

Dukes JS, 2001. Biodiversity and invasibility in grassland microcosm. *Oecologia*. 126: 563-568.

Dukes JS & Mooney HA, 1999. Does global increase the success of biological invaders? *Elsevier Science*. 14 (4): 135-139.

Dukes JS, 2001. Biodiversity and invasibility in grassland microcosm. *Oecología*. 126:563-568.

Elton CS. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London, UK. 196 pp.

Fridley JD, Stachowicz JJ, Naeem S, Sax DF; Seabloom W *et al.* 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology*, 88:3-17.

Gabinete Productivo: www.gp.gub.uy Consultado en agosto de 2014.

Gantchoff MG, Belant JL & Masson DA, 2013. Occurrence of invasive mammals in southern Nahuel Huapi National Park. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 48(3): 175-182.

García G, Vergara J & Lombardi R, 2011. Genetic characterization and phylogeographic of the wild boar *Sus scrofa* introduced in to Uruguay. *Genetic and Molecular Biology*. 34(2): 329-337.

Garcías FM, Mazim FD, Peter FP & Souza CA, 2013. Distribuição e frequência de ocorrência do javali *Sus scrofa* em ambientes de plantios de eucaliptos e áreas de preservação permanente em propriedades da fibra celulose S.A, Rio Grande do Sul, Brasil. Primer Congreso Uruguayo de Zoología. X Jornadas de Zoología del Uruguay.

Gaston W, Armstrong JB, Arjo W & Stribling HL, 2008. Home range and habitat use of feral hogs (*Sus scrofa*) on Lowndes Country WMA, Alabama. National Conference on Feral Hogs. Paper 6. University of Nebraska, Lincoln.

Google Earth, 2017. 7.1.8.3036 (32 bits). Kh.google.com. Google Inc.

González EM & Martínez-Lanfranco JA, 2012. Mamíferos de Uruguay: Guía de campo e introducción a su estudio y conservación. Banda Oriental. 2° Ed. Banda Oriental. Montevideo, Uruguay.

González S & Seal US, 1997. El manejo del ciervo axis (*Cervus axis*) en la residencia presidencial de Colonia-Uruguay. IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group, Apple Valley, Minnesota, Estados Unidos.

Grady B, 2012. Estándares Interinos de SCS para la Certificación del Manejo Forestal FSC en Uruguay. SCS. Versión 1-1. Digital.

Hammer Ø, Harper DAT & Ryan PD, 2016. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontología Electrónica*: <http://folk.uio.no/ohammer/past>.

Hernández E, Blount E & Martínez Camarero C, 2003. Guía informativa sobre la certificación forestal FSC. Instituto Sindical de Trabajo, Ambiente y Salud (ISTAS) y Confederación Sindical de Comisiones Obreras (CC.OO.). España.

Herrero J, 2001. Adaptación funcional del jabalí *Sus scrofa* L. a un ecosistema forestal y a un sistema agrario intensivo en Aragón. Ed. Publicaciones del Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón. España. Pp 154.

Herrero J & Fernández de Luco D, 2003. Wild boar (*Sus scrofa* L.) in Uruguay: scavengers or predators? *Mammalia*. 67 (4): 485-491.

Hierro JL, Maron JL & Callaway RM, 2005. A biogeographical approach to plant invasion: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology*. 93: 5-15.

Jobbagy EG, Vasallo M, Farley KA, Piñeiro G, Garbulsky EG, Noretto MD, Jackson RB & Paruelo JM, 2006. Forestación en pastizales: hacia una visión integral de sus oportunidades y costos ecológicos. *Agrociencia*. Vol. X (2):109-124.

Keane RM & Crawley MJ, 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Ecology & Evolution*. 17(4):164-170.

Lantschner MV, Rusch V & Hayes JP, 2012. Do exotic pine plantations favour the spread of invasive herbivorous mammals in Patagonia? *Austral Ecology*. 38(3):338-345.

Lantschner MV, Rusch V, Peyrou C, 2008. Bird assemblages in pine plantations replacing native ecosystems in NW Patagonia. *Biodiversity Conservation* 17: 969–989.

Levine JM, Adler PB & Yelenik SG, 2004. A Meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecol. Lett* 7: 975-989.

Lonsdale WM, 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invisibility. *Ecology*. 85 (5):1522-1536.

Looockwood JL, Cassey & Blackburn T, 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Elsevier*. 20(5): 223-228.

Lombardi R, Berrini R, Achaval F & Wayson C, 2007. El jabalí en Uruguay. *CentroInterdisciplinario para el Desarrollo*, Montevideo.

Lowe S, Browne M, Boudjelas S & De Poorter M, 2014. 100 de las Especies Exóticas Invasoras más dañinas del mundo. *Global Invasive Species Database*. Pp 11

Mangeaud A & Videla M, 2005. En búsqueda de la independencia perdida: la utilización de Modelos Lineales Generalizados Mixtos en pruebas de preferencias. *Ecología Austral*. 15:199-206.

Mantero C, García C, Rodríguez P, Escudero R, Priore E & Menéndez E, 2007. Potencialidad para la producción de aceites esenciales en especies de *Eucalyptus* cultivadas en Uruguay. *Agrociencia*. Vol XI N°2. Pp 17-23.

Meyerson LA & Mooney HA, 2007. Invasive Alien Species in an Era of Globalization. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 5(4): 199-208.

Miller, K.R. 1996. Conserving Biodiversity in Managed Landscapes. Pp. 425-441 en: Szaro, R.C. y Johnson, D. (eds.) Biodiversity in Managed Landscapes: Theory and Practice. Oxford University Press, New York.

Monge Meza J, 2008. Efectos de mamíferos exóticos en Costa Rica. Revista Biocenosis. Vol. 22 (1-2). Pp 41-50.

Muñoz A & Murúa R, 1989. Efectos de la reforestación con *Pinus radiata* sobre la diversidad y Abundancia de los Micromamíferos en un Agroecosistema de Chile Central. Turrialba. Vol 39 (2).

Myers N. 1996. The biodiversity crisis and the future evolution. The Environmentalist 16, 37-47. Upper Meadow, Old Road, Headington, Oxford, OX3 8SZ, UK.

Núñez, M.A., Relva, M.A., y Simberloff, D. 2008. Enemy release or invasional meltdown? Deer preference for exotic and native trees on Isla Victoria, Argentina. Austral Ecology 33: 317-323.

Ojasti J, 2001a. Especies exóticas invasoras. Estrategia regional de biodiversidad para los países del Trópico Andino. Venezuela.

Ojasti J, 2001b. Estudio sobre el estado actual de las especies exóticas. Biblioteca Digital Andina. Caracas, Venezuela. Pp 220.

Ortiz MS et al., 2005. Entre el desierto verde y el país productivo. El modelo forestal en Uruguay y el Cono Sur. Edición Casa Bertolt Brecht y REDES-Amigos de la Tierra. Montevideo. Pp 120.

Panario D & Gutiérrez O, 2007. La política forestal industrial del Estado Uruguayo. Seminario: Política y Pasteras en el Rio Uruguay: Medio Ambiente, Modelos Productivos y Movimiento Social, 16/11/2007, UNSAM.

Pedersen S, Andreassen HP, Keith DA, Skarpe C, Dickman CR, Gordon IJ, Crowther MS & McArthur C, 2013. Relationship between native small mammals and native and introduced large herbivores. Austral Ecology. 39: 236-243.

Pelliza Sbriller A & Borrelli L, 2008. Observaciones sobre la dieta del jabalí en Neuquén. INTA EEA. Presencia N°52. Pp 3.

Pereira R, 2011. Mamíferos invasores en Uruguay, historia, perspectivas y consecuencias. Tesina de Grado, Facultad de Ciencias.

Pereira-Garbero R, Barreneche JM, Laufer G, Achaval F & Arim M, 2013. Mamíferos invasores en Uruguay, historia, perspectivas y consecuencias. Revista Chilena de Historia Natural. 86: 403-421.

Pérez C, 2013. Modelo forestal en Uruguay: una puja de sentido entre multinacionales- Estado y ambientalistas. X Jornadas de Sociología UBA | 20 años de pensar y repensar la sociología. Nuevos desafíos académicos, científicos y políticos para el siglo XXI. Mesa 73, Ciencias Sociales y Ambiente II: transformaciones del conflicto y la política ambiental en América Latina.

Perrings C, 2011. The economics of biological invasions. Land Use and Water Resources Research 1. 3,1-9

Ramírez-Chávez HE, Ortega-Rincón M, Pérez WA & Marín D, 2011. Historia de las especies de mamíferos exóticos en Colombia. Boletín Científico Centro de Museos. Museo de Historia Natural. 15 (2):139-156.

Scandura M, Lacolina L & Apollonio M, 2011. Genetic diversity in the European wild boar *Sus scrofa*: phylogeography, population structure and wild x domestic hybridization. Mammal Review. 41(2):125-137.

SOHMA: Servicio Uruguayo de Oceanografía, Hidrología y Meteorología de la Armada, 2016. Almanaque 2016. Publicación N°6. Pp 38. www.armada.mil.uy/sohma/web/index.html

Skewes O, Rodriguez R & Jaksic FM, 2007. Ecología trófica del jabalí europeo (*Sus scrofa*) silvestre en Chile. Revista Chilena de Historia Natural. 80: 295-307.

SPF: Sociedad de Productores Forestales del Uruguay, 2017. Superficie afectada a Plantaciones. <http://www.spf.com.uy/uruguay-forestal-plantaciones> Consultada: marzo del 2017

Theoarides KA & Dukes JS, 2007. Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. New Phytologist. 176: 256-273.

UICN, 2017. <http://www.iucnredlist.org/details/41775/0>. Consultado 22 de febrero de 2017, 22hs.

Vilá M, Valladares F, Traveset A, Santamaria L & Castro P, 2008. Invasiones Biológicas. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Ed. Cyan. Madrid, España. Pp 217.

Vignolio OR & Fernández ON, 2006. Dispersión de semillas en heces de liebre (*Lepus europaeus*) en pastizales de la Pampa Deprimida. Comunicación. Revista Argentina de Producción Animal. 26: 31-38.

Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL & Westbrooks R, 1997. Biological Invasion as Global Environmental Change. American Scientist. 84:468-478.

Williamson MH & Fitter A, 1996. The characters of successful invaders. Biological Conservation 78. Pp 163-170.

With KA, 2002. The landscape ecology of invasive spread. Conservat. Biol. 16, 1192-203.

Zeballos H, Medina C, Pino K, Mejío-Ríos A & Pari A, 2012. La liebre europea *Lepus europaeus* (Lagomorpha: Leporidae) una especie invasora en Perú. Rev. Peru. Biol. 19(3): 267- 273.

Zielinski WJ & Krucera TE, 1995. American marten, fisher, lynx, and wolverine: survey methods for their detection. Albany, CA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station, Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-157.

Ziller SR, 2012. Análisis de riesgo para especies exóticas. En: Identificación de prioridades para la gestión nacional de las especies exóticas invasoras. Comité Nacional de Especies Exóticas Invasoras. Eds: Aber A, Ferrari G, Porcile J, Rodriguez E & Zerbino S. UNESCO.

Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA & Smith GM, 2009. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Statistics for Biology and Health. Series Eds.: Gail M *et al.* Springer. Pp 580.

8. Anexos

Anexo 1. En relación al objetivo específico número 1, se detalla la cantidad de registros por ambiente en cada uno de los predios forestales.

Tabla 5. Registros de especies de mamíferos exóticos en los diferentes ambientes de cada establecimiento muestreado. BQP: bosque parque; BQR: bosque ribereño; BQE: bosque de escarpa; BQRoc: bosque asociado a roquedal; P: pradera; H: humedal; F: forestación.

EL MATORRAL								
Especie	N. común	BQP	BQR	BQE	P	H	F	TOTAL
<i>Axis axis</i>	Ciervo axis	50	4	4	6	0	3	67
<i>Sus scrofa</i>	Jabalí	22	0	7	2	1	2	34
<i>Lepus europaeus</i>	Liebre	0	0	0	2	0	1	3
TOTAL		72	4	11	10	1	6	104

LAS LILAS					
Especie	N. común	BQE	P	F	TOTAL
<i>Axis axis</i>	Ciervo axis	1	0	0	1
<i>Lepus europaeus</i>	Liebre	1	8	1	10
<i>Sus scrofa</i>	Jabalí	32	3	1	36
TOTAL		34	11	2	47

LOS ARROYOS							
Especie	N. común	BQP	BQR	BQRoc	P	F	TOTAL
<i>Axis axis</i>	Ciervo axis	15	30	32	15	3	95
<i>Lepus europaeus</i>	Liebre	1	1	0	39	1	42
<i>Sus scrofa</i>	Jabalí	1	5	30	0	24	60
TOTAL		17	36	62	54	28	197

Anexo 2. En relación al objetivo específico número 2, se describen los resultados de regresiones polinómicas y lineales para índice de uso de hábitat, abundancia y riqueza de especies.

Tabla 6. Resultados de regresiones polinómicas para: a. índice de uso de hábitat y abundancia en relación a la distancia a F (m); b. en relación a la distancia a bosques (m).

a.

	Jabalí	Axis	Liebre
IUH	p=0,65122	p=0,41529	p=0,005932
Abundancia	p=0,65	p=0,31737	p=0,094878

b.

IUH	p= 0,69114	p=0,7167	p=0,67021
Abundancia	p=0,73508	p=0,7786	p=0,5422

Tabla 7. Resultados de análisis de varianza, tablas ANOVA para índice de uso de hábitat (reg./30días) y abundancia (ind./30días): a. en relación a la distancia a F (m); b. en relación a la distancia a bosques (m).

		IUH		Abundancia			
a.		Distancia a F	Distancia a F ²	Distancia a F	Distancia a F ²		
	Jabalí	Tipo I	F=0,65 p=0,4260	F=0,22 p=0,6444	Jabalí	Tipo I	F=0,63 p=0,4358
	Tipo III	F=0,22 p=0,6444			Tipo III	F=0,43 p=0,6550	
Axis	Tipo I	F=0,45 p=0,5061	F=1,36 p=0,2535	Axis	Tipo I	F=0,70 p=0,4105	F=1,70 p=0,2037
	Tipo III	F=0,91 p=0,4153			Tipo III	F=1,20 p=0,3174	
Liebre	Tipo I	F=10,30 p=0,0035	F=2,28 p=0,1435	Liebre	Tipo I	F=2,08 p=0,1616	F=3,09 p=0,0906
	Tipo III	F=6,29 p=0,0059			Tipo III	F=2,58 p=0,0949	
b.		IUH		Abundancia			
		Distancia a BQs	Distancia a BQs ²	Distancia a BQs	Distancia a BQs ²		
Jabalí	Tipo I	F=0,57 p=0,4561	F=0,18 p=0,6774	Jabalí	Tipo I	F=0,50 p=0,4867	F=0,13 p=0,7264
	Tipo III	F=0,37 p=0,6911			Tipo III	F=0,31 p=0,7351	
Axis	Tipo I	F=0,57 p=0,4558	F=0,10 p=0,7525	Axis	Tipo I	F=0,45 p=0,5092	F=0,06 p=0,8123
	Tipo III	F=0,34 p=0,7167			Tipo III	F=0,25 p=0,7786	
Liebre	Tipo I	F=0,79 p=0,3815	F=0,02 p=0,8879	Liebre	Tipo I	F=1,25 p=0,2736	F=2,70E-03 p=0,9587
	Tipo III	F=0,41 p=0,6702			Tipo III	F=0,63 p=0,5422	

Tabla 8. Resultados de regresiones polinómicas para riqueza de especies (n°esp./30días): a. en relación a la distancia a F (m); b. en relación a la distancia a bosques (m).

a. Distancia a F	F=0,4545	p= 0,6397
b. Distancia a BQs	F= 1,233	p=0,308

Tabla 9. Resultados de análisis de varianza, tablas ANOVA para riqueza de especies (n°esp./30días): a. en relación a la distancia a F (m); b. en relación a la distancia a bosques (m).

	a.	Distancia a F	Distancia a F ^2	b.	Distancia a BQs	Distancia a BQs ^2
Tipo I	F=0,10 p=0,7487	F=0,80 p=0,3781		Tipo I	F=2,28 p=0,1435	F=0,19 p=0,6657
Tipo III	F=0,45 p=0,6397			Tipo III	F=1,23 p=0,3079	

Anexo 3. Como enfoque complementario al análisis de datos, se muestra la abundancia de individuos (en 30 días) en las estaciones de muestreo en F en relación a su distancia a los bosques naturales más cercanos.

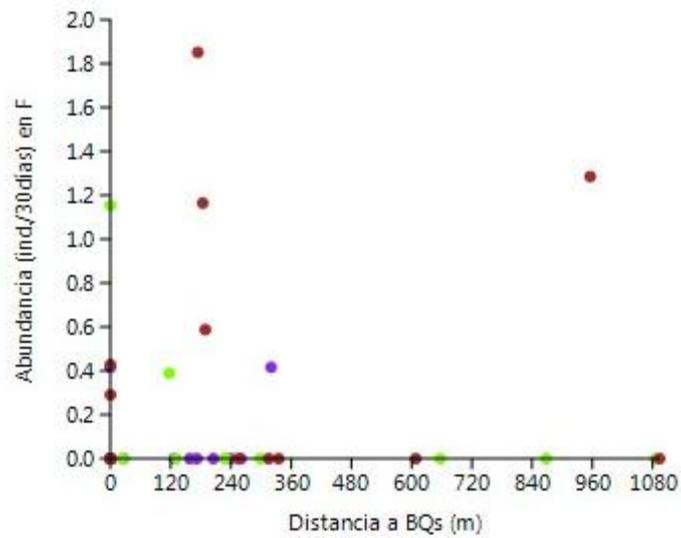


Figura 30. Abundancia en F vs distancia a bosques naturales. Las Lilas: puntos violetas; El Matorral: puntos verdes; Los Arroyos: puntos bordó.