



Alejandro Brazeiro

compilador

Biodiversidad en paisajes
forestados de Uruguay

BIODIVERSIDAD
EN PAISAJES FORESTADOS
DE URUGUAY

bibliotecaplural

Alejandro Brazeiro
compilador

BIODIVERSIDAD
EN PAISAJES FORESTADOS
DE URUGUAY



UNIVERSIDAD
DE LA REPÚBLICA
URUGUAY

La publicación de este libro fue realizada con el apoyo de la Comisión Sectorial de Investigación Científica (csic) de la Universidad de la República.

Los libros publicados en la presente colección han sido evaluados por académicos de reconocida trayectoria en las temáticas respectivas.

La Subcomisión de Apoyo a Publicaciones de la csic, integrada por Luis Bértola, Magdalena Coll, Mónica Lladó, Alejandra López Gómez, Vania Markarian, Sergio Martínez y Aníbal Parodi ha sido la encargada de recomendar los evaluadores para la convocatoria 2020.

© Alejandro Brazeiro, 2019

© Universidad de la República, 2023

Ediciones Universitarias,

Unidad de Comunicación de la Universidad de la República (UCUR)

18 de Julio 1824 (Facultad de Derecho, subsuelo Eduardo Acevedo)

Montevideo, CP 11200, Uruguay

Tels.: (+598) 2408 5714 - (+598) 2408 2906

Telefax: (+598) 2409 7720

Correo electrónico: <ucur@udelar.edu.uy>

<<https://udelar.edu.uy/portal/institucional/comunicacion/ediciones-universitarias/>>

ISBN: 978-9974-0-1993-5

e-ISBN: 978-9974-0-1996-6

CONTENIDO

PRESENTACIÓN DE LA COLECCIÓN BIBLIOTECA PLURAL <i>Rodrigo Arim</i>	9
---	---

PREFACIO.....	11
---------------	----

Sección 1

Introducción a la forestación en Uruguay

CAPÍTULO 1. LA FORESTACIÓN EN URUGUAY: UNA MIRADA PENSANDO EN LA BIODIVERSIDAD <i>Alejandro Brazeiro</i>	17
--	----

Sección 2

Efectos de la forestación sobre la biodiversidad

CAPÍTULO 2. DIVERSIDAD VEGETAL Y PLANTAS PRIORITARIAS PARA LA CONSERVACIÓN EN PAISAJES FORESTADOS <i>Carlos A. Brussa y Patricia Brussa</i>	33
---	----

CAPÍTULO 3. DOSEL <i>VERSUS</i> HOJARASCA: ARANEOFAUNA EN PLANTACIONES DE <i>PINUS TAEDA</i> EN URUGUAY <i>Carolina Jorge, Alvaro Laborda y Miguel Simó</i>	49
---	----

CAPÍTULO 4. RESPUESTA DE UN ENSAMBLE DE ANFIBIOS A LA ACTIVIDAD FORESTAL <i>Raúl Maneyro y Santiago Carreira</i>	67
--	----

CAPÍTULO 5. DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE ENSAMBLES DE AVES EN AMBIENTES NATIVOS Y PLANTACIONES FORESTALES EN EL NORTE DE URUGUAY: IMPLICANCIAS PARA LA CONSERVACIÓN <i>Juan A. Martínez-Lanfranco, Francisco J. Vilella y Darren A. Miller</i>	87
--	----

CAPÍTULO 6. EFECTOS DE LA FORESTACIÓN SOBRE LAS COMUNIDADES DE AVES Y MAMÍFEROS: EVALUACIÓN A MÚLTIPLES ESCALAS <i>Alejandro Brazeiro, Alexandra Cravino, Pablo Fernández, Federico Haretche y María Ruiz</i>	117
---	-----

Sección 3

Manejo y uso sustentable de la biodiversidad en paisajes forestados

CAPÍTULO 7. APICULTURA EN FORESTACIONES DE EUCALIPTOS: UNA OPORTUNIDAD CON MUCHOS PROBLEMAS A RESOLVER <i>Ciro Invernizzi, Belén Branchiccela, Yamandú Mendoza, Loreley Castelli, Natalia Viera, Estela Santos, Sebastián Díaz-Cetti y Karina Antúnez</i>	155
CAPÍTULO 8. EFECTO DEL SOMBREADO DE LOS MONTES FORESTALES SOBRE LA COMUNIDAD DE HORMIGAS CORTADORAS DEL GÉNERO <i>ACROMYRMEX</i> : CONSECUENCIAS PARA EL MANEJO DE PLAGAS <i>Martin Bollazzi, Guillermo Katzenstein y Julian Sabbatini</i>	177
CAPÍTULO 9. MAPA DE VULNERABILIDAD DE LA BIODIVERSIDAD A LA FORESTACIÓN: UNA HERRAMIENTA PARA EL ORDENAMIENTO Y GESTIÓN AMBIENTAL DEL TERRITORIO <i>Alejandro Brazeiro y Federico Haretche</i>	195
LISTA DE AUTORES	205

Presentación de la Colección Biblioteca Plural

Vivimos en una sociedad atravesada por tensiones y conflictos, en un mundo que se encuentra en constante cambio. Pronunciadas desigualdades ponen en duda la noción de progreso, mientras la riqueza se concentra cada vez más en menos manos y la catástrofe climática se desenvuelve cada día frente a nuestros ojos. Pero también nuevas generaciones cuestionan las formas instituidas, se abren nuevos campos de conocimiento y la ciencia y la cultura se enfrentan a sus propios dilemas.

La pluralidad de abordajes, visiones y respuestas constituye una virtud para potenciar la creación y uso socialmente valioso del conocimiento. Es por ello que hace más de una década surge la colección Biblioteca Plural.

Año tras año investigadores e investigadoras de nuestra casa de estudios trabajan en cada área de conocimiento. Para hacerlo utilizan su creatividad, disciplina y capacidad de innovación, algunos de los elementos sustantivos para las transformaciones más profundas. La difusión de los resultados de esas actividades es también parte del mandato de una institución como la nuestra: democratizar el conocimiento.

Las universidades públicas latinoamericanas tenemos una gran responsabilidad en este sentido, en tanto de nuestras instituciones emana la mayor parte del conocimiento que se produce en la región. El caso de la Universidad de la República es emblemático: aquí se genera el ochenta por ciento de la producción nacional de conocimiento científico. Esta tarea, realizada con un profundo compromiso con la sociedad de la que se es parte, es uno de los valores fundamentales de la universidad latinoamericana.

Esta colección busca condensar el trabajo riguroso de nuestros investigadores e investigadoras. Un trabajo sostenido por el esfuerzo continuo de la sociedad uruguaya, enmarcado en las funciones que ella encarga a la Universidad de la República a través de su Ley Orgánica.

De eso se trata Biblioteca Plural: investigación de calidad, generada en la universidad pública, encomendada por la ciudadanía y puesta a su disposición.

Rodrigo Arim

Rector de la Universidad de la República

Prefacio

El sector forestal ha estado en el foco de un intenso debate a nivel mundial, en el contexto de la sustentabilidad. ¿Las plantaciones forestales son *desiertos verdes*, es decir, ambientes totalmente inhabitados por plantas y animales silvestres, o constituyen hábitats valiosos dentro del paisaje para la biodiversidad? Hoy sabemos que no son «desiertos verdes», pero tampoco son comparables a los ecosistemas nativos reemplazados como hábitat para la fauna y flora. Se ha visto en otras regiones del mundo que los efectos de la forestación pueden ser muy variados, desde muy altos a casi nulos, dependiendo de los componentes y aspectos de la biodiversidad considerados, de las características ecológicas de los paisajes afectados y de las prácticas de manejo forestal.

La forestación (o silvicultura) ha crecido fuertemente durante los últimos 25 años en Uruguay, convirtiéndose en la actualidad en una de las principales actividades económicas del país. Considerando que quedan aproximadamente 2,5 millones de hectáreas disponibles de tierras de prioridad forestal no plantadas y la creciente demanda de materia prima para abastecer a las plantas locales de pulpa de celulosa, la expansión territorial de las plantaciones forestales es un escenario muy probable para las próximas décadas. Dado que implica la afectación de ecosistemas naturales (principalmente pastizales) en una gran superficie del país, el desarrollo forestal impone un desafío ambiental de gran relevancia para el Estado y para las empresas forestales, la búsqueda de modos sustentables de producir.

En el debate nacional sobre la sustentabilidad del sector forestal ha dominado la confrontación subjetiva de ideas y preconceptos, con escasa ponderación de fundamentos científicos, en parte debido a la falta de investigación nacional. Por lo tanto, le cabe una gran responsabilidad al sector académico nacional, aportar información científica que pueda alimentar un debate más objetivo y productivo.

El interés y preocupación por estos temas, llevó a que muchos de los investigadores que contribuyen en este libro, presentaran sus resultados, experiencias e ideas, en el simposio «Biodiversidad en paisajes forestados de Uruguay», en el marco del V Congreso Uruguayo de Zoología (Montevideo, 2018). La mayor parte de los trabajos presentados en este simposio, se convirtieron en capítulos de este libro. Nuevos autores, con mucha experiencia de investigación en temas de biodiversidad en establecimientos forestales, se sumaron luego al libro, con aportes valiosos sobre plantas y control de hormigas en paisajes forestados.

El objetivo del presente libro es contribuir a la discusión nacional respecto a los efectos de la forestación sobre la diversidad de Uruguay. Se hace foco en los efectos mediados por la sustitución de ecosistemas naturales (principalmente pastizales), por plantaciones forestales. Los efectos inducidos por otras actividades forestales (e.g., aplicación de agroquímicos, transporte, etc.) o efectos indirectos mediados por cambios edáficos o hidrológicos, no son foco de este trabajo.

El libro está estructurado en tres secciones. En la primera, a modo de introducción general, se presenta una caracterización general de la forestación en Uruguay, haciendo foco en dos aspectos muy ligados a la conservación y gestión sustentable de la biodiversidad en predios forestales, la superficie forestada y el manejo forestal sustentable. En la segunda sección, se presentan cinco capítulos enfocados en la pregunta: ¿Qué implica para la fauna (arañas, anfibios, aves y mamíferos) y la flora (en particular plantas prioritarias), la sustitución de pastizales por plantaciones forestales, en términos de riqueza, composición y abundancia de especies? En la última sección, se presentan tres capítulos enfocados en distintos aspectos de la gestión de la biodiversidad, el control sustentable de hormigas, la producción apícola y la planificación territorial de la forestación para reducir la interacción con áreas vulnerables de biodiversidad.

SECCIÓN I

Introducción
a la forestación en Uruguay





La forestación en Uruguay: una mirada pensando en la biodiversidad¹

ALEJANDRO BRAZEIRO

Introducción

La forestación, o silvicultura, ha crecido con fuerza durante los últimos 25 años en Uruguay, debido al reciente impulso de la producción de celulosa por empresas transnacionales (Gautreau 2014). En la actualidad, el sector forestal se ha convertido en una de las principales actividades económicas del país, y llegó a ocupar en 2018 el primer lugar dentro de los productos exportados (Uruguay XXI, 2019). El sector forestal representa en la actualidad el 3,6% del producto bruto interno (PIB) (Sociedad de Productores Forestales del Uruguay [SPF], 2020). Las exportaciones del complejo forestal (madera, celulosa y papel) representaron en 2018 el 24% del total de las exportaciones de bienes del país, principalmente como celulosa (77%), y en segundo lugar como madera (22%) y papel (2%) (Uruguay XXI, 2019).

Hay dos fábricas de pasta de celulosa de alta capacidad productiva (entre 1,1 y 1,3 millones de toneladas por año cada una) operando en el país, una en el oeste (UPM) y otra en el sur (Montes del Plata). En 2019, la empresa UPM confirmó la construcción en Uruguay de su segunda planta de celulosa, que tendrá una capacidad de producción de 2,1 millones de toneladas anuales (similar a la suma de las dos plantas ya instaladas), cuyo inicio de operaciones está previsto para la segunda mitad de 2022 (Uruguay XXI, 2019). En este contexto, y considerando que quedan aproximadamente 2,5 millones de hectáreas de tierras de prioridad forestal disponibles (Uruguay, 2006), la expansión territorial de las plantaciones forestales es un escenario muy probable para las próximas décadas (Brazeiro, Achkar, Toranza y Bartesaghi, 2020).

El desarrollo forestal, en tanto implica la sustitución de ecosistemas naturales en una gran superficie del país, genera un desafío ambiental de gran

1 *Cita recomendada:* Brazeiro, A. (2023). La forestación en Uruguay: una mirada pensando en la biodiversidad. En: A. Brazeiro (Ed.), *Biodiversidad en paisajes forestados de Uruguay* (pp. 17-27). Montevideo: Universidad de la República.

relevancia para el Estado y para las empresas forestales, la búsqueda de modos sustentables de producir. De hecho, este gran objetivo nacional ha sido contemplado en diferentes herramientas nacionales de gestión, como el Plan Ambiental Nacional (2018), la Estrategia Nacional de Biodiversidad (MNOT-MA, 2016) y Plan Estratégico Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (PENCTI) (Gabinete Nacional de la Innovación, 2010).

A modo de introducción general a la temática abordada en el libro (i.e., interacción forestación-biodiversidad), en este capítulo se presenta una caracterización general de la forestación en Uruguay, con foco en dos aspectos muy ligados a la conservación y gestión sustentable de la biodiversidad en predios forestales, la superficie forestada y el manejo forestal sustentable.

Forestación en Uruguay: una breve cronología

Según Villegas Suárez (1942), en 1842 fueron introducidas al país las primeras semillas de *Pinus rigida* (pinotea de Carolina del Norte), y las primeras plantaciones se llevaron a cabo en quintas y chacras de Montevideo como La Sierra de Tomás Tomkinson. También era conocido en esa época el pino piñonero, que en 1860-1863 ya se plantaba en quintas de la capital, como las de Pedro F. Berro en la cercanía de los arroyos Manga y Miguelete. Más adelante, Buschental comenzó las plantaciones de varias especies de pinos (*Pinus longuifolia*, *P. palustris*, *P. halepensis*, *P. strobus*, etc.) en el Prado (Villegas Suárez, 1942). En 1890 comenzaron las primeras plantaciones masivas de pinos marítimos (*P. pinaster*) para la fijación de dunas en Maldonado, dirigidas por Enrique G. Burnett, que luego se expandieron por otros departamentos costeros (Villegas Suárez, 1942). A mediados del siglo xx, en la década del sesenta, el Ing. Agr. José Krall (Escuela de Agronomía de Cerro Largo) introdujo varias especies de muy variados orígenes para ensayos, a partir de los cuales *P. radiata*, *P. taeda* y *P. elliottii* surgieron como muy buenas opciones para la producción forestal en el país (Barbat y Martínez, 1981).

Las primeras semillas de eucaliptos introducidas al país provinieron del Cabo de Buena Esperanza y de su siembra se obtuvieron las primeras plántulas en almácigos en 1853 (Brussa, 1994). De inmediato comenzaron las primeras plantaciones, Tomkinson en su establecimiento La Selva en el Paso de la Arena; Margal en su vivero de la calle Burgues; Faucon en la quinta de Gabriel Pereira y, tres años más tarde, Doroteo García en Toledo (Brussa, 1994).

La especie más destacada al inicio fue *Eucalyptus globulus* que, por su rápido crecimiento, resistencia a plagas y enfermedades, rusticidad y, tal vez, producción de semillas, se hizo muy popular como árbol de abrigo, sombra y ornamental tanto en áreas urbanas como rurales (Brussa, 1994). Al finalizar

el siglo XIX ya existían rodales de esta especie en todos los departamentos del país. Entre 1920 y 1930 el cultivo de eucaliptos colorados, *E. camaldulensis* y *E. tereticornis* sobre todo, pasó a ser el de mayor extensión, principalmente para la creación de cortinas y montes de abrigo (Helguera y Lombardo, 1953). Luego se difundió una gran variedad de especies (Brussa, 1994), entre las que se destaca a mediados del siglo XX la difusión de *E. grandis* y *E. saligna*, y hacia los ochenta los ensayos con *E. dunii* (Porcile, 2007).

Según las estadísticas de la época, en 1950 existían en el país 143.115 ha de plantaciones forestales, sobre todo en arenales costeros y bosques de abrigo o cortinas (Porcile 2007). Esta cifra aparentemente no varió mucho hasta 1990 (Figura 1). Pero entre los años sesenta y ochenta se produjeron cambios políticos y legales en el país que derivaron en una fuerte promoción a la forestación industrial. La Comisión (interministerial) de Inversiones y Desarrollo Económico (CIDE), promovió un estudio cartográfico de suelos a escala nacional, que culminó en la elaboración de un mapa de tierras de prioridad forestal en 1960. Con este antecedente, se aprobó en 1968 la primera Ley Forestal (n.º 15.939), que introdujo elementos fundamentales para promover la actividad forestal en Uruguay; en particular los incentivos fiscales a plantaciones que se realicen en suelos de prioridad forestal. En 1987 se promulgó la segunda Ley Forestal, que introdujo ciertos ajustes (e.g., subsidios, nuevas exoneraciones, créditos) que profundizaron el estímulo al sector. Esto generó un crecimiento explosivo a partir de los noventa, llegando hoy en día a superar el millón de hectáreas plantadas (Figura 1).

En 2007, la empresa UPM instaló la primera planta de pulpa de celulosa en el litoral oeste (Fray Bentos) y siete años después la empresa Montes del Plata instaló una segunda planta en Punta Pereira, Colonia. En 2019, UPM confirmó la construcción de su segunda planta de celulosa en el centro del país (Durazno), en la actualidad en construcción, y que comenzaría a operar hacia fines de 2022 (Uruguay XXI, 2019).

En función de las metas productivas planteadas por el gobierno para 2030, la tendencia observada durante los últimos treinta años, y la demanda interna de materia prima para abastecer a las plantas de pulpa de celulosa, se ha proyectado que la superficie forestal en 2030 podría llegar a los dos millones de hectáreas (Brazeiro *et al.*, 2020) (Figura 1).

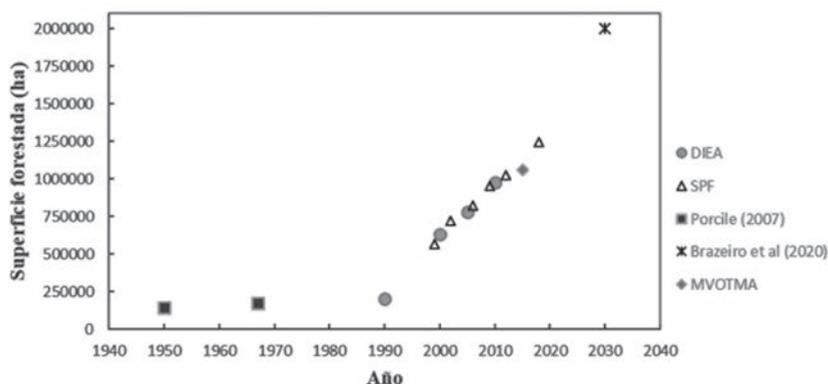


Figura 1. Evolución de la superficie forestada con especies exóticas en Uruguay desde la década del cincuenta hasta 2018, y proyección futura a 2030.

Fuente: elaboración propia a partir de las fuentes de información indicadas.

La forestación comercial en la actualidad: distribución de las plantaciones

Existen dos grandes tipos de modelos forestales en la actualidad, uno orientado a la producción de pulpa de celulosa, con base en la plantación de *Eucalyptus globulus*, *E. grandis* o *E. dunnii*, y otro orientado a la producción de madera para aserrío, a partir de *Pinus taeda*, *P. elliotii* o *E. grandis*. En el primer caso, el ciclo forestal es corto (10 a 12 años), y en el segundo es más largo (18 a 24 años).

La cadena forestal, sin importar su destino de transformación industrial a nivel local (pulpa celulosa o madera para aserrío), involucra cinco fases:

1. Viveros: producción de plántines y mejoramiento genético
2. Silvicultura: laboreos, plantaciones, manejo forestal (podas, raleos, etcétera)
3. Cosecha: corta y acopio de madera en campo
4. Carga y transporte: hacia industrias por vía terrestre o fluvial
5. Transformación industrial: en planta de celulosa u aserraderos y contrachapados (Uruguay XXI, 2019).

Si bien la interacción de la actividad forestal con la biodiversidad se da en las diferentes fases de la cadena productiva, es durante la etapa 2 (silvicultura) cuando los potenciales efectos tendrían un mayor alcance territorial y temporal, debido a los cambios ecológicos generados por las plantaciones forestales.

La Dirección General Forestal (DGF) del Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca (MGAP), elaboró recientemente una cartografía (escala 1:50.000) de las plantaciones forestales, o bosques plantados, correspondiente

al período diciembre 2017-enero 2018, a partir de la clasificación de imágenes satelitales (Sentinel, resolución 10m) (DGF, 2019). En el ámbito nacional, en 2018 se detectaron 1.034.714 ha forestadas (incluyendo 34.522 ha cosechadas a finales de 2017). Esto representa un 5,7% del territorio nacional, lo que supera la superficie de bosque nativo (4,8%) identificada en 2016/2017 con la misma metodología (DGF, 2019).

La mayor parte de la forestación se distribuye hoy en día en tres grandes núcleos, asociados a tres ecorregiones del país, la cuenca sedimentaria del oeste (núcleo oeste), la cuenca sedimentaria gondwánica (núcleo noreste) y sierras del este (núcleo este) (Figura 2). En estas ecorregiones, la superficie forestada se encuentra entre 184.000 y 270.000ha, que representan entre 8 y 9% de la superficie total de cada ecorregión (Figura 2). En las demás ecorregiones, la superficie plantada es baja (1-2% (Figura 2). Los núcleos del oeste y del noreste presentan una considerable concentración espacial, sobre la margen este de la ecorregión en el primer caso, y sobre el extremo noroeste en el segundo caso. Esto contrasta con la ecorregión sierras del Este, con un patrón de distribución más disperso de los rodales forestales (Figura 2).

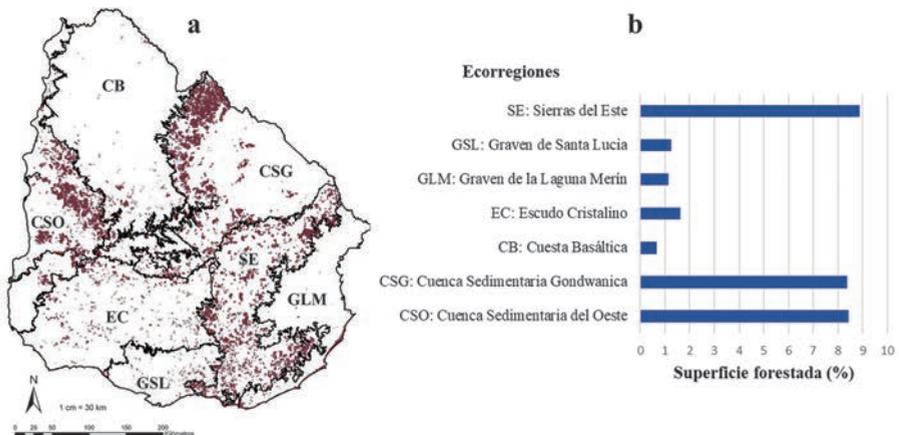


Figura 2. Superficie forestal por ecorregión. a) Cartografía forestal (DGF 2019) y ecorregiones de Uruguay; b) Superficie forestada por ecorregión, expresada como porcentaje del área total de la ecorregión. Los códigos de las ecorregiones (Brazeiro, 2015) se indican en la parte b.

Fuente: elaboración propia.

La gestión ambiental en Uruguay se basa fuertemente en el concepto de cuenca hidrográfica como unidad ambiental de manejo. Los consejos (regionales) y los comités de cuenca, centrados en la gestión de los recursos hídricos, constituyen un claro ejemplo de la relevancia del manejo ambiental por cuenca en el país. La evaluación ambiental de la actividad forestal, a cargo

de la Dirección Nacional de Calidad y Evaluación Ambiental (DINACEA), también se hace por cuencas.

En 2018, en 45 (96%) de las 47 subcuencas (nivel 2 de clasificación) existen plantaciones forestales y en casi 75% de las subcuencas hay una implantación forestal mayor al 1%. La mayoría de las subcuencas mantienen bajos porcentajes de forestación, el 75% de las subcuencas tiene una implantación menor a 5,2%, y solo 5 subcuencas superan el 10% de forestación (Figura 3). La subcuenca número 31, ubicada en el norte del departamento de Rivera, presenta el mayor porcentaje de implantación, con un 19% (Figura 3).

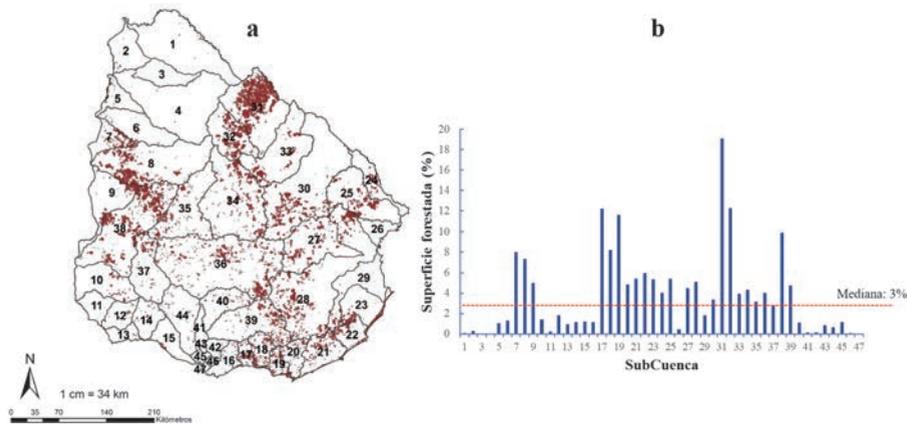


Figura 3. Superficie forestal por subcuenca. a) Cartografía forestal (DFG 2019) y subcuencas (nivel 2) de Uruguay (OAN, 2020). b) Superficie forestada por subcuenca, expresada como porcentaje del área total de la subcuenca.

Fuente: elaboración propia.

La búsqueda de la sustentabilidad en el sector forestal

La búsqueda de la sustentabilidad ambiental del sector forestal en Uruguay es impulsada desde cuatro vertientes principales: 1) la regulación y control ambiental por parte del Estado; 2) la responsabilidad social e imagen asociada de las empresas forestales; 3) el acceso a mejores mercados y 4) la certificación forestal.

La regulación y el control estatal de los aspectos ambientales de las plantaciones forestales están principalmente en manos del Ministerio de Ambiente (MA; escindido del ex MVOTMA) a través de la Dinacea, que fija una serie de normas (e.g., Decreto n.º 349/005 que reglamenta la evaluación de impacto ambiental y autorización previa para plantaciones mayores de

100ha) y pautas ambientales, y controla su cumplimiento. Por otra parte, las plantaciones deben cumplir con las especificaciones técnicas cuya aprobación corresponde a la DGF del MGAP como, por ejemplo, distancias mínimas (20m) de las plantaciones al bosque nativo (Decreto n.º 188/02).

Por otra parte, gracias a la creciente preocupación social por la problemática ambiental global, muchas empresas forestales se han ido orientando hacia el concepto de *manejo forestal responsable* (MFR), que es aquel que garantiza que la producción forestal mantiene la biodiversidad, los procesos ecológicos y la producción de servicios ecosistémicos de los ecosistemas (Forest Stewardship Council [FSC], 2012). La relevancia del MFR ha ido creciendo de la mano de los procesos de certificación forestal, necesarios para definir con claridad e independencia cuales son los estándares que se deben cumplir para lograr un certificado de MFR. A su vez, también ante la creciente preocupación social por los problemas ambientales, y aprovechando los avances de la certificación, ciertos mercados se han sumado a la exigencia del cumplimiento de estándares de sustentabilidad, para permitir el ingreso a productos forestales, como la celulosa.

Dentro de los mecanismos de certificación forestal, los sistemas desarrollados por el FSC y el Programme for the Endorsement of Forest Certification (PEFC), han sido los más adoptados por las empresas que operan en Uruguay. Tanto FSC como PEFC son organizaciones no gubernamentales independientes, sin fines de lucro, que buscan promover el manejo forestal responsable en el mundo y cuya misión es «promover un manejo ambientalmente apropiado, socialmente beneficioso y económicamente viable de los bosques de todo el mundo» (FSC, 2012). En líneas generales, la certificación forestal avala que la producción de madera y recolección de productos no maderables en el área bajo certificación (unidad de manejo) se esté haciendo de forma que garantice la conservación de la biodiversidad, la productividad y los procesos ecológicos de los ecosistemas involucrados, así como los beneficios para las comunidades locales y la sociedad en su conjunto, además de ser rentable económicamente (FSC, 2012). En cuanto a la protección ambiental, brinda un certificado en el caso de que las empresas estén dedicando parte de sus unidades de manejo a la conservación de la biodiversidad. Esta certificación tiene en cuenta si están conservando las especies raras y amenazadas, y sus hábitats, a través de zonas de conservación, áreas de protección, y de conectividad y/u otras medidas directas para su supervivencia y viabilidad (FSC, 2012). Asimismo, también se certifica si la empresa identificó y protegió áreas de muestra representativas de los ecosistemas nativos o su restauración (FSC, 2012). La certificación ambiental de las unidades de manejo de las empresas forestales les da la posibilidad de acceder a diversos mercados internacionales de venta de sus productos forestales.

En Uruguay las empresas forestales iniciaron sus procesos de certificación a partir del año 2000, motivados por el aumento considerable de la

cosecha de madera (Figura 1), y en la actualidad, el 90% de las plantaciones cuentan con certificación (SPF, 2020).

Forestar y conservar la biodiversidad: desafíos y oportunidades

En los países en desarrollo de la región, las presiones globales y nacionales convergen para promover la expansión forestal, al tiempo que ponen en peligro su biodiversidad (Gautreau, 2014). Las crecientes demandas de alimentos y bienes aumentan el precio internacional de los productos básicos, mientras que, en el ámbito nacional, los gobiernos buscan un mayor crecimiento económico para responder a las demandas sociales básicas. El dilema es cómo conservar la biodiversidad en paisajes productivos, en un contexto de expansión forestal. Este es uno de los principales desafíos para la conservación de la biodiversidad de Uruguay, y en particular para aquella ligada a los ecosistemas de pastizal (Brazeiro *et al.*, 2020).

Casi un 6% del territorio ha sido forestado, lo que implica la sustitución de ecosistemas naturales o seminaturales, sobre todo pastizales, por plantaciones forestales. Inevitablemente, como cualquier cambio de uso del suelo, este proceso afectará en algún grado a la biodiversidad. La cuestión es, cómo varía el grado de afectación entre los diferentes componentes (e.g., diferentes grupos de plantas y animales) y aspectos de la biodiversidad (e.g., riqueza de especies, diversidad funcional), y como se pueden gestionar estas afectaciones para que no lleguen a convertirse en impactos. En este contexto, existe un amplio margen para la investigación científica, para que pueda contribuir en la evaluación de los efectos de la forestación sobre la biodiversidad, identificar aquellos componentes o aspectos más sensibles, y buscar mecanismos y estrategias para evitarlos, reducirlos o mitigarlos.

Varios aspectos del sector forestal configuran en la actualidad un entorno propicio para la cooperación con el sector científico, con miras a promover la compatibilización de las prácticas productivas con la conservación de la biodiversidad. Por un lado, es clara la predisposición del sector a trabajar en el marco del MFR bajo procesos de certificación (e.g., FSC, PEFC), lo que se ve fortalecido por el mejor acceso a los mercados. Esto implica que las empresas deben trabajar en la evaluación y monitoreo de los posibles impactos, así como en la gestión de áreas naturales con objetivos de conservación. En Uruguay, debido a la restricción legal de talar el bosque nativo, y a la existencia de pautas sobre el tamaño máximo de rodal y las distancias mínimas a los bosques y curso de agua, en los establecimientos forestales suele persistir un 30% a 40% de áreas naturales sin forestar. En comparación con otros sectores

del agro, el ciclo de producción forestal es largo, lo que permite desarrollar una perspectiva de mediano y largo plazo del manejo forestal, imprescindible para pensar en sustentabilidad.

Agradecimientos

A Alejandra Bentancour por su valiosa ayuda en la elaboración de los mapas de distribución de las plantaciones forestales en Uruguay. A Carlos Brussa por la revisión crítica del presente capítulo y especialmente por el aporte de valiosos antecedentes bibliográficos sobre la historia de los géneros *Eucalyptus* y *Pinus* en Uruguay.

Bibliografía

- BARBAT, J. P., y MARTÍNEZ, C. F. (1981). *Estudio sistemático de especies del género Pinus existentes en: Estación Experimental Bañados de Medina, Parque OSE, Parque de Vacaciones de UTE y Parque de Montevideo. Su dispersión natural y comportamiento* (Tesis Facultad de Agronomía, Universidad de la República).
- BRAZEIRO A (Coord.) (2015). *Eco-regiones de Uruguay: biodiversidad, presiones y conservación*. Montevideo: Facultad de Ciencias, Universidad de la República-CIEDUR-Vida Silvestre Uruguay-Sociedad Zoológica de Uruguay. Recuperado de <http://vidasilvestre.org.uy/wp-content/uploads/2012/05/Ecorregiones.pdf>
- BRAZEIRO, A., ACHKAR, M., TORANZA, C., y BARTESAGHI, L. (2020). Agricultural expansion in Uruguayan grasslands and priority areas for vertebrate and woody plant conservation. *Ecology and Society*, 25(1), 15. <https://doi.org/10.5751/ES-11360-250115>
- BRUSSA, C. (1994). *Eucalyptus. Especies de cultivo más frecuente en Uruguay y regiones de clima templado*. Montevideo: Editorial Agropecuaria Hemisferio Sur.
- DIRECCIÓN GENERAL FORESTAL (DGF) (2019). *Cartografía de bosque plantado* [en línea] Recuperado de <https://catalogodatos.gub.uy/dataset/mgap-bosques-forestacion-medio-ambiente/resource/of550605-4147-4d94-8b4b-37a6da5e966>
- FOREST STEWARDSHIP COUNCIL (FSC) (2012). *Principios y Criterios del FSC (P&C) para el Manejo Forestal Responsable* (FSC-STD-01-001 V5-2) [en línea] FSC. Recuperado de <https://fsc.org/es/document-centre/documents/resource/392>
- GABINETE NACIONAL DE LA INNOVACIÓN (2019). *Plan Estratégico Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (PENCTI)*. Montevideo: Gabinete Nacional de la Innovación. Recuperado de <https://www.anii.org.uy/institucional/documentos-de-interes/23/plan-estrategico-nacional-de-ciencia-tecnologia-e-innovacion-pencti/>
- GAUTREAU, P. (2014). *Forestación, territorio y ambiente. 25 años de silvicultura transnacional en Uruguay, Brasil y Argentina*. Montevideo: Ediciones Trilce. Recuperado de <https://halshs.archives-ouvertes.fr/halshs-00991867/file/Forestacion%2C%20territorio%20y%20ambiente.%20Gautreau%202014%20%281%29.pdf>
- HELGUERA, G., y LOMBARDO, A. (1953). Los eucaliptos en el primer centenario de su introducción en el Uruguay. En: Banco de Seguros del Estado, *Almanaque del Banco de Seguros* (pp. 172-210). Montevideo: Impresora Uruguaya.
- MINISTERIO DE VIVIENDA, ORDENAMIENTO TERRITORIAL Y MEDIO AMBIENTE (MVOTMA) (2016). *Estrategia nacional para la conservación y uso sostenible de la diversidad biológica del Uruguay*. Montevideo: MVOTMA. Recuperado de <https://www.gub.uy/ministerio-ambiente/comunicacion/publicaciones/documento-estrategia-nacional-biodiversidad-2016-2020>
- (2018). *Plan Ambiental Nacional para el desarrollo sostenible* [en línea] Recuperado de <http://www.mvotma.gub.uy/planambiental>
- OBSERVATORIO AMBIENTAL NACIONAL (OAN) (2020). *Cartografía de cuencas nivel 3 de clasificación*. Recuperado de <https://www.ambiente.gub.uy/oan/listado-de-capas/>
- PORCILE, J. F. (2007). *Crónicas del desarrollo forestal del Uruguay*. Montevideo: Fin de Siglo.
- SOCIEDAD DE PRODUCTORES FORESTALES DEL URUGUAY (SPF) (2020). *Uruguay forestal. Principales cifras el sector* [en línea]. Recuperado de <https://www.spf.com.uy/#uruguay-forestal>

- URUGUAY (1968). Ley n.º 15.939: Ley Forestal. Fondo forestal. Recursos Naturales. En: *Registro Nacional de Leyes y Decretos* (Tomo 2, Semestre 2, p. 1216). Montevideo: IMPO. Recuperado de <https://www.impo.com.uy/bases/leyes/15939-1987>
- URUGUAY (2002). Decreto n.º 188/002: Plan de Protección contra Incendios Forestales. Protección de Bosques. En: *Registro Nacional de Leyes y Decretos* (Tomo 1, Semestre 1, p. 837). Montevideo: IMPO. Recuperado de <https://www.impo.com.uy/bases/decretos/188-2002/1>
- (2005). Decreto n.º 349/005: Reglamento de Evaluación de Impacto Ambiental y Autorizaciones Ambientales. En: *Registro Nacional de Leyes y Decretos* (Tomo 1, Semestre 2, p. 700). Montevideo: IMPO. Recuperado de <https://www.impo.com.uy/bases/decretos/349-2005>
- (2006). Decreto n.º 191/006: Forestación. Recursos Naturales Renovables. En: *Registro Nacional de Leyes y Decretos* (Tomo 1, Semestre 1, p. 1160). Montevideo: IMPO. Recuperado de <https://www.impo.com.uy/bases/decretos/191-2006/1>
- URUGUAY XXI (2019). *Oportunidades de inversión. Sector Forestal* [en línea]. Uruguay XXI. Recuperado de <https://www.uruguayxxi.gub.uy/es/quiero-invertir/sectores/forestal-madera-1/#title>
- VILLEGAS SUÁREZ, E. (1942). *Pinos y pinares del Uruguay*. Montevideo: Comisión Nacional de Fomento del Árbol. Recuperado de: <https://autores.uy/obra/11321>

SECCIÓN 2

Efectos de la forestación sobre la biodiversidad





Diversidad vegetal y plantas prioritarias para la conservación en paisajes forestados²

CARLOS A. BRUSSA Y PATRICIA BRUSSA

Introducción

La producción forestal en Uruguay ha tenido sustanciales cambios desde comienzos de este siglo como resultado de políticas nacionales, así como de exigencias de los mercados internacionales y de los procesos de certificación forestal, que avalan que la producción obtenida cumple con un conjunto de normas y criterios que aseguran la sustentabilidad ambiental, social y económica (Dirección Nacional de Medio Ambiente [Dinama], 2009; Forest Stewardship Council [FSC], 2012, 2018; MvOTMA, 2016, Capítulo 1).

El modelo forestal tradicional que empleaba eucaliptos, pinos y salicáceas (álamos y sauces) atendiendo al incremento de humedad del suelo, en ese orden, ha variado en forma sustancial en la ocupación de tierras. En la actualidad se basa en la plantación de Eucaliptos en suelos bien drenados, principalmente *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden, *Eucalyptus dunnii* Maiden, *Eucalyptus globulus* Labill., *Eucalyptus maidenii* F. Muell., así como otras especies e híbridos clonados. En menor medida se plantan pinos (*Pinus taeda* L. y *Pinus elliottii* Engelm) en zonas continentales y *Pinus pinaster* Aiton en arenas costeras marítimas.

A fines de la década del noventa, comienza a establecerse el concepto de área de alto valor de conservación (AAVC) en el Forest Stewardship Council (FSC) como uno de los requisitos que las empresas forestales deberían cumplir para obtener la certificación y acceder a mercados ubicados en los principales centros mundiales de consumo (Canzani y Martínez 2013). En 2013 el 24,3% de la superficie certificada total por empresas forestales

2 Cita recomendada: Brussa, C. A., y Brussa, P. (2023). Diversidad vegetal y plantas prioritarias para la conservación en paisajes forestados. En: A. Brazeiro (Ed.), *Biodiversidad en paisajes forestados de Uruguay* (pp. 33-48). Montevideo: Universidad de la República.

en Uruguay fue declarada área protegida en sus diversas formas (Canzani y Martínez, 2013).

Como resultado de los estudios ambientales requeridos por las empresas forestales en el marco de los procesos de certificación del FSC y de la elaboración de proyectos para la solicitud de autorizaciones ambientales previas (AAP) que se presentan a la Dinama (actual Dinasea), se generó una importante cantidad de datos y registros de herbarios que contribuyeron al mayor conocimiento de las especies de la flora uruguaya. Estos fueron insumo para la elaboración de la lista de plantas vasculares prioritarias para la conservación elaborada por Eduardo Marchesi, Carlos Brussa, Lliana Delfino, Manuel García y Federico Haretche (Marchesi *et al.*, 2013).

La lista de especies de plantas vasculares prioritarias para la conservación en Uruguay (Marchesi *et al.*, 2013) comprende 688 taxones, que fueron seleccionados considerando cuatro criterios que se detallan a continuación.

- *Criterio 1:* Especies endémicas de Uruguay y especies endémicas en la región Uruguayense (sur de Rio Grande do Sul en Brasil y parte este de Entre Ríos en la República Argentina).
- *Criterio 2:* Especies raras que se han colectado en Uruguay pocas veces, sin que se hayan registrado poblaciones.
- *Criterio 3:* Especies con distribución restringida en Uruguay.
- *Criterio 4:* Especies que han sufrido una disminución apreciable en su tamaño poblacional, por acciones humanas (urbanización, cosecha, agricultura, forestación, represas, alteraciones de la costa, etc.).

Las especies que cumplieron con alguno de los criterios 2, 3 o 4 fueron listadas como amenazadas.

El mapa de distribución de la riqueza de especies de plantas vasculares amenazadas (Figura 1, Marchesi *et al.*, 2013) refleja en parte los aportes de las colectas en predios forestales desde 1995 hasta la fecha de la publicación. Se destacan principalmente dos regiones con alta riqueza, coincidentes con las zonas del país en que comenzó el desarrollo forestal a mayor escala (Rivera y Río Negro). En dichos departamentos se iniciaron los primeros relevamientos de campo en predios forestales a solicitud de las empresas, generándose una importante cantidad de nuevos datos que hoy se continúa acrecentando.

Los trabajos de relevamiento hechos en paisajes forestados durante la última década, tanto para las certificaciones como para las autorizaciones ambientales previas y recientemente atendiendo a los planes de gestión ambiental forestal que se presentan a la Dinama, han generado nueva información sobre las especies prioritarias, lo que amerita una reevaluación y actualización de las especies que integran la lista.

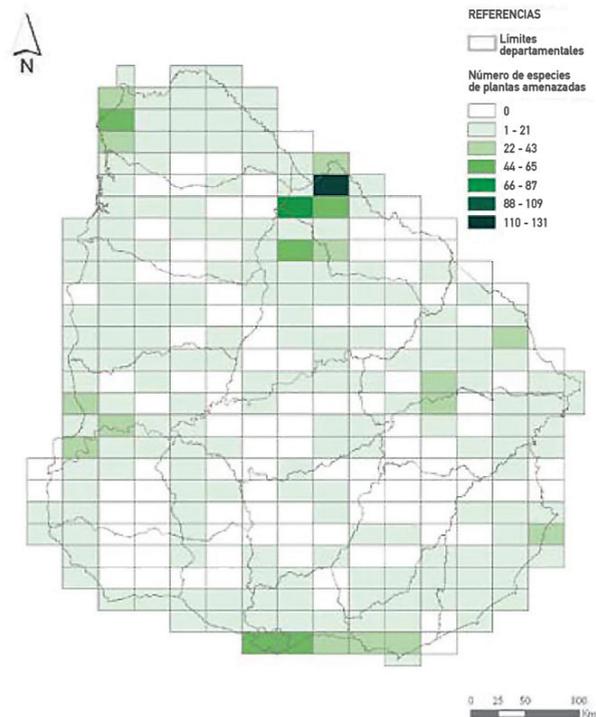


Figura 1. Riqueza registrada de especies de plantas vasculares amenazadas de Uruguay por carta topográfica.

Fuente: Marchesi *et al.* (2013).

En este sentido, en este trabajo se abordaron cuatro objetivos: 1) reagrupar el número de especies prioritarias de acuerdo al tipo de ambiente en que se localizan; 2) hacer un análisis de riesgo de pérdida potencial de especies prioritarias por transformación de ambientes debido a la ocupación directa de tierras por cultivos forestales; 3) proponer el cambio de criterio para las especies de las que se registraron poblaciones y se encontraban en el criterio 2, y 4) proponer la incorporación de nuevas especies al listado de plantas prioritarias sobre la base de registros obtenidos en predios forestados y regiones forestales.

Materiales y métodos

Como principales insumos para este estudio se utilizaron la lista de especies prioritarias para la conservación (Marchesi *et al.*, 2013), la base de datos del herbario del Jardín Botánico «Profesor Atilio Lombardo» (MVB) y base de datos personal de los autores con registros obtenidos de estudios en predios y regiones forestales por más de veinte años.

A lo largo de varios años fueron consultados los herbarios MVJB, de la Facultad de Agronomía (MVFA) y del Museo Nacional de Historia Natural (MVM). La información recabada de las etiquetas de las muestras, así como de las tablas de comportamiento de especies de Rosengurtt (1979), bibliografía específica de cada grupo de plantas y de observaciones hechas a campo, permitió verificar los ambientes que habitan varias especies.

Se ajustó la clasificación de ambientes propuesta por Marchesi *et al.* (2013) y se reagruparon las especies en estos. Se eliminó la categoría *ornamentales/cactáceas* y se le asignó un ambiente a cada especie incluida en esa categoría. Se agruparon *otras hidrófitas* en *campos paludosos* y se cambió el nombre *prados uliginosos* por *campos uliginosos*. Dentro de la categoría *bosques ribereños* se incluyeron bosques pantanosos.

Se comparó la ocupación potencial de tierras por parte de los cultivos forestales con los ambientes de ocurrencia de plantas vasculares prioritarias para un análisis de riesgo potencial de pérdida de estas. El riesgo fue estimado considerando tres supuestos: a) ocupación total del área potencial forestable, b) ausencia de control de la regeneración natural invasora y c) ausencia de áreas de conservación.

Se asignó un grado de amenaza a cada ambiente, diferenciando *Eucalyptus* spp. y *Pinus* spp., sobre la base de tres categorías: 2) áreas potencialmente forestables, 1) áreas potencialmente colonizables por ejemplares escapados de cultivo y 0) áreas sin riesgo directo por plantaciones.

Por último, se analizaron los datos de trabajos de campo en regiones forestales que permitieron identificar especies de las cuales no se conocían poblaciones, al igual que primeros registros de nuevas especies para la flora uruguaya.

Resultados y discusión

Ambientes

Del análisis de los datos de especies prioritarias por ambiente surge el listado actualizado que se presenta en la Tabla 1. El ambiente con mayor riqueza de especies corresponde a las praderas serranas/pedregosas que reúne al 17% del total de la lista. Si se considerara un ranking de ambientes que acumule en forma decreciente al 60% de las plantas vasculares prioritarias, el orden de prelación continuaría con bosque ribereño, roquedales, quebradas y bañados ácidos.

Tabla 1. Riqueza de especies de plantas prioritarias para la conservación en Uruguay agrupadas por ambientes

Ambiente	N.º de especies	Porcentaje
Praderas serranas/pedregosas	115	17 %
Bosque ribereño	96	14 %
Roquedales	76	11 %
Quebradas	72	10 %
Bañados ácidos	57	8 %
Algarrobal/blanqueal	55	8 %
Campos paludosos	41	6 %
Praderas, campos	35	5 %
Psamófilo interior y arenisca	31	5 %
Pajonal	29	4 %
Bosque y matorral serrano	23	3 %
Campos uliginosos	20	3 %
Psamófilo costero	17	2 %
Halofítico	13	2 %
Bosque psamófilo	8	1 %
Total general	688	100 %

Fuente: Marchessi *et al.* (2013)

El grado de amenaza asignado a los ambientes difiere entre la forestación con *Eucalyptus* spp. y *Pinus* spp. debido a las exigencias edáficas de cada género y al mayor comportamiento invasor potencial del segundo (Tabla 2).

Los ambientes que pueden ser ocupados por plantaciones forestales de *Eucalyptus* spp. también pueden ser ocupados por plantaciones de *Pinus* spp. Sin embargo, los proyectos forestales que emplean *Pinus taeda* y *Pinus elliottii*, tienen una mayor área de aprovechamiento productivo y pueden ocupar zonas de campos uliginosos, donde las especies de *Eucalyptus* empleadas actualmente no presentan desarrollo productivo.

Las semillas aladas de *Pinus* poseen un gran potencial de dispersión. Las especies *Pinus elliottii* y *Pinus taeda* presentan gran adaptabilidad a diferentes tenores de humedad del suelo, mayor en el primero, mientras que *Pinus pinaster* no tolera los suelos mal drenados. *Pinus elliottii* y *Pinus taeda* tienen una gran tolerancia a la baja luminosidad en sus etapas iniciales de crecimiento, debido a ello potencialmente pueden prosperar en ambientes boscosos serranos, cornisas, pajonales y periferia de bañados. *Pinus pinaster* se comporta como invasor en arenales y serranías, sobre todo en climas marítimos.

Tabla 2. Grado de amenaza* asignado a cada ambiente distinguiendo proyectos forestales con *Eucalyptus* spp. y con *Pinus* spp.

Ambiente	Forestación con <i>Eucalyptus</i> spp.	Forestación con <i>Pinus</i> spp.
Bosque psamófilo	2	2
Bosque y matorral serrano	2	2
Praderas serranas/pedregosas	2	2
Praderas, campos	2	2
Psamófilo costero	2	2
Psamófilo interior y arenisca	2	2
Roquedales	2	2
Campos uliginosos	1	2
Bañados ácidos	0	1
Pajonal	0	1
Quebradas	0	1
Algarrobal/blanqueal	0	0
Bosque ribereño	0	0
Campos paludosos	0	0
Halófiticos	0	0

*Las categorías del grado de amenaza son las siguientes: (2) ambientes potencialmente forestables, (1) ambientes potencialmente colonizables por ejemplares escapados de cultivo, y (0) ambientes sin riesgo directo por plantaciones.

Fuente: elaboración propia.

Eucalyptus grandis presenta un comportamiento invasor en cornisas de arenisca y desagües cuando los rodales se encuentran próximos a estos. Este grado de amenaza fue considerado en el presente trabajo al incluir las cornisas en el ambiente *psamófilo interior y arenisca* con grado de amenaza 2 y los *campos uliginosos* con grado de amenaza 1. *Eucalyptus dunni*, tan empleado en la actualidad como el anterior en la producción forestal, en este caso específico para pulpa de celulosa, se cosecha en turnos forestales menores a diez años que no le permiten alcanzar su madurez reproductiva en nuestro país, por lo que no generan descendencia en cultivo. Al resto de las especies de este género cultivadas con fines forestales no se las ha reportado como invasoras en Uruguay. Sin embargo, en montes de *Eucalyptus* incendiados es frecuente observar abundante regeneración natural relacionada con la estación húmeda posterior a los episodios de fuego (Brussa, 1994). Existen menciones de naturalización de especies de este género en el cono sur; en Argentina a mediados del siglo pasado se reportó la tendencia a la naturalización de *Eucalyptus viminalis* (Cozzo, 1964)

y la Flora del Cono Sur americano incluye siete especies de este género en esas condiciones (Zuloaga *et al.*, 2008).

El análisis de riesgo de pérdida potencial de especies de plantas vasculares prioritarias para la conservación por transformación de ambientes debido a la ocupación directa de tierras por cultivos forestales muestra diferencias entre *Eucalyptus* y *Pinus* (Tabla 3). Esta refleja el comportamiento de uno y otro género, con una mayor tolerancia a suelos con drenaje imperfecto y por tanto mayor aprovechamiento de áreas forestables de las dos especies de *Pinus* más empleadas con fines madereros. Asimismo, considera el mayor carácter invasor de este último género.

Del estudio surge que, de no cumplirse con la regulación existente, podría afectarse el 44 % de las especies prioritarias en plantaciones de *Eucalyptus* spp. y el 47% en forestaciones con *Pinus* spp. por ocupación directa de tierras. En el supuesto de que no se controlaran invasiones, el riesgo potencial de pérdida total de especies prioritarias sería de un 47% por *Eucalyptus* y un 70% por *Pinus*.

Los riesgos analizados en este estudio y sus resultados difieren con los planteados por Marchesi *et al.* (2013), quienes incluyen al 73% de las especies prioritarias como amenazadas por la forestación. La diferencia se debe a los enfoques y escala que se planteó en cada trabajo, sin distinguir el comportamiento de *Eucalyptus* y *Pinus* en el trabajo de 2013.

Tabla 3. Número de especies prioritarias para la conservación con riesgo* de verse afectadas por la ocupación directa de tierras por cultivos forestales o porque los ambientes puedan ser colonizados por ejemplares escapados de cultivo (regeneración invasora)

Grado de amenaza	Forestación con <i>Eucalyptus</i> spp.		Forestación con <i>Pinus</i> spp.	
	N.º spp	Porcentaje	N.º spp	Porcentaje
2: Por ocupación de tierras	304	44 %	324	47 %
1: Regeneración invasora	20	3 %	158	23 %
0: Sin amenazas directas	364	53 %	206	30 %
Total amenazadas (2 + 1)	324	47 %	482	70 %

* El riesgo fue estimado considerando los siguientes supuestos: a) ocupación total del área potencial forestable, b) ausencia de control de la regeneración natural invasora, y c) ausencia de áreas de conservación.

Fuente: elaboración propia.

Tabla 4. Familias con mayor número de especies prioritarias que podrían verse afectadas por las plantaciones forestales, ya sea porque habitan ambientes potencialmente forestables o que pueden ser colonizados por ejemplares escapados de cultivo

	Familia	N.º de especies	%	% acumulado
Forestación con <i>Eucalyptus</i> spp.	Poaceae	54	18	18
	Fabaceae	49	16	34
	Asteraceae	37	12	46
	Euphorbiaceae	17	6	52
	Cactaceae	13	4	56
Forestación con <i>Pinus</i> spp.	Poaceae	73	15	15
	Fabaceae	54	11	26
	Asteraceae	53	11	37
	Cyperaceae	21	4	42
	Euphorbiaceae	21	4	46
	Orchidaceae	20	4	50
	Cactaceae	14	3	53
	Solanaceae	13	3	56

Fuente: elaboración propia.

El riesgo de pérdida potencial máximo de especies prioritarias agrupadas por familia botánica presenta algunas diferencias según se trate de *Eucalyptus* spp. o de *Pinus* spp. (Tabla 4). En el ranking del 56% acumulado, las tres familias más afectadas en uno y otro caso son las mismas, al igual que el orden: Poaceae, Fabaceae y Asteraceae. Otras familias en común son Euphorbiaceae y Cactaceae. La forestación con *Pinus* spp. potencialmente ocuparía áreas con mayor humedad en el suelo, coincidiendo con el hábitat de ciertas especies prioritarias de Cyperaceae, Orchidaceae y Solanaceae.

Es importante enfatizar que los proyectos forestales en Uruguay deben ajustarse a la normativa nacional y en la mayoría de los casos a los estándares de la certificación ambiental (ver Introducción), lo que determina que no exista una ocupación total de las tierras potencialmente forestables, ya que se deben contemplar áreas de conservación y retiros respecto a bosques nativos y cursos de agua. Por otra parte, las empresas deben trabajar en el control de las especies leñosas exóticas invasoras, para poder certificar. Debido a estas pautas de la gestión forestal, la afectación de plantas prioritarias sería menor.

Por otro lado, el manejo ganadero en los predios forestales ha tenido un cambio sustancial con relación al tradicional, en particular la inclusión de áreas o períodos de exclusión pastoril y principalmente la supresión de

quema de campos. Como resultado de la aplicación de estas prácticas se ha observado el incremento en cobertura del bosque nativo en diferentes regiones del país, sobre todo en áreas que integran las ecorregiones Sierras del Este y Cuenca Sedimentaria Gondwánica (Brazeiro *et al.*, 2015). Estos incrementos han llevado en muchos casos al replanteo de las nuevas plantaciones postcosecha a menores áreas para conservar las distancias de veinte metros requeridas.

Nuevos registros

Los trabajos de relevamientos, colecta y herborización de ejemplares en predios y regiones forestales permitieron localizar poblaciones de 39 especies prioritarias que estaban comprendidas en el criterio 2 («Especies raras que se han colectado en Uruguay pocas veces, sin que se hayan registrado poblaciones»), respaldadas con los correspondientes especímenes depositados en herbarios nacionales de dominio público. Por lo tanto, se propone eliminar la asignación del criterio 2 a estas 39 especies y asignarles el criterio 3 («Especies con distribución restringida en Uruguay») dentro de la lista de plantas prioritarias de Uruguay, que se presenta en la Tabla 5.

Tabla 5. Especies prioritarias (39) que estaban incluidas en la lista bajo el criterio 2 (especies raras que se han colectado en Uruguay pocas veces, sin que se hayan registrado poblaciones), de las cuales se registraron poblaciones a raíz de estudios vinculados a la actividad forestal. Se propone asignarles a estas especies el criterio 3

Familia	Nombre científico
Alismataceae	<i>Echinodorus tenellus</i> (Mart.) Buch.
Araceae	<i>Mangonia uruguayana</i> (Hicken) Bogner
Asclepiadaceae	<i>Amblyopetalum coccineum</i> (Griseb.) Malme
Asclepiadaceae	<i>Jobinia connivens</i> (Hook. & Arn.) Malme
Asclepiadaceae	<i>Tweedia brunonis</i> Hook. & Arn.
Aspleniaceae	<i>Asplenium resiliens</i> Kunze
Asteraceae	<i>Senecio icoglossus</i> DC.
Asteraceae	<i>Sommerfeltia cabrerana</i> Chebataroff
Asteraceae	<i>Lessingianthus glabratus</i> (Less.) H. Rob. (= <i>Vernonia oxyodonta</i> Malme)
Asteraceae	<i>Trixis divaricata</i> (Kunth) Spreng.
Begoniaceae	<i>Begonia subvillosa</i> Klotzsch
Boraginaceae	<i>Antiphytum cruciatum</i> (Cham.) DC.
Boraginaceae	<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.

Familia	Nombre científico
Boraginaceae	<i>Varronia paucidentata</i> (Fresen.) Friesen
Cucurbitaceae	<i>Sicyos polyacanthos</i> Cogn.
Cyatheaceae	<i>Cyathea atrovirens</i> (Langsd. & Fisch.) Domin
Cyperaceae	<i>Fuirena incompleta</i> Nees
Cyperaceae	<i>Rhynchospora asperula</i> (Nees) Steud.
Dryopteridaceae	<i>Cystopteris diaphana</i> (Bory) Blasdell
Dryopteridaceae	<i>Megalastrum brevipubens</i> R.C. Moran, J. Prado & Labiak
Dryopteridaceae	<i>Megalastrum oreocharis</i> (Sehnm) Salino & Ponce
Eriocaulaceae	<i>Eriocaulon arechavaletae</i> Herter
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania pusilla</i> Croizat
Flacourtiaceae	<i>Banara tomentosa</i> Clos
Flacourtiaceae	<i>Banara umbraticola</i> Arechav.
Gleicheniaceae	<i>Sticherus pruinosus</i> (Mart.) Chin
Hymenophyllaceae	<i>Didymoglossum hymenoides</i> (Hedw.) Copel. (= <i>Trichomanes hymenoides</i> Hedw.)
Hypericaceae	<i>Hypericum mutilum</i> L.
Juncaceae	<i>Luzula campestris</i> (L.) DC.
Lamiaceae	<i>Hyptis muelleri</i> Briq.
Lycopodiaceae	<i>Lycopodiella geometra</i> B. Ollg. & P.G. Windisch
Ophioglossaceae	<i>Ophioglossum nudicaule</i> L.f.
Ophioglossaceae	<i>Ophioglossum reticulatum</i> L.
Orchidaceae	<i>Eulophia ruwenzoriensis</i> Rendle
Polygalaceae	<i>Polygala timoutoides</i> Chodat
Pteridaceae	<i>Doryopteris arifolia</i> Christ
Pteridaceae	<i>Pityrogramma calomelanos</i> (L.) Link var. <i>calomelanos</i>
Rubiaceae	<i>Galium equisetoides</i> (Cham. & Schldl.) Standl.
Verbenaceae	<i>Lippia hieracifolia</i> Cham.

Fuente: elaboración propia.

A su vez, se obtuvieron primeros registros de ocurrencia de nuevas especies para la flora uruguaya. Algunas de ellas fueron incluidas en la lista de especies prioritarias publicada (Marchesi *et al.*, 2013) y otras fueron halladas luego. Estas últimas, que conforman un grupo de 26 especies, fueron debidamente identificadas y herborizadas y deberían integrarse a la lista de especies prioritarias bajo el criterio 3 (Tabla 6).

Tabla 6. Lista de especies (26) citadas por primera vez para el país a raíz de estudios vinculados a la actividad forestal y deberían incorporarse a la lista de especies prioritarias para la conservación

Familia	Nombre científico	Registro de herbario
Apiaceae	<i>Eryngium floribundum</i> Cham. & Schltld.	Brussa & I. Grela s/n.º MVJB 24977
Aspleniaceae	<i>Asplenium harpeodes</i> Kunze	Muñoz & Díaz s/n.º MVJB 29377
Asteraceae	<i>Baccharis junciformis</i> DC.	Grela, I. n.º 1112 & Brussa MVJB 21804
Asteraceae	<i>Pluchea oblongifolia</i> DC.	Brussa s/n.º MVJB 26218
Athyriaceae	<i>Diplazium cristatum</i> (Desr.) Alston.	Brussa, Grela & Escudero s/n.º MVJB 22330
Blechnaceae	<i>Parablechnum usterianum</i> (Christ.) Gasper & Salino	Brussa, C. & Álvarez, M s/n.º MVJB 29861
Cactaceae	<i>Frailea buenekeri</i> W.R. Abraham	Brussa, C. & Álvarez, M s/n.º MVJB s/n.º
Cactaceae	<i>Frailea fulviseta</i> Buining & Brederoo	Brussa, C. et al. s/n.º MVJB 30840
Cactaceae	<i>Frailea phaeodisca</i> (Speg.) Backeb & F. M. Knuth	Brussa, C. & Álvarez, M s/n.º MVJB s/n.º
Cactaceae	<i>Parodia rudibuenekeri</i> (W.R. Abraham) Hofacker & P.J. Braun	Brussa, C et al. s/n.º MVJB 30630
Dennstaedtiaceae	<i>Hypolepis stolonifera</i> Fée	Brussa & Escudero s/n.º MVJB 29156
Dryopteridaceae	<i>Elaphoglossum burchellii</i> (Baker) C. Chr.	Brussa, Grela & Escudero s/n.º MVJB 22341
Fabaceae	<i>Adesmia tristis</i> Vogel	Brussa, C. & Boggiano, P. s/n.º MVJB 28555
Gesneriaceae	<i>Sinningia lutea</i> Buzatto & R.B. Singer	Brussa, Escudero & Muñoz s/n.º MVJB 21928
Hymenophyllaceae	<i>Trichomanes cristatum</i> Kaulf.	Brussa & Álvarez MVJB 29734
Lycopodiaceae	<i>Diphasiastrum thyoides</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Holub	Brussa & Álvarez s/n.º MVJB 28743
Lycopodiaceae	<i>Lycopodiella longipes</i> (Hook. & Grev.) Holub	Brussa, C., Brussa, P. & Álvarez, M. s/n.º MVJB 29568
Lycopodiaceae	<i>Phlegmariurus reflexus</i> (Lam.) B. Øllg. var. minus (Spring) B. Øllg.	Brussa, C., Brussa, P. & Álvarez, M. s/n.º MVJB 29545
Moraceae	<i>Ficus calyptroceras</i> (Miq.) Miq.	Brussa, C. & Álvarez, M. s/n.º MVJB s/n.º
Ophioglossaceae	<i>Sceptridium schaffneri</i> (Underw.) Lyon	Muñoz & Díaz s/n.º MVJB s/n.º

Familia	Nombre científico	Registro de herbario
Orchidaceae	<i>Cyclopogon calophyllus</i> (Barb. Rodr.) Szlach. & Rutk.	Brussa, C. & Álvarez, M. s/n° MVJB s/n°
Piperaceae	<i>Piper gaudichaudianum</i> Kunth	Brussa & Álvarez s/n.° MVJB 29181
Polypodiaceae	<i>Campyloneurum atlanticum</i> R.C.Moran & Labiak	Brussa, Lucas & García de Souza s/n.° MVJB 29455
Pteridaceae	<i>Lytoneuron lomariaceum</i> (Kunze ex Klotzsch) Yesilyur	Berazategui MVM 21213
Pteridaceae	<i>Doryopteris stierii</i> Rosenst.	Brussa & Malatés s/n.° MVFA 26494
Pteridaceae	<i>Pityrogramma calomelanos</i> (L.) Link var. <i>aureoflava</i> (Hook.) Weath. Ex L.H. Bailey	Brussa, C. & Álvarez, M s/n.° MVJB 30628

Fuente: elaboración propia.

Algunos de estos primeros registros se encuentran en proceso de ingreso al MVJB, por lo que aún no poseen número de colección. En todos los casos se indica quienes hicieron la primera colecta de cada especie citada. La familia de las Cactaceae se encuentra mal representada en los herbarios en general, de ahí que cobren mayor importancia los registros de este grupo. Tal es el caso de *Parodia rudibuenekeri* (W. R. Abraham) Hofacker y P. J. Braun, que se consideraba endémica del sur de Brasil con población seriamente fragmentada y declinando en forma acentuada y continua (Carneiro *et al.*, 2016). La población hallada en el noreste uruguayo, en un Área de Alto Valor de Conservación (AAVC), constituye la localización más austral conocida hasta la fecha y deja sin efecto el endemismo político, ahora compartida entre dos países.

En áreas de campo natural, el cambio de manejo con supresión del fuego ha permitido el desarrollo y posterior registro de especies que en algunos casos no se localizaban desde hacía casi un siglo, como *Lycopodiella longipes* (Hook. & Grev.) Holub e *Hyptis muelleri* Briq., ambas especies en varias zonas de Rivera. En otros casos se ha podido ampliar considerablemente, a nuevos departamentos, el área de distribución geográfica de taxones de distribución restringida a nivel mundial. Se mencionan tres ejemplos que indican los nuevos departamentos: *Hypericum piriai* Arechav., en Cerro Largo, Florida, Lavalleja y Treinta y Tres, *Senecio mattfeldianus* Cabrera, en Cerro Largo, Durazno, Rocha y Treinta y Tres, y *Grazielia brevipetiolata* R. M. King & H. Rob., en Cerro Largo y Florida.

Los trabajos en regiones forestales también permitieron ampliar de forma considerable el registro de ocurrencia de helechos y plantas afines en departamentos poco relevados y en el país en general. La lista total de este grupo de plantas (Monilophyta y Lycophyta según Pryer *et al.*, 2004)

se incrementó en un 67% con relación a la línea de base para la flora uruguaya (C. A. Brussa, inédito), publicada por Herter (1949) y Legrand y Lombardo (1958).

De igual forma, en el marco de los estudios en predios forestales se colectaron y herborizaron otros taxones de plantas vasculares que constituyen nuevos registros para la ciencia, las que se encuentran en proceso de comunicación.

Se debe señalar que la futura lista actualizada de plantas vasculares prioritarias del Uruguay deberá incluir otros primeros registros de especies que no se tratan en este trabajo porque su hallazgo no está directamente relacionado a estudios en regiones forestales, así como algunas nuevas especies que están en proceso de publicación por diferentes autores.

Conclusiones

Los estudios ambientales promovidos por la actividad forestal contribuyeron al conocimiento de la riqueza y distribución geográfica de la flora uruguaya y sus resultados fueron insumo para la confección de la lista de especies de plantas vasculares prioritarias elaborada por Marchesi *et al.* (2013).

Los nuevos conocimientos sobre especies de plantas vasculares que se han adquirido desde el 2011 en adelante, año en que se concluyó la lista de plantas prioritarias, ameritan una actualización, así como un ajuste de los criterios asignados a cada taxón. La contribución con datos obtenidos en paisajes forestados se presenta en este trabajo.

La regulación de los proyectos forestales por parte de organismos estatales (Dirección General Forestal [DGF] y Dinacea) y certificadoras, enfatiza en la conservación de muestras representativas de ecosistemas que aseguren el mantenimiento de poblaciones de las especies con riesgo de pérdida por la actividad forestal. Estas áreas de conservación y las poblaciones de especies prioritarias son objeto de monitoreos anuales.

El análisis de riesgo de pérdida potencial de plantas vasculares prioritarias para la conservación debido a la ocupación directa de tierras por parte de la producción forestal muestra que, de no cumplirse con la regulación aludida, podría verse afectado el 44% de las especies prioritarias en plantaciones de *Eucalyptus* spp. y el 47% en forestaciones de *Pinus* spp., con un riesgo potencial de pérdida de 3% más por invasión de *Eucalyptus* y de 23% por *Pinus* escapados de cultivo.

Este tipo de análisis debería aplicarse para las diferentes actividades productivas del país, en ambientes rurales, urbanos y suburbanos, como parte de los insumos básicos para la planificación territorial tanto nacional como departamental.

Las muestras de especímenes colectados en el terreno y conservadas en los herbarios se han visto incrementadas a partir de los trabajos promovidos por las empresas forestales en el marco de los requerimientos estatales e internacionales de certificación en los últimos veinte años. Los herbarios institucionales del país, de dominio público y registrados en el *Index Herbariorum* internacional (New York Botanical Garden [NYBG], s.f.), permiten a los especialistas nacionales y extranjeros, verificar la presencia y correcta identidad de los diferentes taxones y su distribución geográfica actual e histórica. Las valiosas muestras atesoradas, algunas colectadas hace más de un siglo, equivalentes a un libro incunable, son una herramienta fundamental para estudios sobre la diversidad vegetal en el país y su conservación.

El mantenimiento y enriquecimiento de los herbarios nacionales debería ser objeto de una política de Estado que trascienda a los gobiernos de turno. Debería contemplar el fortalecimiento de estos mediante partidas presupuestales que otorguen los fondos necesarios que permitan tener instalaciones adecuadas y equipos técnicos idóneos, localizados en un centro único equipado con moderna tecnología para tales fines.

Agradecimientos

Los autores agradecen a Federico Haretche, Fabián Muñoz, Marina Díaz, Liliana Delfino, Pablo Berazategui, Mauricio Bonifacino, Andrés Berrutti, Andrés González, Isabel Lucas, Daniela Malatés, Mario Álvarez, Rafael Escudero y José Luis Antúnez por los aportes de datos suministrados sobre registros de campo y apoyo taxonómico. A Iván Grela y Javier Lizarraga por la información brindada ante consultas sobre marcos regulatorios vigentes en proyectos forestales, y a los responsables y curadores de los herbarios MVJB, MVFA y MVM.

Bibliografía

- BRAZEIRO, A., PANARIO, D., SOUTULLO, A., GUTIÉRREZ, O., SEGURA, A., y MAI, P. (2015). Identificación y Delimitación de Eco-Regiones de Uruguay. En: A. BRAZEIRO (Ed.), *Eco-Regiones de Uruguay: Biodiversidad, Presiones y Conservación. Aportes a la Estrategia Nacional de Biodiversidad* (pp. 46-59). Montevideo: Facultad de Ciencias, Universidad de la República-CIEDUR-Vida Silvestre Uruguay-Sociedad Zoológica de Uruguay. Recuperado de <http://vidasilvestre.org.uy/wp-content/uploads/2012/05/Ecorregiones.pdf>
- BRUSSA, C. (1994). *Eucalyptus. Especies de cultivo más frecuente en Uruguay y regiones de clima templado*. Montevideo: Editorial Agropecuaria Hemisferio Sur.
- CANZANI, L., y MARTÍNEZ, L. (2013). *Certificación forestal FSC y Áreas de Alto Valor para la Conservación* (Tesis de grado, Facultad de Agronomía, Universidad de la República). Recuperado de <https://www.colibri.udelar.edu.uy/jspui/handle/20.500.12008/1682>
- CARNEIRO, A. M., SINGER, R. F., RAMOS, R. A., y NILSON, A. D. (2016). *Cactos do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre: Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul.
- Cozzo, D. (1964). Ejemplos notables de crecimiento y de reproducción espontánea en *Eucalyptus viminalis* del partido de 25 de Mayo, provincia de Buenos Aires. *Revista Forestal Argentina*, 8(3), 80-83.
- DIRECCIÓN NACIONAL DE MEDIO AMBIENTE (DINAMA) (2009). *Guía para la Solicitud de Autorización Ambiental Previa (Guía SAAP)*. Montevideo: MVOTMA. Recuperado de <https://www.gub.uy/ministerio-ambiente/comunicacion/publicaciones/guia-para-solicitud-autorizacion-ambiental-previa-modificada>
- FOREST STEWARDSHIP COUNCIL (FSC) (2012). *Principios y Criterios del FSC (P&C) para el Manejo Forestal Responsable (FSC-STD-01-001 V5-2)*. [online] FSC. Recuperado de <https://fsc.org/es/document-centre/documents/resource/392>
- (2018). FSC-STD-60-004. Indicadores Genéricos Internacionales Standard (STD) V(2-0). [en línea] FSC. Recuperado de <https://fsc.org/es/procesos-actuales/fsc-std-60-004-v1-1-indicadores-de-paisaje-forestal-intacto-pfi-indicadores>
- HERTER, W. (1949). Flora del Uruguay I. Pteridophyta. Estudios Botánicos en la Región Uruguaya XXIV. *Revista Sudamericana de Botánica*, 9(1), 1-31.
- LEGRAND, D., y LOMBARDO, A. (1958). *Flora del Uruguay. I Pteridophyta*. Montevideo: Museo Nacional de Historia Natural.
- MARCHESI, E., ALONSO, E., BRUSSA, C., DELFINO, L., GARCÍA, M., y HARETCHE, F. (2013). Plantas vasculares. En: A. SOUTULLO, C. CLAVIJO y J. A. MARTÍNEZ-LANFRANCO (Eds.), *Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares* (pp. 27-72). Montevideo: SNAP, Dinama, MVOTMA-DICYT, MEC. Recuperado de <http://vidasilvestre.org.uy/wp-content/uploads/2013/12/Especies-prioritarias-para-la-conservacion-en-Uruguay.pdf>
- MINISTERIO DE VIVIENDA, ORDENAMIENTO TERRITORIAL Y MEDIO AMBIENTE (MVOTMA) (2016). *Guía Pautas para la Gestión Ambiental Forestal (GU-ELA-005-00)*. Montevideo: MVOTMA. Recuperado de https://www.gub.uy/ministerio-ambiente/sites/ministerio-ambiente/files/documentos/publicaciones/Guia_Gestion_Ambiental_Forestal_1%20%281%29.pdf
- NEW YORK BOTANICAL GARDEN (NYBG) (s. f.). *Index Herbariorum. Herbarium list*. Recuperado de <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/herbarium-list/>.

- PRYER, K. M., SCHUETTPELZ, E., WOLF, P. G., SCHNEIDER, H., SMITH, A. R., y CRANFILL, R. (2004). Phylogeny and evolution of ferns (Monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences. *American Journal of Botany*, 91(10), 1582-1598.
- ROSENGURTT, B. (1979). Tablas de comportamiento de las especies de plantas de campos naturales en el Uruguay. Montevideo: Universidad de la República.
- URUGUAY (1968). Ley n.º 15.939. Ley Forestal. Fondo forestal. Recursos Naturales. En: *Registro Nacional de Leyes y Decretos* (Tomo 2, Semestre 2, p. 1216). Montevideo: IMPO. Recuperado de <https://www.impo.com.uy/bases/leyes/15939-1987>
- (2002). Decreto n.º 188/02. Plan de Protección Contra Incendios Forestales. Protección de Bosques. En: *Registro Nacional de Leyes y Decretos* (Tomo 1, Semestre 1, p. 837). Montevideo: IMPO. Recuperado de <https://www.impo.com.uy/bases/decretos/188-2002/1>
- (2005). Decreto n.º 349/005: Reglamento de Evaluación de Impacto Ambiental y Autorizaciones Ambientales. En: *Registro Nacional de Leyes y Decretos* (Tomo 1, Semestre 2, p. 700). Montevideo: IMPO. Recuperado de <https://www.impo.com.uy/bases/decretos/349-2005>
- ZULOAGA, F. O., MORRONE, O., y BELGRANO, M. J. (Eds.) (2008). Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur (Argentina, sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 107, 1-3348.

Dosel *versus* hojarasca: araneofauna en plantaciones de *Pinus taeda* en Uruguay¹

CAROLINA JORGE, ÁLVARO LABORDA Y MIGUEL SIMÓ

Introducción

Investigación en el sector forestal del Uruguay

La mayor parte de las investigaciones sobre la actividad forestal en Uruguay han estado enfocadas en el impacto de los factores bióticos (insectos plagas y enfermedades) y abióticos (heladas, viento, sequías, etc.), sobre la productividad y la calidad de madera, pero son escasos los estudios sobre el impacto que generan las plantaciones forestales en los ambientes naturales (Jorge, Laborda y Simó, 2013). Existen antecedentes en Uruguay de estudios sobre el impacto de las plantaciones forestales sobre las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo (Hernández *et al.*, 2013) y sus efectos en los recursos hídricos y el suelo (Silveira *et al.*, 2011). En 2013 se hizo un seminario sobre el efecto de la forestación en los ecosistemas, donde la academia y el sector forestal plantearon la necesidad de estudiar los efectos de las plantaciones forestales sobre la biodiversidad (Payseiro, 2013). Los mercados internacionales se han vuelto exigentes en cuanto al cumplimiento de las normas de calidad y certificación de los productos de origen agrícola y forestal, por lo que se han enfocado hacia una producción económica, social y ambientalmente sustentable. En el marco de diferentes convenios internacionales, como el proceso de Montreal (1994) y del Acuerdo de Santiago (1995), se ha establecido a la biodiversidad como un criterio para evaluar el manejo sustentable de los bosques (Martínez *et al.*, 2010). El aumento del área de bosques de producción en nuestro país ha generado inquietudes a nivel científico y en la sociedad, respecto a los cambios generados en los ecosistemas originales como consecuencia del cambio del uso original de la tierra pastoril o agrícola al forestal. A pesar de ello, son pocos los trabajos orientados a conocer la

1 Cita recomendada: Jorge, C., Laborda, Á., y Simó, M. (2023). Dosel vs hojarasca: Araneofauna en plantaciones de *Pinus taeda* en Uruguay. En: A. Brazeiro (Ed.), *Biodiversidad en paisajes forestados de Uruguay* (pp. 49-66). Montevideo: Universidad de la República.

fauna afectada por las actividades forestales en zonas ocupadas en su origen por campo natural u otros agroecosistemas. En la actualidad son varias las empresas forestales que vienen conformando inventarios de fauna y flora nativa en sus predios en el marco de los procesos de autorización y certificación ambiental (capítulo 1), pero en su mayoría solo han incluido vertebrados y plantas leñosas.

Estudios de araneofauna en plantaciones forestales

Las arañas habitan en todos los ecosistemas terrestres, son predadores generalistas que ocupan niveles intermedios en las redes tróficas, alimentándose principalmente de artrópodos. Ello les ha conferido una gran importancia, considerándolas útiles para evaluar cambios en los ecosistemas a través del estudio de su abundancia y diversidad (Wise, 1993; Coddington, Young y Coyle, 1994; Major, Gowing, Christie, Gray y Colgan, 2006; Toti, Coyle y Miller, 2000; Cristofoli, Mahy, Kekenbosch y Lambeets, 2010).

En el hemisferio norte existen varios ejemplos del uso de arañas como indicadores para evaluar el impacto del manejo forestal (Finch, 2005; Oxbrough, Gittings, O'Halloran, Giller y Smith, 2005; Oxbrough, Gittings, O'Halloran, Giller y Kelly, 2006; Corcuera, Valverde, Zavala-Hurtado, De la Rosa y Durán, 2010; Pinzón, Spence y Langor, 2012). En Sudamérica y a nivel regional se ha estudiado el efecto de las plantaciones forestales sobre la diversidad de arañas en comparación con los ecosistemas naturales. Algunos trabajos se enfocaron en analizar el impacto de las plantaciones exóticas sobre la fauna nativa mediante el estudio de la diversidad de artrópodos del suelo o bien de aquellos asociados a la corteza en plantaciones de *Eucalyptus* (Lo-Man-Hung *et al.*, 2008; Castro y Wise, 2008; Uehara-Prado *et al.*, 2009). Rodrigues, De S. Mendonça, Rosado y Loeck (2010), estudiaron la araneofauna presente en cultivos comerciales de *Eucalyptus* spp. en el sur de Brasil. Estos autores encontraron una diversidad y equitatividad de arañas menor en la plantación que en el área de campo natural, remarcando la importancia de la confección de inventarios y listas de especies para evaluar los cambios en las comunidades de arañas asociados con dichos sistemas productivos. Ana Munévar, Cardoso, Piñanez Espejo y Zurita (2018) compararon la diversidad de arañas a lo largo del ciclo de producción en una plantación de pinos, con respecto a la observada en bosques nativos en el norte de Argentina. Estos autores encontraron que la diversidad de arañas asociada al suelo aumenta hasta que la plantación alcanza una edad de seis a siete años, debido a un aumento de las especies nativas a medida que los árboles van creciendo.

Estudios de artropodofauna en plantaciones forestales en Uruguay

Los primeros estudios sobre la comunidad de arañas en plantaciones forestales de nuestro país se enfocaron en conocer las arañas asociadas al dosel de plantaciones forestales jóvenes de *Eucalyptus globulus* (Martinez, Simó, Jorge, Laborda y Alves Dias, 2010). Un siguiente estudio tuvo por objetivo conocer la araneofauna presente en una parcela de *E. globulus*, de once años (ubicada en el predio de INIA las Brujas, Canelones) y compararla, en términos de diversidad, con la encontrada en los ecosistemas circundantes (bosque parque, bosque ribereño y pradera artificial de *Trifolium pratense* y *Avena sativa*) a lo largo de un año (Simó, Laborda, Jorge y Castro, 2011a). Simó et al. (2011b) indicaron que *Badumna longinqua* L. Koch, 1867, una especie de araña exótica estaba presente en áreas de influencia antrópica, asociada a parques y a cultivos de diferentes especies de eucaliptos en el país.

El género *Pinus* es el segundo en importancia en el sector forestal uruguayo, con un área plantada cercana a las 180.000 - 200.000 ha, ubicadas principalmente en la región Norte del país, en los departamentos de Tacuarembó y Rivera (DIEA, 2018; SPF, 2018). En plantaciones de *Pinus* spp. en Uruguay, los únicos antecedentes de estudios con artrópodos corresponden a comunidades de coleópteros coprófagos y necrófilos del suelo asociados con ambientes naturales y forestados con *Pinus elliottii* (González-Vainer y Morelli, 2008; Mourglia, 2010). Estos autores encontraron una riqueza familiar y específica menor en el pinar en comparación con los ambientes naturales (bosque serrano y pastizal). Sin embargo, Mourglia (2010) encontró que algunas especies de coleópteros coprófagos tuvieron preferencias de hábitat notorias por el pinar. Jorge, Laborda y Simó (2013) estudiaron la araneofauna en plantaciones de *Pinus taeda* en comparación con pastizales circundantes y encontraron una mayor abundancia en el campo natural, así como un alto reemplazo de especies entre ambos tipos de ambientes.

Otro aspecto importante en la comprensión de estos agroecosistemas es el conocimiento de la comunidad de arañas a nivel de diferentes estratos verticales de la plantación forestal. Por lo tanto, el objetivo del presente trabajo fue comparar la diversidad de arañas a nivel del suelo y del dosel, en una plantación de *P. taeda* madura. Galle et al. (2018) indicaron que la estructura del hábitat condiciona la riqueza de especies y diversidad de arañas de los bosques. Por otra parte, sitios con una mayor complejidad estructural de la vegetación pueden ofrecer una mayor variedad de refugios para las presas capturadas por las arañas (Cardoso, Pekár, Jocqué y Coddington, 2011). En virtud de ello, se planteó que la araneofauna del suelo del pinar presentaría una mayor abundancia y diversidad debido a su mayor heterogeneidad estructural (hojarasca, ramas, troncos, gramíneas y herbáceas) que el dosel, conformado por la cobertura de acículas.

Materiales y métodos

Área de estudio

Los trabajos de campos fueron realizados en una plantación comercial de *Pinus taeda* L. de 13 años, ubicada al noreste de Uruguay en el departamento de Tacuarembó ($31^{\circ}36'49.18''S$; $55^{\circ}40'47.06''W$) (Figura 1). El sitio de estudio está ubicado en un mosaico de parches de plantaciones de *Pinus taeda*, *Pinus elliottii* Engelm. y de *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden con ambientes naturales (campo natural, humedal, bosque ribereño y bosques de cornisa). La parcela de estudio presentaba una densidad inicial de 1000 plantas/ha, pero en enero de 2001 se hizo un raleo precomercial del que quedaron aproximadamente entre 550 a 600 plantas/ha, y fue esta última la densidad durante el período de estudio. Entre octubre y noviembre de 2012, las parcelas vecinas fueron raleadas.

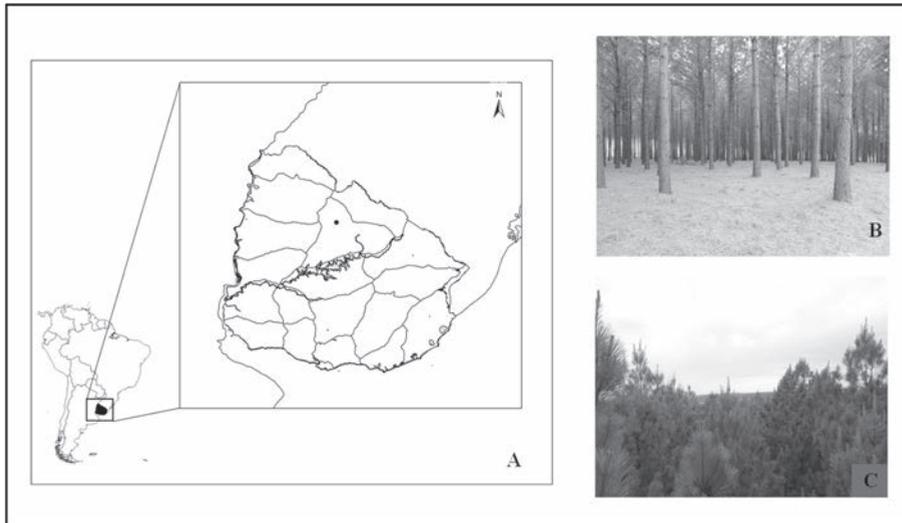


Figura 1. Ubicación del área de estudio en el departamento de Tacuarembó. A-B: Imágenes del rodal estudiado, A: Suelo, B: Follaje

Recolección de las arañas

Se levantaron muestreos estacionales desde abril de 2011 hasta febrero de 2012 utilizando aspirador g-vac. El aparato es un soplaaspirador de jardín modificado en el cual es colocado un tejido de *voile* para evitar el pasaje de las muestras a la bolsa recolectora, preservando así las muestras. Es un método muy efectivo, dado que permite recoger varias muestras en un período de tiempo más corto que con otros métodos (Green, 1999; Doxon, Davis y

Fuhlendorf, 2011). Para evitar el efecto de borde con las parcelas vecinas, se realizaron transectas a cincuenta metros del ecotono con el pastizal (Finch, 2005; Corcuera *et al.*, 2010). Las muestras fueron tomadas al azar durante todo el período de estudio.

Las muestras del dosel fueron recogidas entre 10 y 20 m de altura. La altura de los árboles fue mensurada utilizando una vara telescópica. Para poder obtener las muestras del dosel fue empleado un elevador telescópico que presentaba una altura de alcance de 17 m. Esta metodología permitió muestrear la diversidad de arañas arbóreas en alturas hasta el momento nunca exploradas en Uruguay. Fueron tomadas veinte muestras por estrato por período de muestreo, que totalizaron cuarenta muestras por estación y 160 muestras al final del estudio. Respetando las normas de seguridad, las muestras fueron tomadas durante el día. Todos los ejemplares capturados, adultos y juveniles identificados a nivel familiar y clasificados en gremios funcionales. Los adultos se identificaron a nivel específico cuando fue posible o clasificados como morfoespecies. Ejemplares representativos fueron depositados en la colección aracnológica de la Facultad de Ciencias, Universidad de la República.

Análisis de datos

Las comparaciones estadísticas entre los estratos fueron hechas aplicando la prueba no paramétrica de Mann-Whitney (U). La prueba U es equivalente a la prueba t para datos normales. Los análisis se hicieron mediante el software libre Past version 2.16 (Hammer, Harper y Ryan, 2001).

Para caracterizar la estructura de la comunidad de arañas asociada a la plantación de *P. taeda* a nivel temporal y espacial, fue utilizada la clasificación a nivel de familia y agrupadas en gremios, de acuerdo con la clasificación de Cardoso *et al.* (2011). Las diferencias en abundancia y riqueza fueron utilizadas como criterio para comparar aquellos gremios que estuvieron presentes en ambos estratos.

Resultados

Abundancia y riqueza

Se recolectaron 1576 individuos de los cuales el 71 % fueron juveniles (N= 1119), distribuidos en 17 familias y 61 especies/morfoespecies (Tablas 1 y 2). Se encontraron diferencias significativas en la abundancia (U= 133,5; $P < 0.05$) y la riqueza (U= 138; $P < 0.05$) entre el suelo y el follaje en la parcela de *P. taeda* estudiada. El suelo fue el estrato que presentó la mayor abundancia con el 92,8 % de los individuos capturados. Con relación a la riqueza, el suelo presentó mayor número de familias (17) y de especies (57) que el follaje (Tablas 1 y 2)

Composición taxonómica

Las familias Desidae, Gnaphosidae, Hahniidae, Lycosidae, Mysmenidae, Oonopiidae, y Palpimanidae fueron exclusivas del suelo (Tabla 1). Todas las familias presentes en las muestras de follaje fueron capturadas en las muestras de suelo. A nivel del follaje, Araneidae, Anyphaenidae, Theridiidae y Salticidae fueron las familias más abundantes. Linyphiidae, Theridiidae, Salticidae, Araneidae y Mysmenidae fueron las familias más capturadas (Tabla 1). Seis de las nueve especies encontradas en el follaje fueron exclusivas de este estrato.

Tabla 1. Abundancia de arañas capturadas por estrato

Familias	Dosel	Suelo
	N	N
Cazadoras al acecho		
Thomisidae	2	68
Cazadoras de suelo		
Coriniidae	1	22
Gnaphosidae	-	7
Lycosidae	-	59
Oonopiidae	-	10
Otras cazadoras		
Anyphaenidae	26	35
Ctenidae	1	21
Philodromidae	2	16
Salticidae	22	161
Tejedoras orbiculares		

Familias	Dosel	Suelo
	N	N
Araneidae	25	109
Tetragnathidae	2	29
Tejedoras de tela de sábana		
Desidae	-	1
Hahniidae	-	24
Linyphiidae	8	487
Tejedoras de tela tridimensional		
Mysmenidae	-	106
Theridiidae	24	307
Especialistas		
Palpimanidae	-	1

Tabla 2. Riqueza de especies (S) de arañas capturadas por estrato.

Familias	Dosel	Suelo
	S	S
Anyphaenidae	1	1
Araneidae	-	3
Coriniidae	-	2
Ctenidae	-	1
Desidae	-	1
Hahniidae	-	2
Linyphiidae	-	14
Lycosidae	-	2
Mysmenidae	-	1
Oonopiidae	-	1
Palpimanidae	-	1
Salticidae	1	7
Tetragnathidae	-	1
Theridiidae	7	17
Thomisidae	-	3

El valor de S está referido a aquellas familias donde fueron encontrados ejemplares adultos.
Fuente: elaboración propia.

Estructura espacial de la comunidad

En el dosel, otras cazadoras fue el gremio de mayor importancia (45%), seguido de las tejedoras de tela orbicular (24%) y de las tejedoras de tela tridimensional (21%). En el suelo, las tejedoras de tela de sábana (35%), las tejedoras de tela tridimensional (28%) y otras cazadoras (15%) fueron las más abundantes. Las tejedoras de tela de sábana fue el único gremio ausente en el follaje (Figuras 2 y 3).

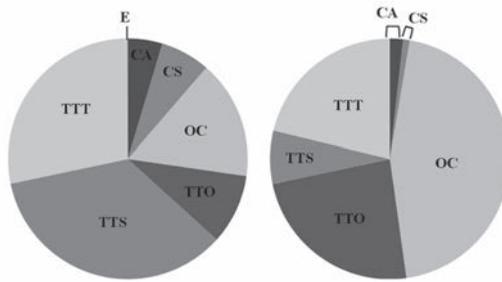


Figura 2. (Izq.: suelo; Der.: dosel). Abundancia relativa de gremios de arañas recolectados a nivel del suelo y en el dosel en una parcela madura de *P. taeda* en Tacuarembó. CA: Cazadoras al acecho, CS: Cazadoras de suelo, OC: Otras cazadoras, TTO: Tejedoras de tela orbicular, TTS: Tejedoras de tela de sábana, TTT: Tejedoras de tela tridimensional, E: especialistas

Fuente: elaboración propia.

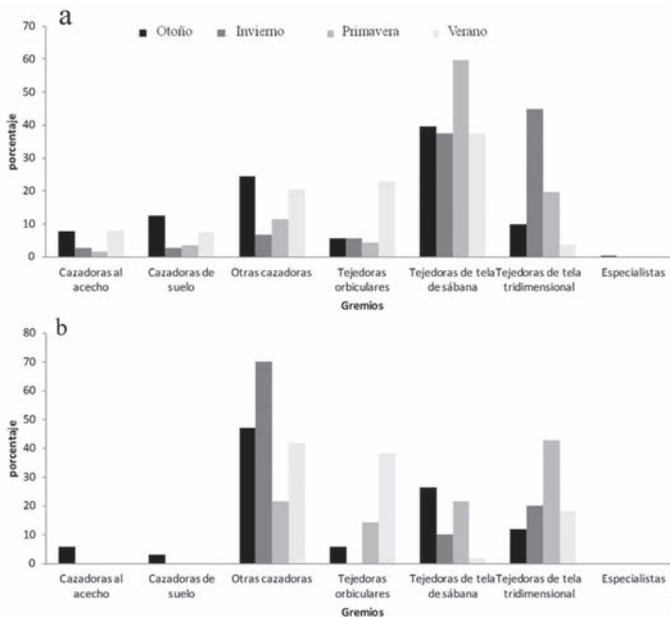


Figura 3. Porcentaje de captura de gremios de arañas por estación capturados con aspirador G-Vac en una parcela madura de *P. taeda* en diferentes estratos. A: Suelo, B: Follaje.

Fuente: elaboración propia.

Estructura temporal de la comunidad

Las cazadoras al acecho y las cazadoras de suelo estuvieron presentes solo en las muestras del follaje del muestreo de otoño (Figura 3). El gremio de arañas tejedoras de tela de sábana fueron las más abundantes en todas las estaciones menos durante el invierno, donde las tejedoras de tela tridimensional fueron las más capturadas (Figura 3). El gremio de otras cazadoras fueron las más capturadas en el follaje, menos durante la primavera en que las tejedoras de tela tridimensional ocuparon su lugar.

Discusión

Patrones generales de riqueza y abundancia

En el presente trabajo se registró el 41% de las familias de araneomorfas presentes en el país (Simó *et al.*, 2011a). Simó *et al.* (2011) estudiaron la diversidad de agroecosistemas y ambientes naturales del sur de Uruguay y encontraron que la riqueza específica del bosque ribereño fue superior (32%) a la observada en la plantación de *P. taeda*. Esta diferencia estaría asociada a la mayor heterogeneidad estructural de la vegetación en el bosque nativo con respecto a la de la plantación de pino. Laborda, Montes de Oca, Pérez-Miles y Simó (2018) encontraron, al estudiar la araneofauna de bosques de islas del río Uruguay, una riqueza de especies mayor (60%). Un estudio de la araneofauna de campo natural próxima al área de este estudio registró una mayor riqueza de familias (14%), riqueza de especies (6%) y mayor abundancia (42%) (Jorge, Laborda y Simó, 2013).

Munevar, Rubio y Zurita (2018) estudiaron la diversidad de arañas en el ciclo de plantación de *Pinus taeda* en la región del bosque atlántico argentino, y encontraron una riqueza mayor (39%) a la registrada en este estudio. Esta diferencia podría explicarse por la mayor intensidad de muestreo y diferencias en la metodología empleada. Estos autores registraron una mayor riqueza de arañas (32%) en el bosque Atlántico con respecto a la plantación. Las plantaciones forestales en el hemisferio sur suelen estar certificadas ambientalmente, lo que implica una escasa intervención y aplicación de agroquímicos, contrario a lo que sucede en los cultivos agrícolas extensivos. Por esta razón los bosques de producción presentan condiciones favorables para la colonización y establecimiento de las arañas, con relación a otros cultivos agrícolas (Halaj, Ross y Moldenke, 2000; Lindenmayer y Hobbs, 2004). A su vez, el rodal estudiado consistió en una plantación madura de *P. taeda* de producción certificada en lo ambiental. Futuros estudios deberían enfocarse en la capacidad de estos bosques como reservorio de araneofauna local. Algunos autores plantean que plantaciones de mayor edad tienen la capacidad de albergar una mayor diversidad de arañas, dada la protección que

los árboles generan frente a cambios ambientales, posibles predadores y los diferentes microhábitats asociados con esta etapa del cultivo que favorecen el establecimiento de las arañas (Lawton, 1983). Munévar, Rubio y Zurita (2018) observaron que la diversidad de arañas del suelo aumenta hasta que la plantación alcanza los siete años de edad, después de lo cual se estabiliza. En dicho estudio encontraron que la diversidad de arañas nativas que colonizaron el cultivo también aumenta a medida que los árboles van madurando y se mantiene constante hasta la edad de corte. Por otro lado, en plantaciones jóvenes presentaron diferencias en riqueza y composición de especies respecto al bosque nativo, mientras que en plantaciones de mayor edad la diferencia estuvo asociada con el reemplazo de especies.

Estratificación vertical

El dosel fue el estrato que presentó la menor abundancia y riqueza. A. Y C. Chung *et al.* (2001) en una plantación de *Acacia mangium* Willd. (Fabaceae) en Malasia, observaron que la diversidad y abundancia de coleópteros fue mayor en el suelo que en la copa de los árboles. El suelo presenta una mayor diversidad de microhábitats que son aprovechados por las arañas y otros artrópodos. Uetz, Halaj y Cady (1999) y Rypstra *et al.* (1999), propusieron que la complejidad estructural del ecosistema incide en la densidad poblacional o riqueza de arañas. Štokmane y Spunģis (2016) observaron que la diversidad de arañas aumentaba con la diversidad de la vegetación asociada. En plantaciones de *Pinus elliottii* del sur de Brasil, Podgaisky y Rodrigues (2017) encontraron a nivel del suelo una mayor densidad y riqueza de arañas, así como una mayor disponibilidad de presas en parches con mayor diversidad vegetal en contraste con suelos ocupados solo con acículas de pino. Estos autores observaron que, a nivel del suelo la presencia de plantas con hojas anchas brinda más espacios que las acículas de pino para la colonización de especies de arañas tejedoras ya que brindan más opciones de sitios donde construir sus telas y también mayor disponibilidad de presas. Por tanto, se podría plantear como hipótesis que la menor abundancia y riqueza de arañas en el dosel del rodal de *Pinus taeda*, estaría asociada a la mayor homogeneidad estructural del microhábitat, constituido por las acículas de los pinos. Esto estaría asociado a una menor disponibilidad de presas, generando una menor oferta de alimentos en el dosel para las arañas, en comparación con el suelo.

Los juveniles suelen ser el componente poblacional con mayor porcentaje de individuos en los muestreos de diversidad de arañas. Duffey (1962) y Brey Meyer (1966) propusieron que los adultos no superan el 48% en los relevamientos de arañas en ambientes naturales. En el presente estudio, el 71% de los ejemplares capturados fueron inmaduros, similar a lo observado por Benati *et al.* (2010) en dos fragmentos de mata atlántica, con el 66,6%

de juveniles. El porcentaje de arañas adultas recolectadas en este estudio fue superior al encontrado por Rubio, Corronca y Damborsky (2008) en un bosque subtropical húmedo de Argentina (24,9%) y por Cardoso *et al.* (2009) en bosques naturales del mediterráneo europeo (25%).

Composición taxonómica

Se registró por primera vez para Uruguay la familia Mysmenidae. Esta familia fue encontrada con exclusividad en el suelo del pinar, esto podría explicarse por la preferencia de las especies de Mysmenidae por hábitats húmedos (Lopardo, 2009), como es el caso de la capa de pinocha asociada al suelo del pinar. El follaje no presentó ninguna familia exclusiva, mientras que las familias Desidae, Gnaphosidae, Haniidae y Oonopiidae fueron exclusivas del suelo. Las familias Linyphiidae, Theridiidae, Salticidae, Araneidae y Mysmenidae fueron las más abundantes a nivel de suelo, probablemente por la mayor heterogeneidad de microhábitats asociados con este estrato y mayor disponibilidad para la construcción de telas. A nivel del follaje, Araneidae, Anyphaenidae, Theridiidae y Salticidae fueron las familias más abundantes.

La familia Linyphiidae fue la que presentó el mayor número de individuos capturados. Estas arañas son encontradas por lo común en clima templado y se caracterizan por construir sus telas a nivel del suelo (Bristowe, 1941). Es considerada una familia de gran importancia en agroecosistemas, donde colaboran en el control de insectos plaga perjudiciales para los cultivos (Nyffeler y Suderland, 2003). Theridiidae fue la familia que presentó una mayor diversidad de especies y se caracteriza por su gran adaptación ecológica, lo que les permite adaptarse a una gran variedad de hábitats (Ubick, Paquin, Cushing y Roth, 2005).

Diversidad funcional: gremios

Simó *et al.* (2011a) encontraron una mayor abundancia del gremio de arañas cazadoras errantes de vegetación en el bosque ribereño, mientras que en el bosque parque predominaron las arañas errantes del suelo. Laborda *et al.* (2018) encontraron en bosques del río Uruguay una mayor abundancia y riqueza de arañas tejedoras de telas tridimensionales. En este estudio y en el dosel, otras cazadoras fue el gremio de mayor abundancia (45%), seguido de las tejedoras de tela orbicular (24%). El gremio de otras cazadoras, capturan presas sobre las hojas o cortezas de árboles (Cardoso *et al.*, 2011), en este estrato Anyphaenidae y Salticidae fueron las más representadas. Las tejedoras de tela orbicular fueron el segundo gremio en abundancia en el dosel, y fue la familia Araneidae la que presentó el mayor número de ejemplares y especies.

Rypstra (1985) planteó que estas arañas son fuertemente influenciadas por la heterogeneidad ambiental del hábitat, debido a la necesidad de fijar sus telas a un sustrato estable. Este gremio ha sido reportado como uno de los más abundantes en diversos cultivos, sobre todo a nivel del dosel donde pueden construir mejor sus telas (Benamú-Pino 2004, Avalos et al. 2013). El gremio de las arañas especialistas fue el único ausente en el dosel.

En el suelo los gremios más abundantes fueron las tejedoras de tela de sábana (35%) seguido de las tejedoras de tela tridimensional (28%). Las arañas tejedoras de telas de sábana construyen sus telas a nivel de la vegetación herbácea cerca del suelo. Son muy abundantes en agroecosistemas participando en el control de especies de insectos potencialmente perjudiciales para los cultivos (Nyffeler y Sunderland, 2003). Las tejedoras de telas tridimensionales, representadas por las familias Theridiidae y Mysmenidae, conformaron el gremio con mayor número de especies en ambos estratos y el segundo en abundancia en el suelo.

Las cazadoras de suelo resultaron ser el cuarto gremio más abundante y el segundo en número de especies a nivel del suelo, y entre ellas las familias Lycosidae y Ctenidae fueron las más numerosas. Este gremio suele encontrarse dentro de los más abundantes en relevamientos de arañas (Lee y Lee-Poong, 1990; Liljesthrom, Minervino, Castro y González, 2002). Realizan desplazamientos activos en busca de alimento y consumen una alta diversidad de presas (Nyffeler y Sunderland, 2003). Nuestros resultados coinciden con los de Ávalos, Achitte-Schmutzler y De los Santos (2018) que en plantaciones de *Pinus elliottii* en la Reserva de Iberá, Corrientes, Argentina, encontraron que las arañas lobo (Lycosidae) fueron las más abundantes de este gremio. Por otra parte, en otro estudio hecho en plantaciones forestales de *P. taeda* de Argentina, demostró que la abundancia de este gremio de arañas errantes fue disminuyendo hacia el interior de la plantación, en respuesta al efecto borde con pastizales y bosques nativos circundantes (Pinto, Santoandré, Zurita, Bellocq y Filloy, 2018).

Variación estacional

La mayor abundancia de ejemplares observada en primavera indicaría que durante esta estación se generan condiciones ambientales favorables para el crecimiento poblacional de las arañas (Avalos, Rubio, Bar y González, 2007), o que están más móviles, visibles o accesibles. Los restos de podas, troncos y tocones en descomposición asociado a la capa de pinocha al igual que la hojarasca juegan un rol fundamental en los bosques naturales, generando refugios y disponibilidad de presas para las arañas (Uetz, Halaj y Cady, 1999; Finch, 2005).

La mayor abundancia de adultos de Linyphiidae en invierno concuerda con datos registrados en varios estudios de araneofauna para esta familia (Bristowe, 1941; Nyffeller y Sunderland, 2003). El mayor número de ejemplares de hembras obtenidos al final de este estudio con relación a los machos pudo estar incidido por los métodos de recolección empleados. Las trampas de caída es un método que presenta un sesgo importante en la captura de machos (Pérez-Miles, Simó, Toscano y Useta, 1999) por lo que su utilización en futuros muestreos de la zona permitirá evaluar mejor la relación entre sexos aquí obtenida.

Conclusiones

Se observaron diferencias en la composición y estructura de la comunidad de arañas asociadas al suelo y al dosel en la plantación de *P. taeda* estudiada. Las diferencias en abundancia y riqueza sugieren que, si bien el dosel presenta una menor abundancia y diversidad de especies y gremios, podrían actuar como reservorios de especies de áreas circundantes a la plantación que utilizan medios de dispersión aérea. En coincidencia con la hipótesis planteada, se obtuvo una mayor abundancia y riqueza de arañas a nivel del suelo. La heterogeneidad estructural de la vegetación asociada al suelo del rodal y la concentración de pinocha y ramas producto de raleos, favorecería el aumento de la diversidad de arañas, debido a que provee un mayor número de refugios. Estudios futuros podrían estar enfocados en conocer las diferencias en diversidad y estructura de los ensamblajes de arañas a lo largo del ciclo de la plantación en comparación con los pastizales y bosques nativos aledaños, así como características de la diversidad funcional de este grupo como potencial herramienta en el estudio de los servicios ecosistémicos y conservación (Munévar *et al.*, 2020). Además, será importante poder evaluar la incidencia de las plantaciones forestales en la diversidad de arañas a una escala local y regional.

Agradecimientos

Al Programa Nacional de Producción Forestal del Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA), Tacuarembó, en especial al Dr. Roberto Scoz y Dr. Gonzalo Martínez por el constante apoyo, estímulo y la colaboración en todas las etapas de este estudio. A los técnicos Gissel Cantera, Federico Rodríguez y Wilfredo González por el apoyo logístico brindado en los trabajos de laboratorio y de campo. A Weyerhaeuser Uruguay S.A por permitirnos hacer este trabajo en predios forestales de dicha empresa

y al Dr. Juan Pedro Posse y los técnicos Juliana Ivanchenco y Gustavo Echevaleta por el apoyo logístico brindado. Al Ing. Agr. Iván Grela y al Dr. Leonidas Carrasco por las sugerencias recibidas en las etapas iniciales de este estudio.

Bibliografía

- ÁVALOS, G., RUBIO, G. D., BAR, M. E., y GONZÁLEZ, A. (2007). Arañas (Arachnida, Araneae) asociadas a dos bosques degradados del Chaco húmedo en Corrientes, Argentina. *Revista Biología Tropical*, 55, 899-909. Recuperado de <https://www.redalyc.org/pdf/449/44912352015.pdf>
- ÁVALOS, G., BAR, M. E., OSCHEROV, E. B., y GONZÁLEZ, A. (2013). Diversidad de Araneae en cultivos de *Citrus sinensis* (Rutaceae) de la Provincia de Corrientes, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 61(3), 1243-1260.
- ÁVALOS, G., ACHITTE-SCHMUTZLER, H. C., y DE LOS SANTOS, M. E. (2018). Caracterización de la fauna de arañas en monocultivos de *Eucalyptus* y *Pinus* de la Reserva del Iberá, Corrientes, Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89(1), 134-148. Recuperado de http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1870-34532018000100134
- BENAMÚ-PINO, M. A. (2004). *Estudio comparativo de la diversidad de arañas de un campo en abandono y un cultivo convencional de limonero Citrus limón en Rincón del Cerro* (Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Opción Zoología, Pedeciba, Universidad de la República).
- BENATI, K. R., LIMA PERES, M. C., TINOCO, M. S., y BRESCOVIT, A. D. (2010). Influência da estrutura de hábitat sobre aranhas (Araneae) de serrapilheira em dois pequenos fragmentos de mata atlântica. Habitat structure of two fragments influencing leaf litter spider. *Neotropical Biological Conservation*, 5(1), 39-46. Recuperado de https://www.researchgate.net/profile/Moacir-Tinoco/publication/247915126_Influencia_da_estrutura_de_habitat_sobre_aranhas_Araneae_de_serrapilheira_em_dois_pequenos_fragmentos_de_mata_atlantica/links/55a26f6d08aea54aa8154a43/Influencia-da-estrutura-de-habitat-sobre-aranhas-Araneae-de-serrapilheira-em-dois-pequenos-fragmentos-de-mata-atlantica.pdf
- BREYMEYER, A. (1966). Relations between wandering spiders and other epigeic predatory Arthropoda. *Polish Journal of Ecology*, 14, 7-27. Recuperado de http://rcin.org.pl/Content/69686/WA058_86125_P2840-T14_Eko-Pol-A-Nr-2.pdf
- BRISTOWE, W. S. (1941). *The community of spiders*. Vol. II. Londres: Ray Society.
- CARDOSO, P., HENRIQUES, S. S., GASPAS, C., CRESPO, L. C., CARVALHO, R., SCHMIDT, J. B., SOUSA, P. y SZUTS, T. (2009). Species richness and composition assessment of spiders in a Mediterranean scrubland. *Journal of Insect Conservation*, 13, 45-55.
- CARDOSO, P., PEKÁR, S., JOCQUÉ, R., y CODDINGTON, J. A. (2011). Global patterns of guild composition and functional diversity of spiders. *Plos ONE*, 6(6), e21710
- CASTRO, A., y WISE, D. H. (2008). Influence of fine woody debris on spider diversity and community structure in forest leaf litter. *Biodiversity Conservation*, 18, 3705-3731.

- CHUNG, A. Y. C., EGGLETON, P., SPEIGHT, M. R., HAMMOND, P. M., y CHEY, V. K. (2001). Variation in beetle (Coleoptera) diversity at different heights of the tree canopy in a forest and forest plantation in Sabah, Malaysia. *Journal of Tropical Forestry Science*, 13(2), 369-385. Recuperado de <https://www.frim.gov.my/v1/JTFOnline/jtfs/v13n2/369-385.pdf>
- CODDINGTON, J. A., YOUNG, L. A., y COYLE, F. A. (1994). Estimating spider species richness in a Southern Appalachian cove hardwood forest. *Journal of Arachnology*, 24, 111-118. Recuperado de https://www.researchgate.net/publication/279558610_Estimating_spider_species_richness_in_a_Southern_Appalachian_cove_hardwood_forest
- CORCUERA, P., VALVERDE, P. L., ZAVALA-HURTADO, J. A., DE LA ROSA, G., y DURÁN, C. (2010). Non wavering spiders on native woodlands and *Eucalyptus* plantations in Western Mexico: diversity and distribution patterns. *Journal of Insect Conservation*, 14, 711-719.
- CRISTOFOLI, S., MAHY, G., KEKENBOSCH, R., y LAMBEETS, K. (2010). Spider communities as evaluation tools for wet heathland restoration. *Ecological Indicators*, 10, 773-780. Recuperado de <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1470160X0900199X>
- DIRECCIÓN DE ESTADÍSTICAS AGROPECUARIAS (DIEA) (2018). *Anuario Estadístico 2018*. Montevideo: MGAP. Recuperado de <http://www.mgap.gub.uy>.
- DOXON, E. D., DAVIS, C. A., y FUHLENDORF, S. D. (2011). Comparison of two methods for sampling invertebrates: vacuum and sweep-net sampling. *Journal of Field Ornithology*, 82(1), 60-67.
- DUFFEY, E. (1962). A population study of spiders in limestone grassland, the fiel-layer fauna. *Oikos*, 13, 15-34.
- ELISONDO-SOLIS, J. M. (2002). Inventario y fluctuación poblacional de insectos y arañas asociadas con *Citrus sinensis* en la región Huetar Norte de Costa Rica. *Manejo Integrado de plagas y agroecología (Costa Rica)*, 64, 88-98.
- FINCH, O. D. (2005). Evaluation of mature conifer plantations as a secondary habitat for epigeic forest arthropods (Coleoptera; Carabidae; Araneae). *Forest Ecology and Management*, 204(1), 21-34.
- GALLÉ, R., SZABÓ, Á., CSÁSZÁR, P., y TORMA, A. (2018). Spider assemblage structure and functional diversity patterns of natural forest steppes and exotic forest plantations. *Forest Ecology and Management*, 411, 234-239.
- GONZÁLEZ-VAINER, P., y MORELLI, E. (2008). Relevamiento de los coleópteros coprófilos y necrófilos de Sierra de Minas, Uruguay (Insecta: Coleoptera). *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 17, 20-23. Recuperado de https://szu.org.uy/boletin/vol17/20_33_vol17.pdf
- GREEN, J. (1999). Sampling method and time determines composition of spider collections. *Journal of Arachnology*, 27(1), 176-182.
- HALAJ, J., ROSS, D. W., y MOLDENKE, A. R. (2000). Importance of habitat structure to the arthropod food-web in Douglas-fir canopies. *Oikos*. 90, 139-152.
- HAMMER, Ø., HARPER, D. A. T., y RYAN, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontología Electrónica*, 4, 1-9.

- HERNÁNDEZ, J., DEL PINO, A., PÉREZ BIDEGAIN, M., MARTÍNEZ, L., CALIFRA, Á., VÁZQUEZ, N., ARRARTE, G., TAKATA, V., YUSIM, A., ARGUIBAO, N., LORENZO, M., HIITA, M., DEMARCO, L., AGUERRE, I., DEL GIORGIO, F., GONZÁLEZ, P., BLANCO, N., y GONZÁLEZ, A. (2013). Mejores prácticas de manejo de suelos en plantaciones y replantaciones de eucalipto y pino. Informe final. Montevideo [mimeo]. Recuperado de http://www.spf.com.uy/wp-content/uploads/2019/06/Mejores_practicas_de_manejo_de_suelos_en_plantaciones_y_replantaciones_de_Eucalipto_y_Pino_FAGRO.pdf
- JORGE, C., LABORDA, A., y SIMÓ, M. (2013). Las arañas en plantaciones de *Pinus taeda*: su potencial uso como bioindicadores y controladores biológicos. En: G BALMELLI G, SIMETO S, MARTINEZ G y GÓMEZ D (eds.), *V Jornada técnica de protección Forestal. Avances de investigación en plagas y enfermedades forestales* (pp.15-22). Serie técnica INIA, 209. Montevideo: INIA. Recuperado de <http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/7655/1/St-209-2013-p.15-22.pdf>
- LABORDA, Á., MONTES DE OCA, L., PÉREZ-MILES, F., USETA, G., y SIMÓ, M. (2018). The spider fauna from Uruguay River islands: understanding its role in a biological corridor. *Biodiversity Data Journal*, 6, e27319. Recuperado de <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC6160865/>
- LAWTON, J. H. (1983). Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 28, 23-29.
- LEE, G. H., y LEE POONG, H. (1990). Guild structure and seasonal occurrences of spider communities in pine plantation habitat. *Korean Journal of Ecology*, 13(2), 149-163.
- LILJESTRÖM, G., MINERVINO, E., CASTRO, D., y GONZÁLEZ, A. (2002). La comunidad de arañas del cultivo de soja en la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Neotropical Entomology* 31(2), 197-210.
- LINDENMAYER, D. B., y HOBBS, R. J. (2004). Fauna conservation in Australian plantation forest: a review. *Biological Conservation*, 119, 151-168.
- LO-MAN-HUNG, N. F., GARDNER, T. A., RIBEIRO-JÚNIOR, M. A., BARLOW, J., y BONALDO, A. B. (2008). The value of primary, secondary, and plantation forests for Neotropical epigeic arachnids. *Journal of Arachnology*, 36: 394-401.
- LOPARDO, L. (2009). *Systematics and evolution of the spider family Mysmenidae* (Phd thesis of The George Washington University).
- MAJOR, R. E., GOWING, G., CHRISTIE, F. J., GRAY, M., y COLGAN, D. (2006). Variation in wolf spider (Araneae: Lycosidae) distribution and abundance in response to the size and shape of woodland fragments. *Biological Conservation*, 132, 98-108.
- MARTÍNEZ, G., SIMÓ, M., JORGE, C., LABORDA, A., y ALVES DIAS, M. (2010). Arañas en cultivos de *Eucalyptus globulus*: Estudio de un grupo bioindicador. *Revista de la Sociedad de Productores Forestales del Uruguay*, 14, 25-29.
- MOURGLIA, V. (2010). *Selección de macrohábitat y variación estacional de coleópteros coprófagos en Sierra de Minas, Uruguay* (Tesina de grado. Licenciatura en Ciencias Biológicas, Universidad de la República). Recuperado de <https://www.colibri.udelar.edu.uy/jspui/handle/20.500.12008/1635>
- MUNÉVAR, A., RUBIO, G. D., y ZURITA, G. A. (2018). Changes in spider diversity through the growth cycle of pine plantations in the semi-deciduous Atlantic forest: The role of prey availability and abiotic conditions. *Forest Ecology and Management*, 424, 536-544.

- MUNÉVAR, A., CARDOSO, P., PIÑANEZ ESPEJO, M. G., y ZURITA, G. A. (2020). Spiders (Arachnida: Araneae) in the semideciduous Atlantic Forest: An ecological and morphological trait dataset for functional studies. *Biodiversity Data Journal*, 8, e49889. Recuperado de <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC7082367/>
- NYFFELER, M., y SUDERLAND, K. D. (2003). Composition, abundance and pest control potential of spider communities in agroecosystems: A comparison of European and US studies. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 95(2-3), 579-612.
- OXBROUGH, A., GITTINGS, T., O'HALLORAN, J., GILLER, P. S., y SMITH, G. F. (2005). Structural indicators of spider communities across the forest plantations cycle. *Forest Ecology and Management*, 212: 171-183.
- OXBROUGH, A., GITTINGS, T., O'HALLORAN, J., GILLER, P. S., y KELLY, T. C. (2006). The influence of open space on ground dwelling spider assemblages within plantation forests. *Forest Ecology and Management*, 237: 404-417.
- PAYSEIRO, J. (2013). Investigadores ponen foco en el impacto de la forestación. *Revista Forestal*, 2(7), 32-36. Recuperado de <http://www.revistaforestal.uy/wp-content/uploads/2015/10/Ambiente-7.pdf>
- PÉREZ-MILES, F., SIMÓ, M., TOSCANO, C., y USETA, G. (1999). Aracnofauna del Cerro de Montevideo (Uruguay), un área rodeada por urbanización. *Physis* 60, 1-15.
- PINTO, C. M., SANTOANDRÉ, S., ZURITA, G., BELLOCO, M. I., y FILLOY, J. (2018). Conifer plantations in grassland and subtropical forest: Does spider diversity respond different to edge effect?, *Journal of Forest Research*, 23(5), 253-259.
- PINZÓN, J., SPENCE, J. R., y LANGOR, D. W. (2012). Responses of ground-dwelling spiders (Araneae) to variable retention harvesting practices in the boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 266, 42-53.
- PODGAISKI, L. R., y RODRIGUES, G. G. (2017). Spider community responds to litter complexity: insights from a small-scale experiment in an exotic pine stand. *Iheringia. Série Zoologia*, 107, e2017007. Recuperado de https://pdfs.semanticscholar.org/ce62/c7129644f4829c80b3e1a6c7e33bec326cd4.pdf?_ga=2.35445028.481502416.1652128440-340601477.1652128440
- RODRIGUES, E. N., DE S. MENDONÇA, M., ROSADO, J. L. O., y LOECK, A. E. (2010). Soil spiders in differing environments: *Eucalyptus* plantations and grasslands in the Pampa biome, southern Brazil. *Revista Colombiana de Entomology*, 36(2), 277-284.
- RUBIO, G. D., CORRONCA, J. Á., y DAMBORSKY, M. P. (2008). Do spider diversity and assemblages change in different contiguous habitats? A case study in the protected habitats of the Humid Chaco Ecoregion, Northeast Argentina. *Environmental Entomology*, 37(2), 419-430.
- RYPSTRA, A., CARTER, P., BALFOUR, R., y MARSHALL, S. (1999). Architectural features of agricultural habitats and their impact on the spider inhabitants. *Journal of Arachnology*, 27, 371-377.
- SILVEIRA, L., CHRETIES, C., ALONSO, J., AMORÍN, C., DE IZAGUIRRE, P., CRISCI, M., SYMONDS, S., MARTÍNEZ, L., GARCÍA, M., GARCÍA, F., DELGADO, S., CLÉRICI, C., BENTANCOR, L., HILL, M., ALLIAUME, F., CABRAL, P., AUDICIO, P., IROUMÉ, A., HUBER, A., y SCHIPILOV, A. (2011). *Efectos de la actividad forestal sobre los recursos suelos y aguas*. FPTA-INIA 32. Montevideo: Editorial Hemisferio Sur.
- SIMÓ, M., LABORDA, A., JORGE, C., y CASTRO, M. (2011a). Las arañas en agroecosistemas: bioindicadores terrestres de calidad ambiental. *INNOTEC (LATU)*, 6, 51-55.

- SIMÓ, M., LABORDA, A., JORGE, C., ALVES DÍAS, M., GUERRERO, J. C., y CASTRO, M. (2011b). Introduction, distribution and habitats of the invasive spider *Badumna longinqua* (L. Koch, 1867) (Araneae: Desidae) in Uruguay, with notes on its world dispersion. *Journal of Natural History*, 45(27-28), 1637-1648.
- SOCIEDAD DE PRODUCTORES FORESTALES (SPF) (2018). Uruguay forestal: zonas forestadas. [online] SPF. Recuperado de <https://www.spf.com.uy/forestacion-zonas-forestadas/>
- ŠTOKMANE, M., y SPUNĢIS, V. (2016). The influence of vegetation structure on spider species richness, diversity and community organization in the Apšuciems calcareous fen, Latvia. *Animal Biodiversity Conservation*, 39(2), 221-236. Recuperado de <https://raco.cat/index.php/ABC/article/view/315757>
- TOTI, D. S., COYLE, F. A., y MILLER, J. A. (2000). A structured inventory of Appalachian grass bald and heath bald spider assemblages and a test of species richness estimator performance. *Journal of Arachnology*, 28:329-345.
- UBICK, D., PAQUIN, P., CUSHING, P. E., y ROTH, V. (2005). *Spiders of North America: an identification manual*. Keen: American Arachnological Society.
- UETZ, G. W., HALAJ, A., y CADY, A. B. (1999). Guild structure of spiders in major crops. *Journal of Arachnology*, 27, 270-280. Recuperado de https://www.academia.edu/20993560/Guild_structure_of_spiders_in_major_crops
- UEHARA-PRADO, M., OLIVEIRA FERNANDES, J., DE MOURA BELLO, A., MACHADO, G., SANTOS, A. J., ZAGURY VAZ-DE-MELLO, F., y LUCCI FREITAS, A. (2009). Selecting terrestrial arthropods as indicators of small-scale disturbance: A first approach in the Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity Conservation*, 142: 1220-1228.
- WISE, D. H. (1993). *Spiders in ecological webs*. Cambridge: Cambridge University Press.

Respuesta de un ensamble de anfibios a la actividad forestal¹

RAÚL MANEYRO Y SANTIAGO CARREIRA

Introducción

La crisis global de la biodiversidad es un fenómeno que impacta en casi todos los grupos de organismos y cuyas consecuencias son impredecibles. Un informe reciente consigna que más de un millón de especies se encuentran amenazadas y que el 75% de la superficie de los ecosistemas terrestres presenta un importante grado de deterioro (IPBES, 2019). Este deterioro global se encuentra más acentuado en algunos grupos zoológicos y botánicos, y tal es el caso de los anfibios. A nivel global se estima que el 27% de las especies que han sido evaluadas de acuerdo con los protocolos de listas rojas se encuentran en alguna categoría de amenaza, pero este valor se incrementa hasta el 40% en el caso de los anfibios, con cifras que podrían oscilar entre un 32% y un 53% (IUCN, 2019). En Uruguay estos valores son similares, y en la última evaluación hecha con esta metodología, el 25% de las especies de anfibios cumplen criterios para considerarse amenazadas al tiempo que un 8% están en la categoría de «casi amenazadas» (Carreira y Maneyro, 2015). Por último, en Uruguay un 8% son especies con «datos insuficientes», una categoría que a nivel mundial puede implicar que la mitad de las especies incluidas en ella se encuentren también en algunas de las categorías de amenaza (González del Pliego et al., 2019), lo que hace aún más crítica la situación de conservación de este grupo zoológico. Las amenazas a nivel global parecen ser multifactoriales y se han identificado para este grupo zoológico principalmente tres, el cambio del uso de la tierra (destrucción de hábitat y fragmentación), el cambio climático y los patógenos (por ejemplo, la quitridiomycosis, causada por el hongo *Batrachochytrium dendrobatidis*) (Hof, Araújo, Jetz y Rahbek, 2011).

1 Cita recomendada: Maneyro, R., y Carreira, S. (2023). Respuesta de un ensamble de anfibios a la actividad forestal. En: A. Brazeiro (Ed.), *Biodiversidad en paisajes forestados de Uruguay* (pp. 67-86). Montevideo: Universidad de la República.

En este escenario y a nivel nacional las evaluaciones apuntan sobre todo a que la causa de amenaza más frecuente para las especies de anfibios de Uruguay es la pérdida y fragmentación del hábitat (Maneyro y Carreira, 2006; Maneyro, Carreira y Marin da Fonte, 2017; Maneyro, Langone y Carreira, 2019). En la mayoría de los casos esa pérdida está asociada al aumento de la frontera urbana y la transformación asociada con actividades agrosilvopastoriles, ya que estas actividades productivas pueden provocar cambios significativos de estructura y funcionamiento en los ecosistemas naturales (Alix, Anderson, Grand y Guyer, 2014; Silva, Oliveira, Gibss y Rossa-Feres, 2012).

Los anfibios son organismos sensibles en particular a este tipo de cambios, en gran medida debido a su ciclo de vida bifásico (con una fase larvaria acuática y una fase adulta terrestre), al tiempo que su piel permeable es una barrera poco eficaz para el ingreso de sustancias contaminantes a su organismo (García-Muñoz, Guerrero, Gilbert y Parra, 2010; Schuytema y Nebeker, 1999). Los efectos sobre los individuos pueden aparecer en forma inmediata o ser resultado de respuestas a procesos bioacumulativos (Montori *et al.*, 2007). Por alguna de estas vías, la forestación a gran escala puede comprometer la sobrevivencia de los anfibios (Means, Palis y Baggett, 1996), generando efectos directos e indirectos sobre sus poblaciones ya sea por los cambios en la estructura del ambiente (Machado, Moreira y Maltchik, 2012; Silva, Martins y Rossa-Feres, 2011) como por la pérdida de calidad del hábitat (Johnson, Hartson, Larson y Sutherland, 2008; Knutson *et al.*, 1999). A pesar de que se verifica en Uruguay un crecimiento sostenido de la superficie forestada (GEO, 2008) con un incremento promedio entre 1990 y 2015 de 34.400 ha anuales (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura [FAO], 2015), ese crecimiento no se ha visto acompañado del aumento en el conocimiento de los efectos de la actividad sobre la biodiversidad.

El objetivo de este trabajo fue evaluar los efectos de la forestación sobre el ensamble de anfibios adultos, sobre la base de la comparación de parámetros ecológicos comunitarios y poblacionales entre plantaciones forestales de pinos y eucaliptos con ecosistemas naturales aledaños (campo y bosque ribereño).

Materiales y métodos

Área de estudio

Los muestreos se hicieron en localidades próximas a Rincón de Zamora, departamento de Tacuarembó (Figura 1). Se seleccionaron sitios con forestaciones de pinos (*Pinus taeda*) y eucaliptos (*Eucalyptus grandis*) de distintas edades y sitios sin actividad forestal, no contándose con información de su historia agrícola.

Para cada especie forestal se estudiaron dos edades del cultivo. El estrato de pinos jóvenes (PC) se evaluó en un rodal con individuos de menos de seis meses de edad en el momento de comenzar los muestreos mientras que el de pinos adultos (PG) está conformado por individuos de más de 18 años de plantados. El sitio de eucaliptos jóvenes (EC) estaba conformado por ejemplares de hasta 5 años, mientras que el de eucaliptos adultos (EG) poseía individuos de más de diez años. Los sitios sin actividad forestal corresponden con una zona de campo natural (P) dedicado a la ganadería extensiva con una zona levemente inundable, y un bosque ribereño (M) aledaño al río Tacuarembó, con un gradiente de bosque parque a bosque galería.



Figura 1. Detalle con la localización del área de estudio.

Fuente: elaboración propia.

Obtención de las muestras

En cada uno de los estratos se trazó un transecto, y a lo largo de este se colocaron cuatro sistemas de trampas de caída (Corn, 1994; Bury y Corn, 1987). Cada uno de estos sistemas incluyó una trampa central conectada por tres vallas de intercepto de 5 m de longitud con tres trampas periféricas dispuestas en el extremo de las vallas (Figura 2). Las trampas consistieron en recipientes de 20 l, con pared lisa, enterrados hasta el borde con líquido fijador. De este diseño se desprende que fueron colocadas 96 trampas (cuatro trampas por sistema en cada uno de los cuatro sistemas de los seis transectos). Los sistemas de trampas se colocaron al menos a 150 m de los bordes de los rodales, y con una distancia mínima de 100 m entre ellos.

Las trampas permanecieron activas durante un año, entre febrero de 2007 y febrero de 2008. Estas se revisaron una vez al mes, cuando se colectan todos los ejemplares que se encontraron en ellas. Cada individuo fue pesado (masa en gramos, W), medido (largo hocico-cloaca en milímetros, LHC) y determinado taxonómicamente a nivel de especie.



Figura 2. Imagen de un sistema de trampas de caída en un cultivo de eucaliptos. Se colocaron en cada sitio cuatro sistemas con cuatro trampas cada uno.

Análisis de datos

Para comparar la composición de los ensambles de anfibios entre sitios se utilizaron dos abordajes principales. En primer lugar, se analizó la variación en biomasa y frecuencia entre sitios a nivel de ensamble y se estimó el nivel de anidamiento entre los sitios a través del índice Z del valor de anidamiento BR (Brualdi y Sanderson, 1999). El anidamiento permite evaluar en que grado la composición de especies de los ensambles más pobres tiende a ser un subgrupo anidado de la composición de los ensambles más ricos en especies.

Por otro lado, se construyeron curvas de enrarecimiento para cada sitio (Gotelli y Graves, 1996), buscando determinar posibles diferencias entre la riqueza de los sitios en forma independiente de los tamaños muestrales. También se contrastaron diferencias en los valores de diversidad (medida a través del índice de Shannon-Wiener) entre sitios usando *test* de t (Hutcheson, 1970). Para comparar las riquezas se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis, y los resultados entre pares de sitios se analizaron con una prueba *post hoc* (Dunn, 1964).

Para comparar atributos de los individuos (tamaño y estado energético) entre los distintos sitios, se seleccionaron las especies más abundantes. El criterio para elegir estas especies se basó en que al menos, constituyeran un 5% del total de la muestra total y que estuvieran presentes en todos los sitios. Se comparó el LHC de los individuos entre los distintos sitios, utilizando la prueba de Kruskal-Wallis. Las comparaciones *post-hoc* se hicieron evaluando los rangos medios para cada par especie / sitio según lo sugerido por Siegel y Castellan (1988).

El estado energético de los individuos se evaluó calculando su condición corporal a través de un Índice de Condición Corporal (BCI). Para ello se usaron los residuos de las regresiones $\text{Log}(W) = f[\text{Log}(\text{LHC})]$, por ser un método considerado como uno de los más apropiados para anfibios (Băncilă *et al.*, 2010). Para el cálculo de este índice, cada ejemplar se considera una réplica, y por lo tanto se deben hacer las regresiones por grupos de especies y sitios, a los efectos de evaluar sus diferencias con una prueba no paramétrica (U de Mann-Whitney). Todos los análisis estadísticos fueron desarrollados con el software Past 3.20 (Hammer *et al.* 2001) y Statistica 6.1 (StatSoft, 2004).

Resultados

Análisis a escala de ensamble

Fueron registrados 4828 individuos, y el ensamble analizado estuvo compuesto por 15 especies (Bufonidae: 1, Microhylidae: 1, Leptodactylidae: 7, Hylidae: 4, Alsodidae: 1 y Odontophrynidae: 1). Los sitios con mayor riqueza absoluta (Tabla 1) fueron los pinares (13 especies) y los que presentaron menor riqueza fueron los sitios de campo natural y bosque ribereño (ambos con 11 especies). El valor del índice $Z_{(BR)}$ fue $-1,2$ (indicando anidamiento alto, pero no significativo), diez especies fueron registradas en todos los sitios analizados, y solo dos especies estuvieron presentes en un solo sitio (*Limnomedusa macroglossa* en PC y *Scinax squalirostris* en EC).

Tabla 1. Composición del ensamble analizado y abundancia total de anfibios en cada uno de los sitios

	EC	EG	M	P	PC	PG	Fo	At
<i>Rhinella dorbignyi</i>	-	5	23	2	-	3	4	33
<i>Elachistocleis bicolor</i>	177	51	14	185	56	3	6	486
<i>Leptodactylus gracilis</i>	24	32	1	40	111	25	6	233
<i>Leptodactylus latinasus</i>	176	94	64	115	355	23	6	827
<i>Leptodactylus mystacinus</i>	12	16	3	4	20	7	6	62
<i>Leptodactylus luctator</i>	27	29	106	101	60	15	6	338
<i>Boana pulchella</i>	76	42	14	17	20	4	6	173
<i>Pseudis minuta</i>	13	4	36	41	4	23	6	121
<i>Scinax granulatus</i>	-	3	-	-	2	4	3	9
<i>Scinax squalirostris</i>	1	-	-	-	-	-	1	1
<i>Limnomedusa macroglossa</i>	-	-	-	-	9	-	1	9
<i>Odontophrynus americanus</i>	138	64	2	138	43	9	6	394
<i>Physalaemus biligonigerus</i>	1	-	-	-	9	27	3	37
<i>Physalaemus riograndensis</i>	202	280	16	80	122	4	6	704
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	173	27	616	283	54	252	6	1405
S	12	12	11	11	13	13		
A	1020	647	895	1006	865	399		

Notas: EC: eucaliptos jóvenes, EG: eucaliptos adultos, M: bosque ribereño, P: campo natural. PC: pinos jóvenes, PG: pinos adultos, Fo: frecuencia de ocurrencia (número de sitios en que una especie estuvo presente), At: frecuencia absoluta por especie (número de individuos), S: riqueza de especies por sitio, y A: abundancia de individuos por sitio.

Fuente: elaboración propia.

En la Figura 3 se muestran las curvas de enrarecimiento para cada sitio. Todas las curvas muestran evidencia de saturación, indicando que el esfuerzo de muestreo fue adecuado en cada uno de los ambientes. Al comparar los valores de riqueza de cada ambiente a un nivel fijo de esfuerzo de muestreo, por ejemplo, a 350 individuos, se verifica que la mayor riqueza total corresponde a plantaciones de pino, seguido por plantaciones de eucaliptos, y por último, las menores riquezas se dieron en el bosque y campo natural. Por su parte, los índices de diversidad (Figura 4) exhibieron caídas desde los sitios con forestaciones jóvenes (PC, EC) hacia sitios con forestaciones adultas (PG, EG), y muchas de estas diferencias fueron significativas entre pares de sitios (Tabla 2).

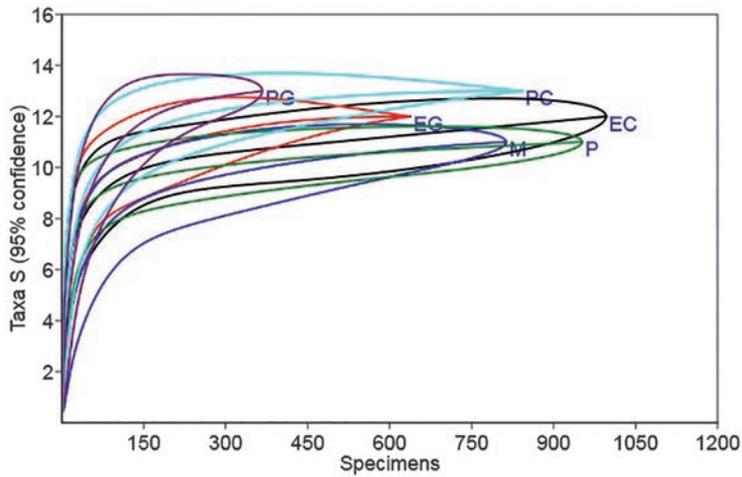


Figura 3. Curvas de enrarecimiento (con intervalos de confianza) para cada uno de los sitios. PC: pinos jóvenes, PG: pinos adultos, EC: eucaliptos jóvenes, EG: eucaliptos adultos, M: bosque ribereño y P: campo natural. Fuente: elaboración propia.

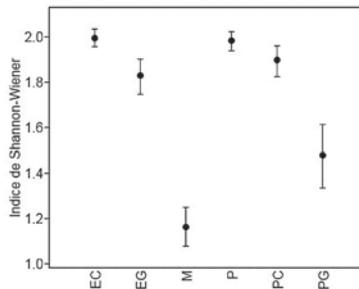


Figura 4. Valores de los índices de diversidad de Shannon-Wiener para cada uno de los sitios (los intervalos de confianza fueron calculados en base a un bootstrap con 9999 simulaciones). EC: eucaliptos jóvenes, EG: eucaliptos adultos, M: bosque ribereño, P: campo natural, PC: pinos jóvenes, y PG: pinos adultos. Fuente: elaboración propia.

Tabla 2. Valores de t (sobre la diagonal) y de p (bajo la diagonal) para las comparaciones del índice de Shannon-Wiener entre pares de sitios

	EC	EG	M	P	PC	PG
EC	-	3,66	3,76	0,37	-2,41	-6,94
EG	< 0,001	-	16,92	-3,36	1,29	-4,27
M	< 0,001	< 0,001	-	16,50	13,00	16,92
P	0,709 NS	< 0,001	< 0,001	-	-2,09	-6,75
PC	< 0,05	0,197 NS	< 0,001	< 0,05	-	5,27
PG	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	-

ec: eucaliptos jóvenes, eg: eucaliptos adultos, M: bosque ribereño, P: campo natural, pc: pinos jóvenes, pg: pinos adultos.

Fuente: elaboración propia.

Entre los sitios se verificaron diferencias en la riqueza media ($H = 37,1$; $P < 0,0001$; Figura 5), la abundancia ($H = 28,8$; $P < 0,0001$; Figura 6) y la biomasa ($H = 24,3$; $P < 0,001$; Figura 7). Las pruebas *a posteriori* para estos tres parámetros se muestran en las Tablas A1, A2 y A3 del Anexo, respectivamente.

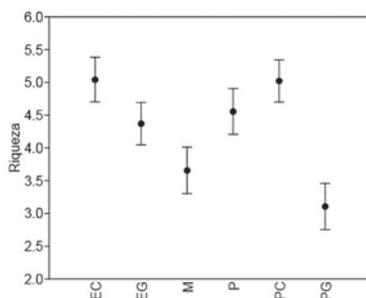


Figura 5. Valores de riqueza (número de especies) para cada uno de los sitios (los intervalos de confianza se calcularon tomando los sistemas como réplicas independientes). ec: eucaliptos jóvenes, eg: eucaliptos adultos, M: bosque ribereño, P: campo natural, pc: pinos jóvenes, pg: pinos adultos.

Fuente: elaboración propia.

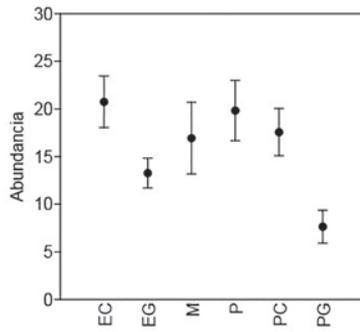


Figura 6. Valores de abundancia (número de individuos) para cada uno de los sitios (los intervalos de confianza se calcularon tomando los sistemas como réplicas independientes). EC: eucaliptos jóvenes, EG: eucaliptos adultos, M: bosque ribereño y P: campo natural, PC: pinos jóvenes, PG: pinos adultos.

Fuente: elaboración propia.

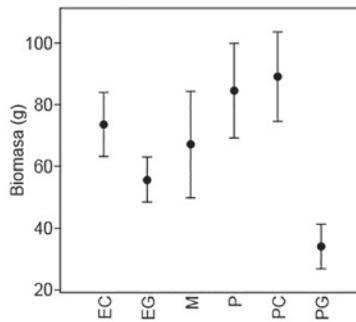


Figura 7. Valores de biomasa (en g) para cada uno de los sitios (los intervalos de confianza se calcularon tomando los sistemas como réplicas independientes). EC: eucaliptos jóvenes, EG: eucaliptos adultos, M: bosque ribereño, P: campo natural, PC: pinos jóvenes, PG: pinos adultos.

Fuente: elaboración propia.

Análisis a escala intraespecífica

Las siete especies más abundantes fueron por su orden: *Pseudopaludicola falcipes* (1405), *Leptodactylus latinasus* (827), *Physalaemus riograndensis* (704), *Elachistocleis bicolor* (486), *Odontophrynus americanus* (394), *Leptodactylus luctator* (338) y *Leptodactylus gracilis* (233) (Tabla 1). Todas ellas representaron al menos el 5% de la muestra y la suma de los individuos de estas especies conforma el 90,8% del total de los ejemplares analizados.

Tabla 3. Resultados de los análisis de LHC (en mm) para los tests de Kruskal-Wallis (H) y tests post hoc (z' valor del estadístico de la prueba post hoc)

	Elbic		Legra		Lelat		Lepla		Odame		Phyrío		Psfal	
H	49,25		22,66		13,51		18,65		49,43		21,47		29,54	
p	< 0,001		< 0,001		< 0,05		< 0,01		< 0,001		< 0,001		< 0,001	
	z'	p	z'	p	z'	p	z'	p	z'	p	z'	p	z'	p
P-EC	4,33	***	3,26	*	1,24	NS	0,91	NS	1,17	NS	0,81	NS	1,82	NS
P-EG	1,27	NS	3,61	**	2,36	NS	0,43	NS	3,96	**	1,58	NS	1,54	NS
P-PC	2,33	NS	1,56	NS	3,23	*	0,28	NS	5,42	***	2,56	NS	1,40	NS
P-PG	2,42	NS	3,08	*	1,78	NS	3,99	***	3,85	**	2,46	NS	0,57	NS
EC-EG	1,60	NS	0,05	NS	1,41	NS	0,40	NS	3,02	*	1,00	NS	0,66	NS
EC-PC	5,29	***	2,46	NS	2,15	NS	1,05	NS	4,61	***	2,28	NS	0,21	NS
PC-PG	2,97	*	2,25	NS	0,28	NS	3,98	**	1,03	NS	1,75	NS	1,05	NS
EG-PG	2,03	NS	0,27	NS	0,34	NS	3,19	*	2,03	NS	2,10	NS	1,29	NS

Referencias de especies: Elova: *Elachistocleis bicolor*, Legra: *Leptodactylus gracilis*, Lelat: *Leptodactylus latinasus*, Lepla: *Leptodactylus luctator*, Odame: *Odontophrynus americanus*, Phrio: *Physalaemus riograndensis*, Psfal: *Pseudopaludicola falcipes*. * < 0,05; ** < 0,01; *** 0,001. PC: pinos jóvenes, PG: pinos adultos, EC: eucaliptos jóvenes, EG: eucaliptos adultos, M: bosque ribereño, P: campo natural

Fuente: elaboración propia.

En todas las especies se observaron diferencias significativas en los tamaños (LHC) entre sitios y en varios de ellos estas diferencias estuvieron explicadas por el tipo de bosque o la edad de los rodales (Tabla 3). Este patrón no fue consistente con el observado en los análisis de la condición corporal, ya que para este parámetro solo se hallaron diferencias significativas entre sitios para *Leptodactylus luctator*, y en menor medida para *Leptodactylus latinasus* (Tabla 4).

Tabla 4. Resultados de los análisis de condición corporal para los tests de Kruskal-Wallis (H) y tests post hoc (z' valor del estadístico de la prueba post hoc)

	Elbic		Legra		Lelat		Lepla		Odame		Phyrio		Psfal	
H	49,25		22,66		13,51		18,65		49,43		21,7		29,54	
p	< 0,001		< 0,001		< 0,05		< 0,01		< 0,001		< 0,001		< 0,001	
	z'	p	z'	p	z'	p	z'	p	z'	p	z'	p	z'	p
P-EC	0,94	NS	1,72	NS	1,28	NS	7,94	***	0,12	NS	0,34	NS	0,75	NS
P-EG	0,94	NS	1,68	NS	2,23	NS	0,11	NS	0,06	NS	0,27	NS	0,31	NS
P-PC	1,07	NS	2,14	NS	3,35	*	0,03	NS	0,04	NS	0,17	NS	0,19	NS
P-PG	0,19	NS	1,32	NS	1,69	NS	0,21	NS	0,36	NS	0,08	NS	0,20	NS
EC-EG	0,32	NS	0,18	NS	1,23	NS	6,34	***	0,03	NS	0,11	NS	0,05	NS
EC-PC	0,42	NS	0,23	NS	2,23	NS	7,40	***	0,04	NS	0,17	NS	0,64	NS
PC-PG	0,09	NS	0,26	NS	0,12	NS	0,21	NS	0,32	NS	0,03	NS	0,30	NS
EG-PG	0,06	NS	0,23	NS	0,32	NS	0,26	NS	0,32	NS	0,01	NS	0,23	NS

Referencias de especies: Elova: *Elachistocleis bicolor*, Legra: *Leptodactylus gracilis*, Lelat: *Leptodactylus latinasus*, Lepla: *Leptodactylus luctator*, Odame: *Odontophrynus americanus*, Phrio: *Physalaemus riograndensis*, Psfal: *Pseudopaludicola fálcpes*. * < 0,05; *** 0,001. PC: pinos jóvenes, PG: pinos adultos, EC: eucaliptos jóvenes, EG: eucaliptos adultos, M: bosque ribereño, P: campo natural

Fuente: elaboración propia.

Discusión y conclusiones

Las especies observadas durante el estudio pueden considerarse entre las más comunes de las que integran el elenco de la fauna de anfibios de Uruguay (Maneyro y Carreira, 2012), todas presentan amplia distribución a nivel nacional y ninguna se encuentra en categorías de amenaza de acuerdo con los criterios de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN), (Maneyro, Langone y Carreira, 2019). La riqueza de especies registrada (quince especies) es un poco menor que la observada en otros ensamblajes del norte de Uruguay y sur de Brasil, donde han sido reportadas al menos veinte especies (Núñez, Maneyro, Langone y De Sá, 2004; Maneyro, 2008; Justo *et al.*, 2013) y también difiere en forma importante de la riqueza esperada para la región, la que oscila en el entorno de las 26 a 28 especies (Brazeiro *et al.*, 2015). Un resultado llamativo es la ausencia de registros de

individuos de *Dendropsophus sanborni* y los registros ocasionales de *Scinax squalirostris* y *S. granulatus*, ya que son especies de ocurrencia frecuente en todos los ecosistemas de la región y de amplia distribución en Uruguay (Maneyro y Carreira, 2012). Este resultado se puede interpretar primariamente como producto de un sesgo de muestreo hacia el registro de especies caminadoras y saltadoras en desmedro de las especies trepadoras, algo que ya ha sido señalado en estudios con trampas de caída (Corn, 1994; Enge, 2001). Sin embargo, durante los muestreos con trampas también se llevaron a cabo escuchas en sitios de reproducción y búsqueda activa de individuos. Tampoco en estas instancias esas especies fueron registradas con la frecuencia esperada para esa localidad geográfica. Entre los Hylidae, las vocalizaciones de *Boana pulchella* fueron registradas en 17 de 24 muestreos (con una importante abundancia relativa), mientras que *D. sanborni*, *S. squalirostris* y *S. granulatus* solo presentaron registros ocasionales.

Por otra parte, no se puede descartar un efecto del uso de la tierra sobre el ensamble de anfibios de la región. Tanto la utilización histórica de esos ambientes para la agricultura, como la reciente incorporación de la actividad forestal, son emprendimientos que pueden tener consecuencias directas sobre las poblaciones de anfibios, que pueden generar reducciones poblacionales e incluso extinciones locales (Bionda, Di Tada y Lajmanovich, 2011; Saccol, Bolzan y Santos, 2017). La distribución actual a mesoescala de estos vertebrados en el territorio está determinada por factores mucho más complejos que aquellos que derivan de estimaciones basadas en localidades cercanas, es decir a partir de proyecciones con información histórica.

A escala global, en el presente estudio no se observaron diferencias cualitativas en la riqueza. Entre los sitios estudiados, y la mayoría de las especies estuvieron presentes en todos ellos. A pesar de que se calculan sobre la base de matrices de presencia-ausencia, los valores de $Z_{(BR)}$ indicaron que el anidamiento entre sitios no es significativo. Si bien algunas especies están presentes en un solo sitio (i.e., *Scinax squalirostris*, *Limnomedusa macroglossa*) o tienen abundancias particularmente bajas (como *Scinax granulatus* o *S. squalirostris*), la mayoría (y las más abundantes) se encuentran representadas en todos los lugares de muestreo.

La diversidad (medida a través del índice de Shannon-Wiener) tiene una caída significativa en los cultivos más viejos, tal como ya fue observado en localidades de Brasil (Machado *et al.*, 2011). Tanto en las zonas con pinos como con eucaliptos, si bien la riqueza global no tiene diferencias importantes, la diversidad difiere significativamente con la edad de la plantación, y a su vez presenta diferencias entre el campo natural y los cultivos (salvo con los eucaliptos jóvenes). Esto se puede interpretar como una consecuencia del manejo previo a la plantación, donde la preparación de la tierra, que implica la modificación de factores abióticos o bióticos, tiene consecuencias

directas que se reflejan en cambios en la estructura y composición de los ensambles de anfibios.

Las diferencias en riqueza, abundancia y biomasa entre sitios muestran patrones consistentes. Se observan caídas en las medidas de tendencia central (con valores menores en cultivos más viejos) en los tres parámetros. Si bien hay diferencias significativas entre los sitios a escala global, son pocos los pares de sitios que sostienen estas diferencias, y todos ellos se relacionan con la caída en los parámetros observados en los pinos adultos. Una excepción lo constituye la caída en abundancia en los eucaliptos que muestra un efecto marginalmente significativo de la edad del cultivo. Las caídas en las medidas de tendencia central ya fueron observadas en estudios comparativos de riqueza de anfibios en pastizales y plantaciones forestales, y estas fueron atribuidas a las modificaciones en la arquitectura del paisaje, la incidencia de la luz y atributos químicos del suelo (Saccol, Bolzan y Santos, 2017). No obstante, la idea de que los ensambles de anfibios en sitios forestados son subconjuntos de los de la matriz de campos naturales que los rodean no pudo ser ratificado en nuestro estudio (al menos, el anidamiento no fue significativo), y esto puede ser consecuencia de que el ensamble ya se encuentre empobrecido antes de la implantación del cultivo, dejando poco margen a la presencia de especies especialistas de ambientes de pastizales o praderas inundables. Los cambios a escala de edad de los cultivos son los más esperables en este tipo de análisis. Las caídas en diversidad, riqueza, abundancia y biomasa son fenómenos que han sido atribuidos a los efectos tanto físicos (asoleamiento, humedad, etc.) como bióticos (Machado, Moreira y Maltchik, 2012).

Los análisis entre sitios en las especies mejor representadas muestran efectos más evidentes en el tamaño de los individuos que en su condición corporal. En este sentido, varias especies muestran diferencias de tamaño entre los lugares, y entre ellas una de las más importantes es la de *Odontophrynus americanus* que exhibe diferencias significativas de tamaño entre casi todos los pares de sitios. Las demás especies tienen diferencias entre uno y tres pares de sitios y dos especies no exhiben diferencias (*Physalaemus riograndensis*, *Pseudopaludicola falcipes*). Las posibles explicaciones tienen dos vertientes: en las especies que se mueven poco (*Odontophrynus americanus*) se vería favorecido el mantenimiento de diferencias debido a que distintas poblaciones presentarían una oferta de recursos diferente, y habría poco intercambio de individuos entre sitios. Por otra parte, las especies pequeñas tenderían a no exhibir grandes diferencias, pero en este caso no puede descartarse el efecto del error asociado a la toma de las medidas. En la condición corporal la única especie que exhibe una diferencia entre sitios es *Leptodactylus luctator*. Este taxón pertenece a un grupo de especies que tiene un importante tamaño, lo cual facilita el manejo y permite mediciones precisas. A su vez poseen una relativa fidelidad al lugar de cría y alimentación (Dixon y Staton 1976), una característica que favorece el desarrollo de diferencias interpoblacionales. Un aspecto interesante a explorar

es si las diferencias de tamaño se relacionan con diferencias en la edad de los individuos (por ejemplo, utilizando esqueletocronología), ya que a partir de las observaciones presentadas no puede descartarse la hipótesis de que haya un uso diferencial de los estratos en función de la edad de los individuos.

Los resultados muestran que distintas especies responden de forma diferente a los cambios provocados en el ambiente, lo cual proviene de causas de distinto tipo asociadas a la historia de vida de cada taxa, así como a la del territorio que ocupan. La respuesta observada de este grupo zoológico a los cambios ambientales refuerza su reconocida utilidad como bioindicadores. Sin embargo, para poder identificar las causas que modelan estos patrones es necesario un abordaje a múltiple escala que incluya estudios experimentales, así como trabajos de campo de largo plazo (por ejemplo, que comprendan las distintas etapas de manejo que compone un ciclo forestal).

Agradecimientos

Los autores agradecen a Mariana Beheregaray, Edwin da Costa, Ignacio Lombardo y Alejandro Nuñez por la colaboración en los trabajos de campo y laboratorio, y a Horacio Giordano de Montes del Plata por el continuo apoyo al proyecto.

Bibliografía

- ALIX, D. M., ANDERSON, C. J., GRAND, J. B., y GUYER, C. (2014). Evaluating the effects of land use on headwater wetland amphibian assemblages in coastal Alabama. *Wetlands*, 34, 917-926.
- BĂNCILĂ, R. I., HARTEL, T., PLĂIAȘU, R., SMETS, J., y COGĂLNICEANU, D. (2010). Comparing three body condition indices in amphibians: a case study of yellow-bellied toad *Bombina variegata*. *Amphibia-Reptilia*, 31, 558-562.
- BIONDA, L. C., DI TADA, I. E., y LAJMANOVICH, R. C. (2011). Composition of amphibian assemblages in agroecosystems from the Central Region of Argentina. *Russian Journal of Herpetology*, 18(2), 93-98. Recuperado de https://www.researchgate.net/profile/Clarisa-Bionda/publication/258909974_Composition_of_amphibian_assemblages_in_agroecosystems_from_the_central_region_of_Argentina/links/00b7d529620e1aa034000000/Composition-of-amphibian-assemblages-in-agroecosystems-from-the-central-region-of-Argentina.pdf
- BRAZEIRO, A., ACHKAR, M., BARTESAGHI, L., CERONI, M., ALDABE, J., CARREIRA, S., DUARTE, A., GONZÁLEZ, E., HARETCHE, F., LOUREIRO, M., MARTÍNEZ-LANFRANCO, J. A., MANEYRO, R., SERRA, S., y ZARUCKI, M. (2015). Mapeo de la biodiversidad de Uruguay. En: A. BRAZEIRO (Ed.), *Eco-Regiones de Uruguay: Biodiversidad, Presiones y Conservación. Aportes a la Estrategia Nacional de Biodiversidad* (pp. 22-31). Montevideo: Facultad de Ciencias, Universidad de la República-CIEDUR-vs Uruguay-SZU.
- BRUALDI, R. A., y SANDERSON, J. G. (1999). Nested species subsets, gaps, and discrepancy. *Oecologia*, 119, 256-264.
- BURY, R. B., y CORN, P. S. (1987). Evaluation of pit fall trapping in northwestern forests: Traps arrays with drift fences. *Journal of Wildlife Management*, 51, 112-119.
- CARREIRA, S., y MANEYRO, R. (2015). *Lista roja de los anfibios y reptiles del Uruguay. Una evaluación del estado de conservación de la herpetofauna de Uruguay sobre la base de los criterios de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza*. Montevideo: Dinama. Recuperado de <https://szu.org.uy/listas-rojas/listarojaanfibioreptilesuruguay.pdf>
- CORN, P. S. (1994). Straight-Line drift fences and pitfall traps. En: W. HEYER, R. W. McDIARMID, M. DONNELLY y L. HAYEK (Eds.), *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for Amphibians* (pp. 109-117). Washington D.C.: Smithsonian Institution Press.
- DIXON, J. R., y STATON, M. A. (1976). Some aspects of the biology of *Leptodactylus macrosternum* Miranda-Ribeiro (Anura: Leptodactylidae) of the Venezuelan Llanos. *Herpetologica*, 32(2), 227-232. Recuperado de <https://www.jstor.org/stable/3891743>
- DUNN, O. J. (1964). Multiple comparisons using rank sums. *Technometrics*, 6, 241-252.
- ENGE, K. (2001). The Pitfalls of Pitfall Traps. *Journal of Herpetology*, 35(3), 467-478. <https://doi.org/10.2307/1565965>
- GARCÍA-MUÑOZ, E., GUERRERO, F., GILBERT, J. D., y PARRA, G. (2010). Paradoja del enriquecimiento agrícola. *Iniciación a la Investigación*, 5, 1-7. Recuperado de <https://revistaselectronicas.ujaen.es/index.php/ininv/article/view/441>
- GONZÁLEZ DEL PLIEGO, P., FRECKLETON, R. P., EDWARDS, D. P., SCHEFFERS, B. R., PYRON, R. A., y JETZ, W. (2019). Phylogenetic and Trait-Based Prediction of Extinction Risk for Data-Deficient Amphibians. *Current Biology*, 29, 1557-1563. Recuperado de [https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0960-9822\(19\)30403-8](https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0960-9822(19)30403-8)

- GOTELLI, N. J., y GRAVES, G. R. (1996). *Null models in ecology*. Washington: Smithsonian Institution press.
- HAMMER, Ø., HARPER, D. A. T., y RYAN, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4, 1-9.
- HARRIS, R. N. (2008). Body condition and order of arrival affect cooperative nesting behaviour in four-toed salamanders *Hemidactylium scutatum*. *Animal Behaviour*, 75, 229-233.
- HOF, C., ARAÚJO, M. B., JETZ, W., y RAHBEK, C. (2011). Additive threats from pathogens, climate and land-use change for global amphibian diversity. *Nature*, 480, 516-521.
- HUTCHESON K (1970). A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology*, 29.151 - 154.
- INTERGOVERNMENTAL SCIENCE-POLICY PLATFORM ON BIODIVERSITY AND ECOSYSTEM SERVICES (IPBES) (2019). *Media Release. Nature's Dangerous Decline 'Unprecedented'. Species Extinction Rates 'Accelerating'*. Recuperado de https://www.ipbes.net/news/Media-Release-Global-Assessment#_ftnref1
- INTERNATIONAL UNION FOR CONSERVATION OF NATURE AND NATURAL RESOURCES (IUCN) (2019). *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2019-2. Recuperado de <http://www.iucnredlist.org>
- JOHNSON, P. T. J., HARTSON, R. B., LARSON, D. J., y SUTHERLAND, D. R. (2008). Linking biodiversity loss and disease emergence: amphibian community structure determines parasite transmission and pathology. *Ecology Letters*, 11, 1017-1026.
- JUSTO, C., NIEVES, M., PEZZOLANO, A., SUÁREZ, A., QUINTANA, C., y MANEYRO, R. (2013). Anuros (Amphibia, Anura) de la Cuenca Alta del arroyo Cuñapirú (Rivera, Uruguay). *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 22, 72-83, 2.ª época.
- KNUTSON, M. G., SAUER, J. R., OLSEN, D. A., MOSSMAN, M. J., HEMESATH, L. M., y LANNON, M. J. (1999). Effects of landscape composition and wetland fragmentation on frog and toad abundance and species richness in Iowa and Wisconsin, U.S.A. *Conservation Biology*, 13(6), 1437-1446.
- MACHADO, I., MOREIRA, L. F. B., y MALTCHIK, L. (2012). Effects of pine invasion on anurans assemblage in southern Brazil coastal ponds. *Amphibia-Reptilia*, 33(2), 227-237. Recuperado de https://www.researchgate.net/publication/233917434_Effects_of_pine_invasion_on_anurans_assemblage_in_southern_Brazil_coastal_ponds
- MACHADO, L. M., MATHIAS, P. V. C., OLIVEIRA, J. M. B., SOUZA, P. C. F., y CALVÃO, L. B. (2011). O impacto de uma monocultura de eucalipto sobre a comunidade de anfíbios (Anuros) no município de Luziânia GO, Brasil. *Enciclopédia Biosfera*, 7, 1-16. Recuperado de <https://conhecer.org.br/ojs/index.php/biosfera/article/view/4575>
- MAGURRAN, A. E. (1988). *Ecological Diversity and its Measurement*. New Jersey: Princeton University Press.
- MANEYRO, R. (2008). Check list of anurans (Amphibia, Anura) from «Campo del Abasto» and surroundings, Rivera department, Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 17, 34-41, 2.ª época. Recuperado de http://www.szu.org.uy/boletin/vol17/34_41_vol17.pdf
- MANEYRO, R., y CARREIRA, S. (2006). Herpetofauna de la costa uruguaya. En: R. MENAFRA, L. RODRÍGUEZ-GALLEGO, F. SCARABINO y D. CONDE (Eds.), *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya* (pp. 233-246). Montevideo: Vida Silvestre Uruguay.

- MANEYRO, R., y CARREIRA, S. (2012). *Guía de Anfibios del Uruguay*. Montevideo: Ediciones de la Fuga.
- MANEYRO, R., CARREIRA, S., y MARIN DA FONTE, L. F. (2017). New red list of Uruguayan amphibian species. *FrogLog*, 25(1), 118, 7-9.
- MANEYRO, R., LANGONE, J., y CARREIRA, S. (2019). Anfibios. En: S. CARREIRA y R. MANEYRO (Eds.), *Lista roja de los anfibios y reptiles del Uruguay. Biología y conservación de los Anfibios y Reptiles en peligro de extinción a nivel nacional* (pp. 17-106). Montevideo: Dinama. Recuperado de https://szu.org.uy/listas_rojas/listar-jaanfibiosyreptilesuruguay.pdf
- MEANS, D. B., PALIS, J. G., y BAGGETT, M. (1996). Effects of slash pine silviculture on a Florida population of flatwoods salamander. *Conservation Biology*, 10(2), 426-437.
- MONTORI, A., LLORENTE, G. A., CARRETERO, M. A., SANTOS, X., RICHTER-BOIX, A., FRANCH, M., y GARRIGA, N. (2007). Bases para la gestión forestal en relación con la herpetofauna. En: J. CAMPRODON I SUBIRACH y E. PLANA BACH E (Eds.). *Conservación de la biodiversidad, fauna vertebrada y gestión forestal*. 2ª edición revisada y ampliada. Universitat de Barcelona.
- NÚÑEZ, D., MANEYRO, R., LANGONE, J. A., y DE SÁ, R. (2004). Distribución geográfica de la fauna de anfibios del Uruguay. *Smithsonian Herpetological Information Service*, 134, 1-34. Recuperado de <https://scholarship.richmond.edu/biology-faculty-publications/76/>
- ORGANIZACIÓN DE LAS NACIONES UNIDAS PARA LA ALIMENTACIÓN Y LA AGRICULTURA (FAO) (2015). *Evaluación de los recursos forestales mundiales 2015. Compendio de datos*. Roma: FAO. Recuperado de <https://www.fao.org/publications/card/es/c/bbcbof4e-cfe5-4abo-819a-f3a7b1ed1513/>
- PROGRAMA DE NACIONES UNIDAS PARA EL MEDIO AMBIENTE (PNUMA), Centro Latino Americano de Ecología Social (CLAES) y Dirección Nacional de Medio Ambiente (Dinama) (2008). *GEO Uruguay. Informe del estado del ambiente*. Montevideo: CLAES-PNUMA-Dinama. Recuperado de <http://ambiental.net/wp-content/uploads/2008/12/GeoUruguay2008.pdf>
- SACCOL, S. A. S., BOLZAN, A. M. R., y SANTOS, T. G. (2017). In the shadow of trees: oes *Eucalyptus* afforestation reduce herpetofaunal diversity in Southern Brazil? *South American Journal of Herpetology*, 12(1), 42-56.
- SCHUYTEMA, G. S., y NEBEKER, A. V. (1999). Effects of Ammonium Nitrate, Sodium Nitrate, and Urea on Red-Legged Frogs, Pacific Treefrogs, and African Clawed Frogs. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 63, 357-364.
- SIEGEL, S., y CASTELLAN, N. J. (1988). *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Nueva York: McGraw-Hill Book Company.
- SILVA, F. R., OLIVEIRA, T. A., GIBBS, J. P., y ROSSA-FERES, D. C. (2012). An experimental assessment of landscape configuration effects on frog and toad abundance and diversity in tropical agro-savannah landscapes of southeastern Brazil. *Landscape Ecology*, 27, 87-96.
- SILVA, R. A., MARTINS, I. A., y ROSSA-FERES, D. C. (2011). Environmental heterogeneity: anuran diversity in homogeneous environments. *Zoologia*, 28(5), 610-618. Recuperado de <https://www.scielo.br/j/zool/a/mvt6nR7BQpYMQBPjYMhKTCx/?format=pdf&lang=en>
- STATSOFT INC. (2004). *Statistica (data analysis software system), version 6.1*. Recuperado de www.statsoft.com.

Anexo

Tabla A1. Valores del estadístico de la prueba de Dunn (sobre la diagonal) y P (bajo la diagonal) para las comparaciones de riqueza (número de especies) entre pares de sitios

	EC	EG	M	P	PC	PG
EC	*	1,588	3,819	1,046	0,002	4,562
EG	0,112 NS	*	2,231	0,5419	1,589	2,975
M	< 0,001	< 0,05	*	2,773	3,821	0,744
P	0,296 NS	0,588 NS	< 0,01	*	1,048	3,517
PC	0,998 NS	0,112 NS	< 0,001	0,294 NS	*	4,564
PG	< 0,001	< 0,01	0,457NS	< 0,001	< 0,001	*

En negrita se destacan los valores de mayor interés para este trabajo. PC: pinos jóvenes, PG: pinos adultos, EC: eucaliptos jóvenes, EG: eucaliptos adultos, M: bosque ribereño, P: campo natural
Fuente: elaboración propia.

Tabla A2. Valores del estadístico de la prueba de Dunn (sobre la diagonal) y de P (bajo la diagonal) para las comparaciones de abundancia (número de individuos) entre pares de sitios

	EC	EG	M	P	PC	PG
EC	*	1,906	2,717	0,852	0,869	4,730
EG	0,057 NS	*	0,810	1,054	1,038	2,824
M	< 0,01	0,418 NS	*	1,865	1,848	2,014
P	0,394 NS	0,292 NS	0,062 NS	*	0,017	3,878
PC	0,385 NS	0,299 NS	0,065 NS	0,987 NS	*	3,862
PG	< 0,001	< 0,01	< 0,05	< 0,001	< 0,001	*

En negrita se destacan los valores de mayor interés para este trabajo. PC: pinos jóvenes, PG: pinos adultos, EC: eucaliptos jóvenes, EG: eucaliptos adultos, M: bosque ribereño, P: campo natural

Fuente: elaboración propia.

Tabla A3. Valores del estadístico de la prueba de Dunn (sobre la diagonal) y de P (bajo la diagonal) para las comparaciones de biomasa (en g) entre pares de sitios

	EC	EG	M	P	PC	PG
EC	*	0,900	2,387	0,071	0,182	3,665
EG	0,368 NS	*	1,487	0,829	1,081	2,765
M	< 0,05	0,137 NS	*	2,317	2,569	1,278
P	0,944 NS	0,407 NS	< 0,05	*	0,252	3,595
PC	0,856 NS	0,280 NS	< 0,01	0,801 NS	*	3,847
PG	< 0,001	< 0,01	0,201 NS	< 0,001	< 0,001	*

En negrita se destacan los valores de mayor interés para este trabajo. PC: pinos jóvenes, PG: pinos adultos, EC: eucaliptos jóvenes, EG: eucaliptos adultos, M: bosque ribereño, P: campo natural

Fuente: elaboración propia.

Diversidad y composición de ensamblajes de aves en ambientes nativos y plantaciones forestales en el norte de Uruguay: implicancias para la conservación¹

JUAN A. MARTÍNEZ-LANFRANCO,
FRANCISCO J. VILELLA Y DARREN A. MILLER

Introducción

El establecimiento de pequeños rodales con especies exóticas de árboles como sombra para el ganado, para la producción de leña o como protección contra el viento, ha sido una práctica tradicional en los pastizales del Río de La Plata (Geary, 2001). Sin embargo, en años recientes se ha promovido el desarrollo de plantaciones forestales a nivel comercial para atender la demanda regional y global por productos forestales. Por ejemplo, más de un millón y medio de hectáreas de pastizales en los campos de Uruguay y del sur de Brasil ya han sido convertidos a plantaciones de eucaliptos y pinos manejadas con intensidad (Gautreau, 2014). Estas plantaciones se han convertido en componentes integrales del paisaje en ciertas áreas de los Campos, en especial en el norte de Uruguay (Geary, 2001; Six, Bakker y Bilby, 2014). El desarrollo de la forestación comercial en ecosistemas de pastizal implica el remplazo de ambientes abiertos y dominado por plantas herbáceas por rodales monoespecíficos de árboles de crecimiento rápido. Este constituye un sistema estructural y funcionalmente diferente al ecosistema que reemplaza, con consecuencias previsibles sobre la biodiversidad, función ecológica y servicios ecosistémicos (Paruelo, 2012; Veldman *et al.*, 2015).

Pese a la preocupación general respecto de la expansión del sector forestal e impactos potenciales sobre la biodiversidad, los estudios de evaluación a campo han sido escasos (Medan *et al.*, 2011; Azpiroz *et al.*, 2012b). La

1 Cita recomendada: Martínez-Lanfranco, J. A., Vilella, F. J., y Miller, D. A. (2023). Diversidad y composición de ensamblajes de aves en ambientes nativos y plantaciones forestales en el norte de Uruguay: implicancias para la conservación. En: A. Brazeiro (Ed.), *Biodiversidad en paisajes forestados de Uruguay* (pp. 87-116). Montevideo: Universidad de la República.

mayoría de los antecedentes se han centrado en aves, y se han enfocado en eucaliptos abarcando una escasa representación de clases de edad y manejo de plantaciones (e.g., Filloy, Zurita, Corbelli y Bellocq, 2010; Dias *et al.*, 2013; Phifer *et al.*, 2016; Jacoboski, Mendonça-Lima y Hartz, 2016). Pautas para la conservación de la biodiversidad en paisajes de pastizal forestados necesitan de estudios que abarquen distintas etapas de la rotación forestal, variantes en el manejo de los rodales (por ejemplo, podas y raleos), e incluyendo las principales especies de árboles utilizadas (eucaliptos y pinos). Para contribuir a este vacío de información, desarrollamos un estudio basado en relaciones entre especie y hábitat en plantaciones forestales en el norte de Uruguay, utilizando comunidades de aves como grupo focal.

Las hipótesis y expectativas de este proyecto se centraron en el rol que juega la fisionomía vegetal como correlato de los patrones estructurales de las comunidades de aves (MacArthur, 1964; Willson, 1974; Roth, 1976; Wiens y Rotenberry, 1981; James y Wamer, 1982). El proceso forestal en pastizales implica la transformación de un hábitat abierto dominado por pastizales a una estructura vegetal marcadamente distinta en la que la avifauna local ha evolucionado y desarrollado sus estrategias de selección y uso de recursos. Nuestra expectativa era que la comunidad de aves reflejaría la variabilidad en estructura y composición de hábitat en rasgos comunitarios como riqueza de especies, equidad (distribución de abundancias) y composición de especies, dadas las marcadas diferencias en fisionomía vegetal entre hábitat naturales y plantaciones, así como en el ciclo de manejo forestal desde el establecimiento de un rodal hasta su madurez (Jones, Demarais y Ezell, 2012; Souza *et al.*, 2013; Six, Bakker y Bilby, 2014).

En concreto, los objetivos de este estudio se centraron en responder las siguientes preguntas: 1) ¿Cómo varía la diversidad y composición de los ensambles de aves entre ambientes nativos y plantaciones forestales de diferentes especies, edades y sometidas a manejos diferentes? 2) ¿Es posible establecer una conexión entre las respuestas comunitarias y cambios en la estructura de la vegetación a lo largo del ciclo forestal, y qué implicancias tiene para la conservación de aves en paisajes forestales?

Material y métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en varias localidades dentro de los departamentos de Tacuarembó y Rivera en los pastizales de los Campos del Norte de Uruguay (Soriano *et al.*, 1991; Figura 1). El área forma parte del Área Importante para la Conservación de las Aves (AICA) clasificada como «Quebradas y Pastizales del Norte» (Devenish *et al.*, 2009). El clima de la región es húmedo subtropical con veranos calurosos e inviernos templados (Essenwanger, 2001; Six, Bakker y Bilby, 2014). La topografía de la región es mayormente ondulada, intercalada con afloramientos rocosos y cerros chatos de unos doscientos metros de elevación. El paisaje estaba representado por pastizales, pajonales, humedales, bosque ribereño y bosque serrano, y plantaciones forestales. El área de estudio incluyó varias propiedades, la mayor de estas abarcaba unas 16.500ha operada por Weyerhaeuser-Uruguay. Otros sitios incluidos en el estudio eran propiedad de Cambium Forestal Uruguay (5042ha) intercaladas con los terrenos de Weyerhaeuser-Uruguay en Tacuarembó. El área total de estudio abarcó alrededor de cien mil hectáreas. Las plantaciones estaban formadas por rodales plantados con *Eucalyptus grandis* y *Pinus taeda*, con una rotación forestal de 12 a 15 años para eucalipto y 18 a 20 años para pino. Los rodales de eucalipto se encontraban en pendientes, debido a la baja tolerancia a heladas y suelos saturados, en tanto que los rodales de pinos se encontraban en elevaciones más bajas y adyacentes a las planicies (Six, Bakker y Bilby, 2014).

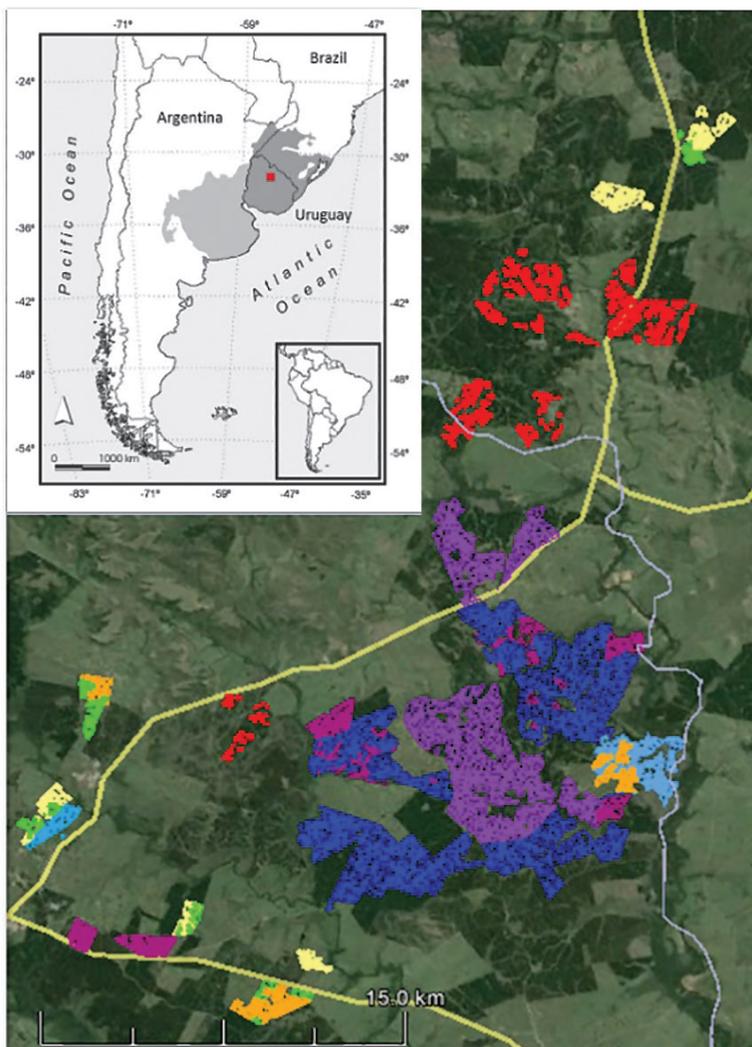


Figura 1. Mapa del área de estudio en el norte de Uruguay 2013–2014. Los pastizales del Río de la Plata están sombreados de gris en el mapa regional, con las pampas en gris claro y los Campos en gris oscuro. Los tipos de plantaciones (Tabla 1) están codificados con colores; EA: Eucalipto joven (amarillo), EI: Eucalipto intermedio (verde), EB: Eucalipto en mitad de rotación (naranja), EC: Eucalipto maduro (rojo), PB: Pino en mitad de rotación (celeste), PCn: Pino maduro no raleado (violeta), PCr: Pino maduro con raleo selectivo (lila), y PCrW: Pino maduro con raleo sistemático (azul). La línea gris representa al río Tacuarembó, y las amarillas las principales rutas nacionales
 Fuente: elaboración propia.

Diseño experimental

Desarrollamos una base espacial de datos en ArcMap 10 (ESRI, 2011) y utilizamos un diseño aleatorio estratificado para seleccionar puntos de conteo de aves y caracterización de la estructura de la vegetación. Los puntos de muestreo se colocaron a lo largo de transectos irregulares compuestos de agregaciones de puntos (i.e., clúster de puntos) en ambientes nativos y plantaciones. Cada punto se encontraba a una distancia mínima de 200 a 250m entre sí y a 50m del borde entre un tipo de vegetación y otro. Los ambientes nativos muestreados (Figura 2) incluyeron pastizales de lomada (UG), que son propensos a ser forestados tanto dentro de propiedades forestales como en predios ganaderos linderos a plantaciones, pastizales de zonas bajas y húmedales (LG), y bosques nativos ribereños y serranos (NF). Las plantaciones de pino y eucalipto seleccionadas (Figura 2) consistían en rodales representativos del ciclo de rotación, desde rodales recién plantados, rotación media hasta plantaciones aptas para cosecha (maduras). Estos consistieron en eucalipto joven (EA) plantado 2012-2013 (~1 año; excluidos de pastoreo), eucalipto en mitad de rotación (EB) plantados en 2006-2007 (~7 años), rodales intermedios a EA y EB plantados en 2010 (EI; 3 años), y rodales maduros plantados en 2002 (EC; 11 años). Los rodales de pino en nuestro estudio eran de mayor edad en general, incluyendo rodales en mitad de rotación plantados en 2004-2006 (PB; ~9 años) y rodales maduros plantados 1997-1999 (~16 años) y sujetos a tres condiciones de raleo diferente: no raleados (PCNR), raleo selectivo (PCRC) y raleo sistemático (PCRW); estas representan alternativas de raleo usuales en plantaciones forestales (Toyoshima *et al.*, 2013). No hubo rodales de pino disponibles que fueran recién plantados, ni pinos o eucaliptos cosechados en forma reciente. En este estudio, definimos los ambientes muestreados, tanto nativos como plantaciones, como asociaciones vegetales (Daubenmire, 1968; Krausman y Morrison, 2016), y nos referimos a ellos indistintamente como tipos de hábitat o tipos de ambiente.

Muestreo de vegetación

Cuantificamos la estructura de la vegetación en cada punto de muestreo con métodos estándar para pastizales (Fisher y Davis, 2010) y bosques (McElhinny, Gibbons, Brack y Bauhus, 2005). Determinamos el porcentaje de cobertura de vegetación herbácea y no herbácea, hojarasca, escombros leñosos (en adelante *ramerío*) y suelo desnudo con el método de punto-intercepto (Floyd y Anderson, 1987), colocando aleatoriamente cuatro cuerdas de 20m (con marcas cada metro; 80 en total) en cada punto cardinal y centradas en el punto; para cada clase de cobertura determinamos también la altura en centímetros. Calculamos el perfil vertical de la vegetación en

cada punto como el porcentaje obstruido por vegetación en una tabla de $1,8\text{m} \times 20\text{cm}$ (dividido en seis secciones de 30cm). Colocamos el tablero en el centro de cada punto y cuantificamos el área cubierta por vegetación en incrementos del 20% para los seis intervalos en ocho direcciones cardinales a 20m de distancia y a una altura de $\sim 1\text{m}$ del suelo (Nudds, 1977). Para puntos en plantaciones y bosques nativos, utilizamos un densiómetro esférico para estimar la apertura del dosel, así como también altura de los árboles con un clinómetro. Adicionalmente, medimos el diámetro a la altura del pecho y contamos el número de árboles dentro de cada cuadrante semicircular para derivar un índice de área basal (McElhinny *et al.*, 2005). Por último, en todos los pastizales contamos el número de árboles nativos mayores a 2m y con DBH mayor a 5cm en un radio de hasta 100m del centro del punto.

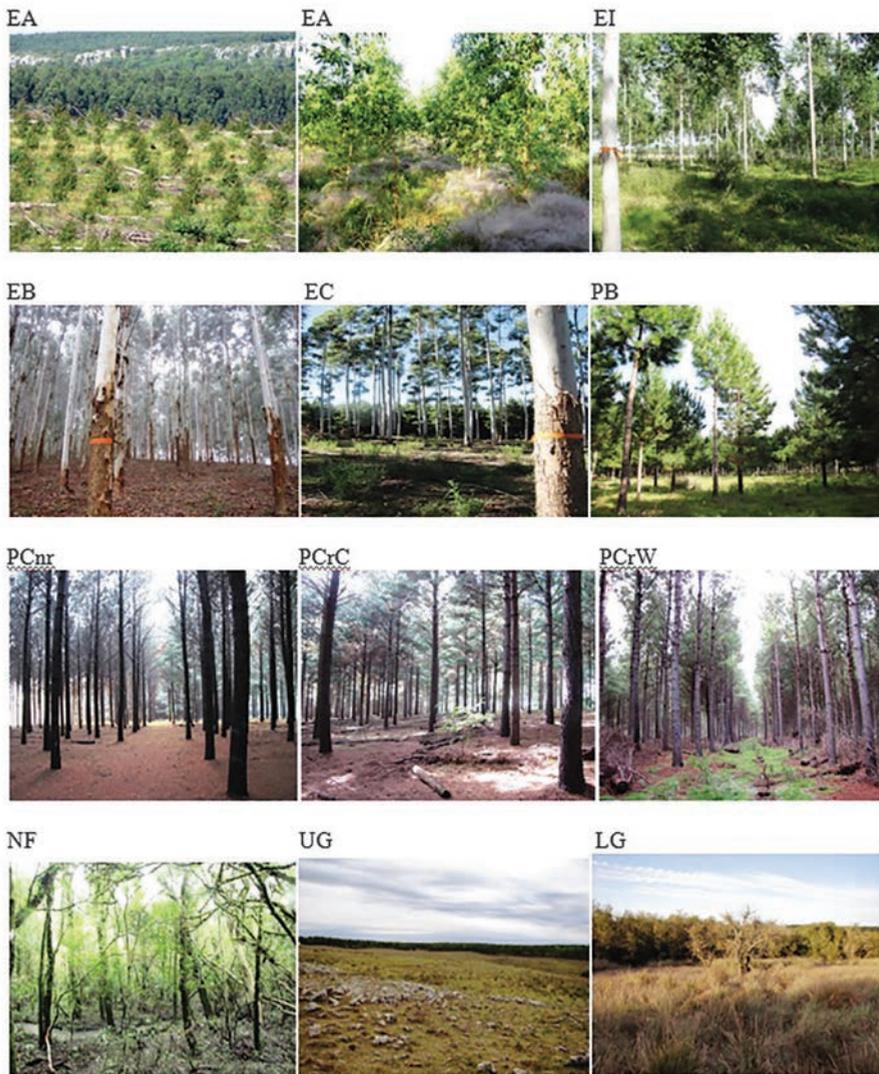


Figura 2. Tipos de ambientes nativos y plantaciones forestales muestreados para aves y vegetación durante la temporada reproductiva 2013–2014 en los pastizales en el Norte de Uruguay (Tabla 1). Acrónimos de ambientes: NF: Bosque nativo (riberaño o serrano), UG: Pastizal de lomada, LG: Pastizal de zona baja, EA: Eucalipto joven, EI: Eucalipto intermedio, EB: Eucalipto en mitad de rotación, EC: Eucalipto maduro, PB: Pino en mitad de rotación, PCnr: Pino maduro no raleado, PCrC: Pino maduro con raleo selectivo, y PCrW: Pino maduro con raleo sistemático

Fuente: elaboración propia.

Muestreo de aves

El trabajo de campo se llevó a cabo de setiembre de 2013 a abril de 2014, abarcando una temporada reproductiva completa (Azpiroz, 2003). Utilizamos métodos estandarizados para el muestreo de comunidades de aves (Ralph *et al.*, 1993). Dentro de puntos de conteo circulares de 50m de radio, documentamos todas las aves vistas o escuchadas durante diez minutos, comenzando al amanecer y hasta cuatro horas después. Cada punto en plantaciones fue visitado 3 veces, puntos en pastizales fueron visitados una a dos veces, y puntos en bosque nativo una sola vez. Las agregaciones de puntos (clúster) consistieron en siete a nueve puntos en plantaciones y dos a cuatro puntos en hábitats nativos. Para cada día de muestreo, seleccionamos al azar el orden de puntos y alternamos el orden de los observadores durante las visitas repetidas subsiguientes. Aves que sobrevolaron el punto de muestreo no fueron incluidos en el análisis a menos que utilizaran (e.g., alimentación) el hábitat que estaba siendo muestreado. No llevamos a cabo conteos de aves durante días de lluvia, neblina, o si el viento excedía los 20km/h. En total hicimos 1573 conteos de aves de 10 minutos en 613 puntos diferentes, de los cuales 142 representaron ambientes nativos (45 en bosques y 97 en pastizales) y 471 en plantaciones forestales (Tabla 1).

Tabla 1. Distribución del esfuerzo de muestreo para la caracterización de comunidades de aves y estructura de la vegetación en los pastizales de los campos del norte de Uruguay

Plantación	Año	Edad	Descripción	Ambiente	Visitas	Puntos	Cluster
Eucaliptos	2012-13	~1	Recién plantado	EA	195	65	9
Eucaliptos	2010	3	Intermedio	EI	117	39	5
Eucaliptos	2006-07	~7	Mitad de rotación	EB	204	68	9
Eucaliptos	2002	11	Maduro, raleado	EC	168	56	8
Pino	2004-06	~9	Mitad de rotación	PB	156	52	7
Pino	1998	16	Maduro, no ral.	PCnr	126	42	6
Pino	1997-99	~16	Maduro, ral. Selectivo	PCrc	192	65	9
Pino	1997-99	~16	Maduro, ral. Sistemático	PCrw	245	84	12
			Bosque nativo	NF	45	45	16
			Pastizales bajos	LG	67	48	15
			Pastizales de lomada	UG	58	49	13
			Totales		1573	613	109

Fuente: elaboración propia.

Análisis de datos

A menos que se anote lo contrario, todas las rutinas estadísticas se llevaron adelante utilizando funciones del paquete *vegan* (Oksanen *et al.*, 2015) en el programa R (R Core Team, 2015). Consideramos las pruebas de hipótesis estadísticas como significativas con $\alpha = 0,05$.

Estructura de la vegetación

Para caracterizar los tipos de hábitat en función de la estructura de la vegetación, utilizamos un Análisis de Componentes Principales (PCA) en el software *PAST* v. 3.06 (Hammer, Harper y Ryan, 2001) para las variables estandarizadas con la opción de matriz de correlación (Legendre y Legendre, 1998). Para seleccionar el número de componentes a ser retenidos para interpretación, utilizamos un modelo de vara partida (Peres-Neto, Jackson y Somers, 2003) como valor nulo para comparar los datos empíricos. Visualizamos la ordenación en un *bi-plot* de distancia y proyectamos los ejes originales en una gráfica de dispersión. Utilizamos polígonos convexos mínimos para delinear los diferentes tipos de hábitat en los ejes de ordenación. Para el PCA, trabajamos con la información agregada a nivel de grupo de puntos (i.e., clúster) tomando los valores medios para cada variable a través de puntos en un mismo clúster.

Diversidad y composición de aves

Utilizamos los datos crudos derivados de los conteos de aves para evaluar la variabilidad relativa en diversidad y composición de especies a nivel comunitario entre los tipos de hábitat estudiados (Johnson, 2008; Banks-Leite *et al.*, 2014). Para los análisis de diversidad utilizamos la información a nivel de punto ($n = 613$), para lo cual retuvimos el valor máximo de abundancia para cada especie de ave registrada para las visitas repetidas en cada punto (Toms, Schmiegelow, Hannon y Villard, 2006).

Diversidad de aves

Los índices de diversidad como Shannon y Simpson confunden la riqueza de especies (número de especies en la comunidad) y la equidad (distribución de la abundancia entre especies) (Hurlbert, 1971), además de ser sensibles al tamaño de la muestra (Gotelli y Colwell, 2001). Por tanto, estimamos riqueza y equidad separadamente, y comparamos tipos de hábitat utilizando rarefacción basada en individuos para controlar las diferencias en muestras de diferente tamaño, y utilizamos estimadores de riqueza esperada (Colwell

y Coddington, 1994; James y Rathbun, 1981; Gotelli y Colwell, 2001). Calculamos la riqueza observada como el número máximo de especies registradas agrupando todos los puntos muestreados en un mismo tipo de hábitat. Para calcular el número esperado de especies por tipo de hábitat, utilizamos curvas de acumulación construidas a partir de abundancia con el estimador *jackknife* asintótico no paramétrico de primer orden (Colwell y Coddington, 1994). Evaluamos la completitud del inventario de especies de aves por tipo de hábitat como un porcentaje de la riqueza de especies observada versus la esperada. Como medida de equitatividad, calculamos la probabilidad de encuentro interespecífica Stuart Hurlbert (PIE), la cual estima la probabilidad de que dos individuos muestreados al azar representan dos especies diferentes (Hurlbert, 1971); valores más altos de PIE representan comunidades más equitativas. Para las estimaciones puntuales de riqueza de especies y PIE usamos algoritmos de Monte Carlo en EcoSim 7.72 (Gotelli y Entsminger, 2012) con 9999 iteraciones, interpolando a 176 individuos (número menor registrado entre los tipos de hábitat; EI). Usamos intervalos de confianza (IC) del 95% y consideramos intervalos que no se sobreponen como un criterio conservador de diferencia estadística (Colwell *et al.*, 2012).

Composición de especies de aves

Empleamos partición de varianza y ordenaciones con distancias ecológicas pareadas y métodos multivariados (Anderson *et al.*, 2011), para evaluar la variación en composición de especies entre y dentro de tipos de hábitat y gradientes ambientales estudiados. Empleamos el índice Bray-Curtis dada su utilidad para datos multivariados de abundancia para enfatizar cambios en composición y abundancia relativa ignorando el problema de *doble ceros* (Faith, Minchin y Belbin, 1987). Para estos análisis agregamos datos a nivel de clúster de puntos ($n = 104$) sumando abundancia de cada especie y transformado a frecuencia relativa dividiendo por el número de puntos por clúster. Incluimos solamente aquellas especies registradas en $\geq 5\%$ de los puntos en al menos un tipo de hábitat y tomamos la raíz cuadrada de frecuencia relativa para minimizar la influencia de las especies más frecuentes en los análisis (Clarke, 1993).

Para evaluar diferencias entre distintos tipos de hábitat en composición de especies, hicimos un análisis de varianza multivariado (Permanova) con 9999 permutaciones (Anderson, 2001) con la función *adonis*. Hicimos este análisis tanto en la matriz de abundancias relativas como binaria para diseccionar la influencia de tanto la identidad como la distribución de abundancias en la composición (Anderson, Ellingsen y McArdle, 2006; Anderson *et al.*, 2011). Para examinar la variación en composición dentro de los grupos, utilizamos un análisis de homogeneidad de dispersión multivariada (Permdisp) con la función *betadisper* (Anderson, 2006; Anderson,

Ellingsen y McArdle, 2006). Esta prueba calcula la distancia euclidiana desde los grupos de sitios hasta el centroide de grupo en el espacio multivariado. Para ambos análisis de variación entre e intragrupos, utilizamos la corrección de Tukey-Kramer (HSD) para evitar inflar la tasa de error Tipo I por comparaciones múltiples (Roback y Askins, 2005).

Para explorar los patrones de composición de especies de aves a través de tipos de hábitat y gradientes ambientales, hicimos ordenaciones de escalamiento multidimensional no métrica (NMDS; Minchin, 1987) con la función *metaMDS*. Usamos el estadístico de tensión para determinar el número más apropiado de dimensiones (d) que generaban representaciones confiables en un espacio multidimensional. Valores de tensión de entre 10% y 20% se consideran una representación confiable de los datos en dimensiones reducidas (Clarke 1993). Mapeamos los tipos de hábitat con elipses de dispersión del 95% utilizando la función *ordiellipse*. El grado de superposición entre elipses es indicativo del grado de similitud entre grupos en la composición de especies, mientras que sus tamaños relativos son indicativos de variación dentro del grupo (Anderson, 2001; Anderson, Ellingsen y McArdle, 2006). Evaluamos el vínculo entre composición de las especies de aves y la estructura de la vegetación dentro del marco correlativo del NMDS (Clarke, 1993). Evaluamos las correlaciones usando la función *envfit* con 9999 permutaciones para cada variable de hábitat. Esta función escala la longitud del vector a su coeficiente de correlación individual para identificar visualmente los gradientes más importantes en el gráfico NMDS. También utilizamos la función *ordisurf* para representar los atributos de hábitat más importantes (por ejemplo, cobertura herbácea) en el espacio de ordenación como una superficie.

Evaluamos el uso de las plantaciones por aves, relativo a sus afiliaciones de hábitat, clasificando *a priori* las especies de la región respecto a su grado de especialización a partir de publicaciones locales (Azpiroz, 2003; 2012; Azpiroz *et al.*, 2012), así como de peritaje y experiencia en campo. Clasificamos las especies de aves como: a) especialistas de pastizal, b) generalistas que utilizan una amplia variedad de tipos de hábitats incluyendo praderas arboladas, matorrales, arbustales, arboledas y bordes de bosque, y, c) especialistas de bosque. Finalmente, mapeamos las especies en la ordenación especificando la afiliación de hábitat esperada. En este contexto, especies con distancias más cortas entre puntos se interpretan como más similares en sus preferencias de hábitat que aquellas ubicados más separados en el gráfico, y sitios más cercanos al puntaje de una especie dada exhibieron mayor abundancia relativa de la especie en cuestión.

Resultados

Estructura de la vegetación

La ordenación PCA reflejó gradientes marcados en estructura de vegetación a lo largo de la cronosecuencia de plantaciones y tipos de manejo forestal, en comparación con los bosques nativos. Sobre la base de ocho variables de estructura del hábitat (cobertura herbácea y no herbácea, hojarasca y ramerío, obstrucción visual de la vegetación, altura del árbol, área basal y cubierta del dosel), los primeros tres ejes en la ordenación PCA generaron una separación con claridad visual entre tipos de plantaciones y bosques nativos, y representaron en conjunto un 90,2% de la variación. El primer eje del PCA explicó el 62% de la variación y separó dos grupos de ambientes principales en valores positivos (Figura 3a). Uno abarcaba pino maduro sin ralear (PCNR), pino maduro selectivamente raleado (PCRC) y eucalipto de rotación media (EB), dominado por cobertura de la hojarasca, área basal y altura de los árboles. El otro conjunto representó eucalipto maduro (EC), pino de rotación media (PB) y pino maduro (PCRW) raleado en forma sistemática. A pesar de ser plantaciones de diferentes especies, edad y condición de raleo, hubo convergencia estructural dentro de ambos conjuntos. El primero representó condiciones de dosel más cerrado, bajo porcentaje de cobertura vegetal, y baja obstrucción visual. El segundo representó condiciones de dosel más abierto, y por tanto mayor cobertura de vegetación. Hacia los valores negativos del primer eje se separaron bosque nativo, dominado por altos valores de obstrucción visual y cobertura no herbácea, de eucaliptos recién plantado (EA) e intermedio (EI), con valores mayores de cobertura herbácea. El segundo eje (18% de variabilidad explicada) fue dominado por cobertura herbácea, ramerío y apertura del dosel, y tercer eje (10% de variabilidad explicada) por altura de los árboles, desechos leñosos y cobertura no herbácea (Figura 3b). Ambos ejes separaron los conjuntos de ambientes identificados a lo largo del primer componente. Los bosques nativos se diferenciaron con claridad de todos los tipos de plantación por características como sotobosque altamente estructurado, alta cobertura de especies no herbáceas, y dosel más cerrado.

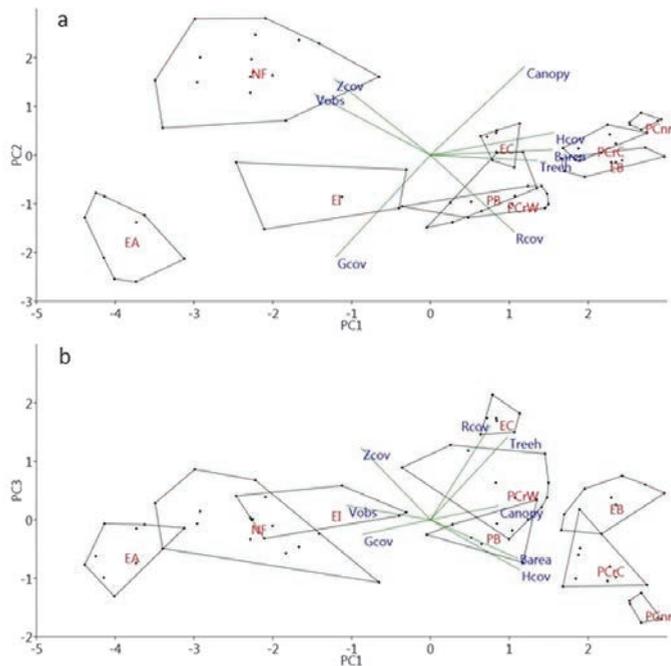


Figura 3. Ordenación del Análisis de Componentes Principales basado en estructura de la vegetación para bosques nativos y plantaciones forestales. Los polígonos denotan los tipos de ambientes, según los siguientes acrónimos: NF: Bosque nativo (ribereño o serrano), UG: Pastizal de lomada, LG: Pastizal de zona baja, EA: Eucalipto joven, EI: Eucalipto intermedio, EB: Eucalipto en mitad de rotación, EC: Eucalipto maduro, PB: Pino en mitad de rotación, PCnr: Pino maduro no raleado, PCr: Pino maduro con raleo selectivo, y PCW: Pino maduro con raleo sistemático. Los vectores representan las variables estructurales de hábitat: Barea: área basal; Hcov: hojarasca; Treeh: altura de los árboles; Canopy: apertura del dosel; Gcov: cobertura herbácea; Vobs; obstrucción visual; Rcov: cobertura de ramero; Zcov: cobertura no herbácea

Fuente: elaboración propia.

Diversidad de aves

Durante la temporada reproductiva de 2013-2014, registramos 4184 individuos de 110 especies de aves en 32 familias y 15 órdenes (ver Martínez-Lanfranco, 2017, p. 113, por la lista de especies completa y detecciones por tipo de ambiente). De este total, 90 fueron especies residentes y 20 especies migratorias que visitan la región para reproducción. En conjunto, 26 especies fueron clasificadas *a priori* como de pastizal, 47 generalistas, y 37 especies típicas de bosques. En términos generales, el chingolo (*Zonotrichia capensis*) fue la especie más común en todos los hábitats muestreados, ya que representó aproximadamente el 30% de todos los registros y presentó la mayor abundancia relativa en todos los tipos de plantaciones excepto en eucalipto

de rotación media (EB), donde ocupó el segundo lugar. En los hábitats nativos, la especie tuvo su mayor abundancia en pajonales (LG) y fue la segunda más abundante en pastizales (UG) y bosques nativos (NF). La segunda especie registrada con mayor frecuencia fue la ratonera (*Troglodytes aedon*), representado alrededor del 10% del total de registros. Esta fue la segunda especie en abundancia relativa dentro de las plantaciones excepto en eucalipto en mitad de rotación (EB) y en plantaciones de pino maduro sin raleo (pcnr). Ninguna otra especie alcanzó más del 4% de los registros totales. Dos especies especialistas de pastizal, la pajonalera de pico recto (*Limnocittas rectirostris*) y la ratona aperdizada (*Cistothorus platensis*), ambos considerados como amenazados (categoría Vulnerable) en Uruguay según criterios de la UICN (Azpiroz, Alfaro y Jiménez, 2012), fueron registrados en pastizales bajos y pajonales. Otras dos especies clasificadas como casi amenazadas, la lechucita de campo (*Athene cunicularia*) y el coludo grande (*Emberizoides herbicola*) fueron registrados en los pastizales dentro la región de nuestro estudio. No registramos ninguna especie de interés particular para conservación según estos criterios en las plantaciones.

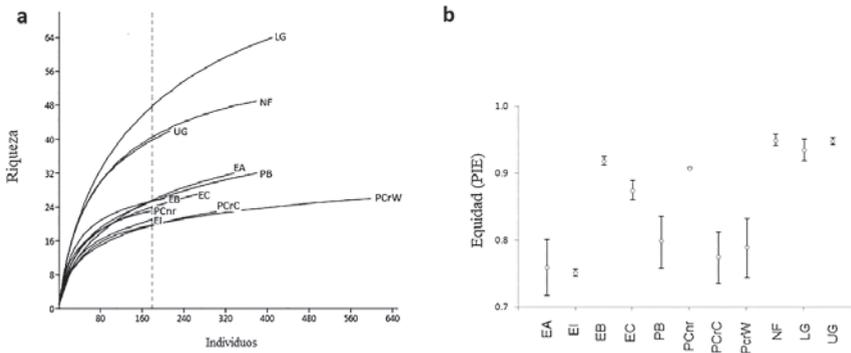


Figura 4. Curvas de rarefacción basada en individuos (a) y estimaciones puntuales de equidad (b) (interpoladas a 176 individuos) por tipo de ambiente para comunidades de aves muestreadas durante la temporada reproductiva 2013–2014 en los pastizales de los Campos del Norte de Uruguay.

Acronimos de ambientes: NF: Bosque nativo (ribereno o serrano), UG: Pastizal de lomada, LG: Pastizal de zona baja, EA: Eucalipto joven, EI: Eucalipto intermedio, EB: Eucalipto en mitad de rotación, EC: Eucalipto maduro, PB: Pino en mitad de rotación, pcnr: Pino maduro no raleado, PCrC: Pino maduro con raleo selectivo, y PCrW: Pino maduro con raleo sistemático.

Fuente: elaboración propia.

Observamos un número mayor de especies en hábitats naturales (rango de 42 a 69 especies) que en plantaciones (rango de 21 a 32 especies). Asimismo, los análisis de riqueza asintótica (Tabla 2) estimaron mayor número de especies en los ambientes nativos (rango de 61 a 87 especies) que las plantaciones (rango de 28 a 44 especies). El mismo patrón fue reflejado en el análisis de

rarefacción (Tabla 2, Fig. 4a). La completitud del inventario de especies fue algo mayor para plantaciones (rango de 73 a 83%) que para ambientes nativos (rango de 69 a 79%), dado que el número de especies faltantes (diferencia entre riqueza estimada y observada) fue mayor en hábitats nativos. Los estimados de PIE (Tabla 2, Fig. 4b) mostraron una equitatividad mayor (rango de 0,91 a 0,95) en ambientes nativos y en dos tipos de plantaciones particulares, eucalipto (EB) de rotación media y pino maduro no raleado (pcnr), comparado con los otros tipos de plantaciones (rango de 0,75 a 0,88).

Tabla 2. Estadísticas de diversidad por tipo de ambiente para comunidades de aves muestreadas durante la temporada reproductiva 2013-2014 en los pastizales de los campos del norte de Uruguay

Ambiente	Individuos	Obs. S	Extrap. S (95 %CI)	CI	Raref. S (95 %CI)	PIE (95 %CI)
EA	337	32	44 (37-51)	73 %	25 (21-29)	0,76 (0,72-0,80)
EI	178	21	28 (22-34)	75 %	21 (20-21)	0,75 (0,75-0,76)
EB	203	26	32 (27-37)	81 %	25 (24-26)	0,92 (0,91-0,93)
EC	266	27	35 (29-40)	77 %	24 (21-26)	0,88 (0,86-0,89)
PB	380	32	43 (35-51)	75 %	25 (21-29)	0,8 (0,76-0,84)
PCNR	176	23	28 (24-32)	83 %	23 (NA)	0,91 (NA)
PCrC	307	23	29 (24-34)	80 %	20 (16-22)	0,78 (0,74-0,81)
PCrW	598	26	33 (27-39)	79 %	20 (17-23)	0,79 (0,74-0,83)
NF	379	49	62 (54-70)	79 %	40 (36-44)	0,95 (0,94-0,96)
LG	409	64	87 (74-99)	74 %	48 (42-53)	0,94 (0,92-0,95)
UG	213	42	61 (50-71)	69 %	40 (37-42)	0,95 (0,94-0,95)

Acrónimos de ambientes: NF: Bosque nativo (ribereño o serrano), UG: Pastizal de lomada, LG: Pastizal de zona baja, EA: Eucalipto joven, EI: Eucalipto intermedio, EB: Eucalipto en mitad de rotación, EC: Eucalipto maduro, PB: Pino en mitad de rotación, PCnr: Pino maduro no raleado, pcrC: Pino maduro con raleo selectivo, y pcrW: Pino maduro con raleo sistemático. Se indica el número de individuos registrados, riqueza observada (Obs. S), riqueza total estimada (Extrap. S; JackKnife de primer orden), completitud de inventario de especies, riqueza interpolada a 176 individuos (Raref. S) y equidad (PIE). Entre paréntesis se indican los intervalos de confianza al 95%

Fuente: elaboración propia.

Composición de especies de aves

Luego de retener las especies registradas en al menos el 5% de los puntos, la matriz de datos resultante del análisis composicional estaba compuesta por 70 especies en 109 clúster de puntos. De estas especies, 14 (20%) fueron especies de pastizales, 28 (40%) de bosque, y 28 (40%) generalistas. Todos los tipos de ambientes, nativos y plantados difirieron entre sí en composición de especies con base en la matriz de abundancias relativas ($F_{10,108}=8,9$; $P<0,01$; todas las comparaciones pareadas resultaron significativas). Sin embargo, al utilizar la matriz de incidencia (presencia/ausencia) se evidenció que el eucalipto en rotación media (EB) no era diferente de plantaciones de eucalipto maduras (EC). Tampoco hubo diferencias entre los tipos de plantaciones de pino. Además, los hábitats nativos mostraron mayor dispersión multivariada en general, por tanto, una variación mayor dentro de grupos en composición de especies de aves que las plantaciones, las cuales fueron más homogéneas (Figura 5). En las plantaciones, los eucaliptos recién plantados (EA) y de rotación media (EB) mostraron mayor dispersión dentro del grupo que otros tipos de plantaciones. Por otro lado, los bosques nativos (NF) y pastizales de bajos (LG) mostraron un grado de dispersión similar y menor a pastizales de lomadas (UG).

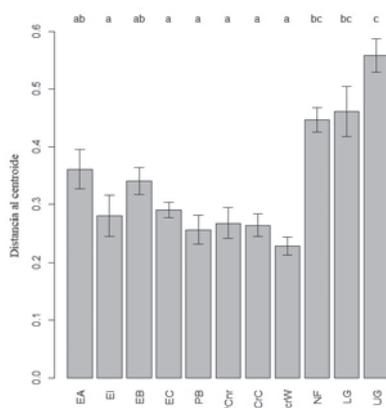


Figura 5. Distancia media al centroide del análisis de dispersión multivariada (Permadisp) basado en composición de especies (distancia Bray–Curtis) por tipo de ambiente para comunidades de aves muestreadas durante la temporada reproductiva 2013–2014 en los pastizales de los Campos del Norte de Uruguay. Acrónimos de ambientes: NF: Bosque nativo (ribereno o serrano), UG: Pastizal de lomada, LG: Pastizal de zona baja, EA: Eucalipto joven, EI: Eucalipto intermedio, EB: Eucalipto en mitad de rotación, EC: Eucalipto maduro, PB: Pino en mitad de rotación, PCnr: Pino maduro no raleado, PCrc: Pino maduro con raleo selectivo, y PCrw: Pino maduro con raleo sistemático. Letras diferentes sobre las barras significan contrastes estadísticamente diferentes luego de corrección por comparaciones múltiples

Fuente: elaboración propia.

La ordenación NMDS del gradiente ambiental completo produjo una solución óptima en tres dimensiones con un valor de estrés de 0,12. La separación entre pastizales y bosques nativos a lo largo del primer eje fue clara, así como entre hábitats nativos y plantaciones en el segundo eje. La ordenación estaba correlacionada con la estructura de la vegetación en el primer eje, dominado por cobertura herbácea ($r^2 = 0,66$; $P < 0,001$) que disminuía hacia los hábitats boscosos (Fig. 6). La obstrucción visual ($r^2 = 0,35$; $P < 0,001$) y cobertura vegetal no herbácea ($r^2 = 0,21$; $P < 0,001$) en el segundo eje aumentaron hacia las condiciones de hábitats nativos, mientras que las características asociadas a la forestación, como cubierta de hojarasca ($r^2 = 0,48$; $P < 0,001$) y ramerío ($r^2 = 0,44$; $P < 0,001$) fueron mayores en las puntuaciones positivas del eje. Las aves asociadas con ambientes de bosque se agrupan a lo largo de puntuaciones positivas del primer eje, particularmente alrededor de bosques nativos, y en menor medida a lo largo del segundo eje hacia las plantaciones. Un patrón opuesto caracterizó a las especies de pastizal, con puntaje negativo en el primer eje hacia los pastizales. Las puntuaciones para las especies de aves generalistas estuvieron dispersas a lo largo del gradiente de ordenación.

La ordenación NMDS para plantaciones por separado generó una solución en tres dimensiones con un valor de estrés de 0,14 y un gradiente de estructura de vegetación pronunciado (Figura 7). Solo tres de catorce especies típicas de pastizal, el chingolo ceja amarilla (*Ammodramus humeralis*), el volatinero (*Volatinia jacarina*) y la martineta (*Rhynchotus rufescens*), ocurrieron en la ordenación generada para las plantaciones por separado. Estas especies se encuentran a lo largo del extremo negativo del primer eje y solo estuvieron presentes en rodales de eucalipto recién plantado (EA), donde la cobertura herbácea fue la mayor entre las plantaciones ($r^2 = 0,52$, $P < 0,001$). El primer eje evidencia una separación de la crono-secuencia de eucaliptos, en tanto que el segundo eje separó los eucaliptos de los pinos en composición de aves. El pino de rotación intermedia (PB) y los selectiva y sistemáticamente raleados (PCRW y PCRC) se solapan y se proyectan cercanos al eucalipto intermedio (EI), y el pino maduro no raleado (PCNR) se separa con claridad sobre valores negativos del segundo eje. Al considerar la agregación de pinos (PB, PCRW y PCRC) por separado, la ordenación evidenció separación entre las plantaciones ($d = 3$, estrés = 0,172; figura no mostrada), en concordancia con los resultados de partición de varianza multivariada (con la matriz de abundancias relativas).

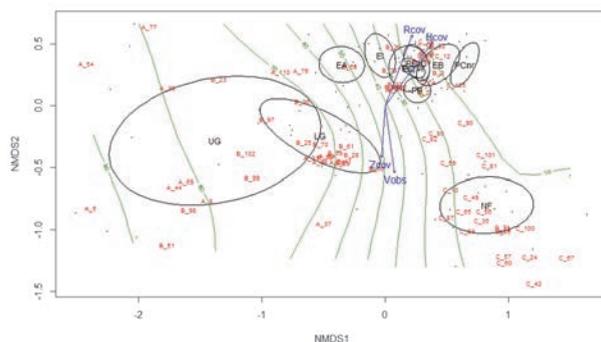


Figura 6. Gráfico de ordenación NMDS en composición de especies de aves (distancia Bray-Curtis $d = 3$, stress = 0,12) a lo largo del gradiente ambiental durante la temporada reproductiva 2013-2014 en los pastizales de los campos del norte de Uruguay. Tipos de ambientes mapeados como elipses; según los siguientes acrónimos: NF: Bosque nativo (ribereno o serrano), UG: Pastizal de lomada, LG: Pastizal de zona baja, EA: Eucalipto joven, EI: Eucalipto intermedio, EB: Eucalipto en mitad de rotación, EC: Eucalipto maduro, PE: Pino en mitad de rotación, PCnr: Pino maduro no raleado, PCrc: Pino maduro con raleo selectivo, y PCrw: Pino maduro con raleo sistemático. Los puntos representan los sitios (clúster de puntos) y los códigos en rojo las especies, donde A, B o C denotan el uso de hábitat de las especies definidos *a priori*. Los gradientes ambientales están representados por una superficie (cobertura de herbáceas) y como vectores: Rcov: cobertura de ramerío; Hcov: cobertura de hojarasca; Vobs: obstrucción visual; Zcov: cobertura no herbácea

Fuente: elaboración propia.

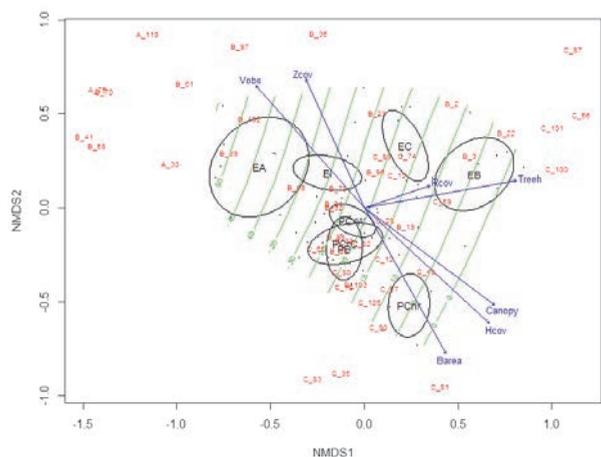


Figura 7. Gráfico de ordenación NMDS en composición de especies de aves (distancia Bray-Curtis $d = 3$, stress = 0,12) a lo largo de las plantaciones durante la temporada reproductiva 2013-2014 en los pastizales de los campos del norte de Uruguay. Tipos de ambientes mapeados como elipses; según los siguientes acrónimos: EA: Eucalipto joven, EI: Eucalipto intermedio, EB: Eucalipto en mitad de rotación, EC: Eucalipto maduro, PE: Pino en mitad de rotación, PCnr: Pino maduro no raleado, PCrc: Pino maduro con raleo selectivo, y PCrw: Pino maduro con raleo sistemático. Los puntos representan los sitios (clúster de puntos) y los códigos en rojo las especies, donde A, B o C denota el uso de hábitat de las especies definidos *a priori*. Los gradientes ambientales están representados por una superficie (cobertura de herbáceas) y vectores: Rcov: cobertura de ramerío; Hcov: cobertura de hojarasca; Vobs: obstrucción visual; Zcov: cobertura no herbácea

Fuente: elaboración propia.

Discusión

Nuestros resultados evidenciaron una respuesta marcada por parte de las comunidades de aves al contraste en estructura del hábitat entre ambientes nativos y plantaciones, ilustrado por las medidas de diversidad (riqueza y equidad) y composición de especies. Los bosques nativos mostraron mayor diversidad en riqueza de especies que las plantaciones, en tanto que la riqueza no varió entre plantaciones. Esto coincide con lo hallado en comparaciones similares en la región entre busques nativos y plantaciones de eucaliptos de diferentes edades (Jacoboski *et al.*, 2016). Mayor riqueza de especies en bosques nativos que en plantaciones representa el patrón general donde estas reemplazan bosques templados o tropicales (Zurita *et al.*, 2006, Calviño-Cancela, 2013), lo que también podría generalizarse a ecosistemas dominados por pastizales. Los bosques nativos son estructuralmente más heterogéneos que las plantaciones con independencia de la cobertura nativa dominante, de forma que era esperable mayor riqueza en bosques nativos que plantaciones establecidas en pastizales.

Para plantaciones de estructura similar, no encontramos diferencias de riqueza entre pinos y eucaliptos. En regiones donde los pinos son nativos, las plantaciones de pino exhiben un número mayor de especies que el eucalipto, una relación que se invierte donde el eucalipto es nativo. Esto se ha explicado dada la naturaleza exótica de las plantaciones y el grado en que las plantaciones pueden exhibir «integración ecológica» dentro de la flora nativa (Calviño-Cancela, 2013). Debido a que tanto el pino como el eucalipto son exóticos y funcionalmente diferentes a los bosques nativos en la región de los campos de Uruguay, ningún tipo de plantación aparenta proporcionar recursos adicionales a las aves que generen una respuesta mensurable en riqueza de especies.

La riqueza de especies tampoco fue diferente entre tipos de plantaciones con estructura diferente. Se esperaría que plantaciones con múltiples estratos de vegetación, sotobosque denso y un dosel variado tuvieran mayor riqueza de especies de aves que plantaciones estructuralmente más simples (Nájera y Simonetti, 2009). Sin embargo, las plantaciones establecidas en los campos en su mayoría se caracterizan por la ausencia de una estructura vertical compleja, un sotobosque poco desarrollado y un dosel homogéneo (Phifer *et al.*, 2016, Jacoboski *et al.*, 2016). Por tanto, aunque los tipos de plantación en nuestro estudio poseían cierto grado de variabilidad estructural relacionado a edad y raleo, la ausencia general de complejidad estructural (*sensu* Nájera y Simonetti, 2009) podría explicar la baja diversidad de especies en relación con los bosques nativos, y la invariabilidad de la riqueza entre tipos de plantación.

Por otro lado, encontramos mayor riqueza de especies de aves en pastizales nativos que en las plantaciones, similar a lo que se encontró en áreas de pastoreo, sabanas y plantaciones de eucaliptos en las pampas argentinas en la provincia de Entre Ríos (Phifer *et al.*, 2016). También se ha reportado un patrón similar en plantaciones que reemplazan ambientes abiertos de estepa en Patagonia (Lantschner *et al.*, 2008). A pesar de que los pastizales se caracterizan por una estructura de hábitat más simple que los bosques (Zurita y Bellocq 2012), en la región de los Campos el paisaje se caracteriza por una mezcla de pastizales bajo diferentes regímenes de pastoreo y topografía (e.g., lomadas y bajos), junto con la presencia de árboles nativos dispersos y sabanas arboladas. Los ensambles de aves dentro de los pastizales que muestreamos incluían una mezcla de especies de pastizales, sabanas y bosques, posiblemente un reflejo de esta heterogeneidad estructural en el paisaje (Hsu, French y Major, 2010). La presencia de árboles contribuye a la diversidad de aves en áreas de cultivo (Fischer, Stott y Law, 2010; Ambarlı y Bilgin, 2014) y pueden representar un componente importante en la estructura de las comunidades de aves en los pastizales de la región del Río de La Plata (Dias, Bastazini y Gianuca, 2014; Phifer *et al.*, 2016).

A pesar de no encontrar diferencia en riqueza de especies entre tipos de plantación, encontramos diferencias en la equidad. La perturbación antropogénica a las condiciones del hábitat puede provocar diferencias en la abundancia de especies a lo largo de gradientes ambientales mientras que la riqueza de especies puede no responder a tales cambios (Hillebrand, Bennett y Cadotte, 2008; Hillebrand *et al.*, 2017). El eucalipto de rotación media (EB) y el pino maduro sin raleo (PCNR) tuvieron valores de equidad mayores a los otros tipos de plantación y comparables a los de los hábitats nativos. Ambos tipos de rodal poseían una estructura relativamente similar caracterizada por un dosel cerrado y ausencia de ramerío. Además, ambos tipos de plantación mostraron menor dominancia numérica de chingolo y ratonera, las dos especies más abundantes en nuestro estudio, lo que resultó en comunidades más equitativas. El chingolo es un ave generalista que anida con regularidad en el suelo mientras que utiliza en general los estratos forestales más bajos, por lo que la falta de cobertura en el sotobosque y de ramerío podría explicar la disminución en abundancia de estas especies en esos tipos de plantación. Cabe mencionar que la mayor parte del ramerío depositado en el suelo es producto del raleo, y nuestro estudio careció de plantaciones maduras con dosel cerrado y ramerío abundante, de modo que podría haber confusión para determinar si las aves respondieron a la falta de estructura en el sotobosque o a otras condiciones relacionadas al raleo y la apertura del dosel (Lindenmayer y Hobbs, 2004).

Encontramos diferencias en composición de especies de aves en todos los hábitats muestreados, lo que refleja diferencias caracterizadas en la estructura de la vegetación (Lipse y Hockey, 2010; Hsu, French y Major, 2010; Graham *et al.*, 2015; Phifer *et al.*, 2016). No es sorprendente que los conjuntos más diferentes de aves se encontraron entre pastizales y bosques nativos, dado que estos representan las características más contrastantes en la vegetación. Por otro lado, los ensambles de aves en los diferentes tipos de plantaciones fueron todos más similares entre sí que con cualquier ambiente nativo, pastizal o bosque. Entre plantaciones, algunas diferencias se determinaron solo por los cambios en la distribución de la abundancia entre especies, en lugar de cambios en la composición de especies en sí. Por ejemplo, no hubo diferencias en las identidades de las especies de aves presentes en los tipos de plantaciones de pino, con independencia de la edad de la plantación o la práctica de raleo. Sin embargo, hubo marcadas diferencias en la abundancia relativa de especies en las plantaciones de pinos, como lo demuestran también las estimaciones de equidad. Se encontró un patrón similar en eucalipto de rotación media y maduros (EB y EC), presentando básicamente las mismas especies de aves, pero con diferencias marcadas en abundancia relativa. Estas diferencias en estructura de la comunidad entre tipos de plantación podrían haber sido mediadas por diferencias estructurales del hábitat (Zurita *et al.*, 2006; Filloy *et al.*, 2010; Zurita y Bellocq, 2012).

Notablemente, las comunidades de aves en eucalipto en comparación con el pino estaban compuestas por diferentes ensambles de especies. Por ejemplo, el eucalipto de rotación media (EB) y el pino maduro sin raleo (PCNR) mostraron convergencia estructural de la vegetación, pero, a pesar de tener una riqueza y equidad similares, exhibieron diferentes ensambles de especies. Las diferencias en composición de aves entre plantaciones de eucaliptos y pinos se han informado en la literatura y se atribuyen en parte a las diferencias en la producción de flores y la textura de la corteza, que a su vez pueden afectar la incidencia de los gremios de aves que dependen del néctar y los insectos para alimentarse (Hsu, French y Major, 2010; Calviño-Cancela, 2013). Los resultados de este estudio coinciden con esta observación. Por ejemplo, el carpintero oliváceo (*Veniliornis spilogaster*) ocurrió en su mayoría en plantaciones de pino, mientras que los colibríes picaflor verde (*Chlorostilbon lucidus*) y picaflor bronceado (*Hylocharis chrysura*) ocurrieron principalmente en plantaciones de eucalipto. Por tanto, las respuestas de las aves nativas a las condiciones ecológicas impuestas por el ciclo forestal son particulares a cada especie y están relacionadas con el grado de especialización trófica y de hábitat (Devictor, Julliard y Jiguet, 2008; Ehlers-Smith *et al.*, 2015).

Los ambientes nativos exhibieron mayor variabilidad en la composición de especies en comparación a las plantaciones. La simplificación en los ensambles de aves, no solo si se comparan ambientes nativos versus

plantaciones, sino también dentro de las plantaciones, era esperable dada la homogeneidad estructural de los rodales de una misma clase de edad, y entre rodales, en comparación a la heterogeneidad natural en los ambientes nativos (Fillooy *et al.*, 2010; Jeliaskov *et al.*, 2016). A escala regional, se ha reportado a la forestación como una fuerza homogeneizadora de comunidades de aves a través de biomas con vegetación nativa contrastante como el Bosque Atlántico y las Pampas (Fillooy *et al.*, 2010). Básicamente, las plantaciones promoverían la similitud de estructura en sitios distantes disminuyendo el recambio de especies de aves entre sitios que de otra forma presentarían comunidades diferenciadas (Karp *et al.*, 2012; Vázquez-Reyes *et al.*, 2017). A menor escala, nuestros resultados evidencian el mismo proceso, con comunidades de aves más simples y menos variables que los ambientes nativos. Resulta interesante que, si bien las plantaciones fueron consistentemente menos variables en composición de aves que los ambientes nativos, dentro de las plantaciones los eucaliptos recién plantados y aquellos en rotación media (EA y EB) fueron más variables que el resto. Una razón posible yace en cómo estos fueron definidos. Por ejemplo, los eucaliptos recién plantados incluyeron rodales plantados en 2012 y 2013 y, si bien estaban en etapas iniciales, presentaban rodales con alturas y cobertura herbácea diferentes, similar a lo que ocurrió con rodales de eucaliptos en rotación intermedia. Esta variabilidad en la estructura intra-grupo podría ser responsable de la mayor heterogeneidad en los ensambles de aves en estos tipos de hábitat. De igual manera, entre los ambientes nativos los pastizales de lomada presentaron la mayor variabilidad en la composición de aves. Este tipo de hábitat presentó mayor variabilidad en la incidencia y número de árboles nativos que, por ejemplo, los pastizales bajos, lo que podría explicar la mayor heterogeneidad en la composición de aves detectada.

Si bien las plantaciones fueron todas más similares entre sí en la composición de aves que los ambientes nativos, los eucaliptos jóvenes fueron los más similares a los pastizales. Etapas tempranas de las plantaciones son estructuralmente más similares a ambientes abiertos que a bosques (Six, Bakker y Bilby, 2014). Además, al inicio las plantaciones están excluidas de pastoreo para reducir el impacto del ganado sobre los plantines, lo que permite que gramíneas y otras herbáceas alcancen inclusive mayor altura que en áreas aldeñas sometidas a pastoreo tradicional. De esta forma, los eucaliptos recién plantados podrían estar disponibles para uso por algunas aves de pastizal y de ambientes arbolados abiertos (Dias *et al.*, 2013; Phifer *et al.*, 2016), lo que explicaría la mayor similitud con pastizales. Sin embargo, en nuestro estudio registramos solo tres especies de pastizal usando eucaliptos jóvenes, y su ocurrencia y abundancia relativa fue baja en comparación a los pastizales naturales. Cabe destacar que las diferencias estructurales notorias entre

eucaliptos recién plantados y la clase de edad siguiente que consideramos ocurren en menos de tres años luego de que son plantados, de modo que las condiciones de ambiente abierto desaparecen con rapidez a lo largo de la sucesión del cultivo forestal.

Consideraciones finales

En suma, encontramos diferencias en la estructura de las comunidades de aves a lo largo de los tipos de hábitat nativos y forestados, dando cuenta de las diferencias en la estructura del hábitat en estos ambientes. Los ambientes nativos resultaron más diversos en número de especies y más variables en composición de especies que las plantaciones, reflejando la heterogeneidad natural en la estructura del hábitat versus la homogeneización estructural en plantaciones. Detectamos cambios en la distribución de abundancias y composición de aves entre tipos de plantaciones con diferente estructura. Dado que la estructura de la vegetación puede ser manipulada a la escala de rodal con respuestas predecibles en la comunidad de aves, los resultados de este trabajo pueden orientar el manejo de las plantaciones promoviendo diferentes aspectos de la comunidad de aves. Sin embargo, dada la escasa representación de aves de pastizal en nuestra muestra de cultivos forestales, con excepción de un uso muy limitado del eucalipto joven, la mejor oportunidad para conservar especies de aves especialistas de pastizal en paisajes forestales debería recaer en un manejo adecuado de parches de pastizal a nivel de paisaje, en lugar de tratar de modificar las prácticas forestales dentro de los rodales. En este sentido maximizar el retorno económico de la actividad forestal de forma compatible con la conservación de aves de pastizal en paisajes forestados podría residir en retener la mayor área posible de pastizales nativos mientras se gestiona el uso intensivo de las áreas ya en producción forestal (Balmford *et al.*, 2005; Dotta *et al.*, 2016, Phifer *et al.*, 2016). En este sentido, se evidencia la necesidad de estudios adicionales para poder determinar la escala más adecuada y el mejor arreglo espacial para los mosaicos de pastizales y rodales de plantación que sea compatible con el mantenimiento de poblaciones viables de aves especialistas de pastizal en los campos del norte de Uruguay y en la región.

Agradecimientos

Durante el trabajo de campo, contamos con la ayuda indispensable de María José Rodríguez Cajarville (muestreo de aves y vegetación) y Ana Elisa Röhrdanz Rosa (vegetación). Sonia, Kike y Luana hicieron de familia postiza durante todo el estudio en campo. Personal de Weyerhaeuser-Uruguay, Juan Pedro Posse, Luciana Ingaramo, Joaquín Castro, Jorge Martínez y Felipe Irureta fueron de gran ayuda en la logística de acceso e información sobre los predios, al igual que el personal de Cambium Forestal Uruguay. Weyerhaeuser Company (especial agradecimiento a Bob Bilby), Department of Wildlife, Fisheries and Aquaculture (Mississippi State University), The Rufford Foundation (Grant #12961), Cleveland Zoological Society y Cleveland Metroparks Zoo, financiaron este estudio. Por último, JAML agradece especialmente a María Julia, por todo.

Bibliografía

- AMBARLI, D., y BILGIN, C. C. (2014). Effects of landscape, land use and vegetation on bird community composition and diversity in Inner Anatolian steppes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 182, 37-46.
- ANDERSON, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26(1), 32-46.
- (2006). Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics*, 62, 245-253.
- ANDERSON, M. J., CRIST, TH., CHASE, J. M., VELLEND, M., INOUE, B. D., FREESTONE, A. L., SANDERS, N. J., CORNELL, H. V., COMITA, L. S., DAVIES, K. F., HARRISON, S. P., KRAFT, N. J. B., STEGEN, J. C., y SWENSON, N. G. (2011). Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14, 19-28. Recuperado de <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x>
- ANDERSON, M. J., ELLINGSEN, K. E., y McARDLE, B. H. (2006). Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters*, 9, 683-693.
- AZPIROZ, A. B. (2003). *Aves del Uruguay. Lista e introducción a su biología y conservación*. Montevideo: Gupeca.
- (2012). *Aves de las pampas y campos de Argentina, Brasil y Uruguay. Una guía de identificación*. Nueva Helvecia: Pressur.
- AZPIROZ, A. B., ALFARO, M., y JIMÉNEZ, S. (2012). *Lista Roja de las Aves del Uruguay. Una evaluación del estado de conservación de la avifauna nacional con base en los criterios de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza*. Montevideo: DINAMA
- AZPIROZ, A. B., ISACCH, J. P., DIAS, R. A., DI GIACOMO, A. S., FONTANA, C. S., y PALAREA, C. M. (2012). Ecology and conservation of grassland birds in southeastern South America: a review. *Journal of Field Ornithology*, 83(3), 217-246.
- BALMFORD, A., GREEN, R., y SCHARLEMANN, J. P. W. (2005). Sparing land for nature: Exploring the potential impact of changes in agricultural yield on the area needed for crop production. *Global Change Biology* 11(10), 1594-1605.
- BANKS-LEITE, C., PARDINI, R., BOSCOLO, D., CASSANO, C. R., PÜTTKER, T., BARROS, C. S., y BARLOW, J. (2014). Assessing the utility of statistical adjustments for imperfect detection in tropical conservation science. *Journal of Applied Ecology*, 51(4), 849-859. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12272>
- CALVIÑO-CANCELA, M. (2013). Effectiveness of eucalypt plantations as a surrogate habitat for birds. *Forest Ecology and Management*, 310, 692-699.
- CLARKE, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18(1), 117-143.
- COLWELL, R. K., y CODDINGTON, J. A. (1994). Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 345, 101-118.
- COLWELL, R. K., CHAO, A., GOTELLI, N. J., LIN, S. Y., MAO, C. X., CHAZDON, R. L., y LONGINO, J. T. (2012). Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology*, 5, 3-21. Recuperado de <https://academic.oup.com/jpe/article/5/1/3/1296712?login=true>

- DAUBENMIRE, R. (1968). *Plant communities: a textbook of plant synecology*. Nueva York: Harper and Row.
- DEVENISH, C., DÍAZ FERNÁNDEZ, D. F., CLAY, R. P., DAVIDSON, I., y YÉPEZ ZABALA, I. (Eds.) (2009). *Important Bird Areas Americas –Priority sites for biodiversity conservation*. Quito: BirdLife International. BirdLife Conservation Series, 16.
- DEVICTOR, V., JULLIARD, R., y JIGUET, F. (2008). Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*, 117, 507-514.
- DIAS, R. A., BASTAZINI, V. A., y GIANUCA, A. T. (2014). Bird-habitat associations in coastal rangelands of southern Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, 104, 200-208. Recuperado de <https://www.scielo.br/j/isz/a/ynZFjx4Pmy9GwwxkbB7ZsKL/?format=html&lang=en>
- DIAS, R. A., BASTAZINI, V. A., GONÇALVES, M. S., BONOW, F. C., y MÜLLER, S. C. (2013). Shifts in composition of avian communities related to temperate-grassland afforestation in southeastern South America. *Iheringia. Série Zoologia*, 103(1), 12-19. Recuperado de <https://www.scielo.br/j/isz/a/ft3rGJcfRpbbKkbjxhHM9gy/?format=pdf&lang=en>
- DOTTA, G. B., PHALAN, B., SILVA, T. W., GREEN, R., y BALMFORD, A. (2016). Assessing strategies to reconcile agriculture and bird conservation in the temperate grasslands of South America. *Conservation Biology*, 30(3), 618-27
- EHLERS-SMITH, Y. C., SMITH, D. A. E., SEYMOUR, C. L., THÉBAULT, E., y VAN VEEN, F. F. (2015). Response of avian diversity to habitat modification can be predicted from life-history traits and ecological attributes. *Landscape ecology*, 30, 1225-1239.
- ENVIRONMENTAL SYSTEMS RESEARCH INSTITUTE (2011). *ArcGIS Desktop: Release 10*. Redlands: ESRI
- ESSENWANGER, O. M. (2001). *Classification of climates*. In *World Survey of Climatology 1C, General Climatology*. Amsterdam: Elsevier.
- FAITH, D. P., MINCHIN, P. R., y BELBIN, L. (1987). Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Végétatio*, 69, 57-68.
- FILLOY, J., ZURITA, G. A., CORBELLI, J. M., y BELLOCQ, M. I. (2010). On the similarity among bird communities: testing the influence of distance and land use. *Acta Oecologica*, 36(3), 333-338.
- FISCHER, J., STOTT, J., y LAW, B. S. (2010). The disproportionate value of scattered trees. *Biological Conservation*, 143:1564-1567.
- FISHER, R. J., y DAVIS, S. K. (2010). From Wiens to Robel: a review of grassland bird habitat selection. *The Journal of Wildlife Management*, 74(2), 265-273.
- FLOYD, D. A., y ANDERSON, J. E. (1987). A comparison of three methods for estimating plant cover. *The Journal of Ecology*, 75(1), 221-228. <https://doi.org/10.2307/2260547>
- GAUTREAU, P. (2014). *Forestación, territorio y ambiente. 25 años de silvicultura transnacional en Uruguay, Brasil y Argentina*. Montevideo: Ediciones Trilce.
- GEARY, T. F. (2001). Afforestation in Uruguay. Study of a changing landscape. *Journal of Forestry*, 99, 35-39. Recuperado de <https://academic.oup.com/jof/article/99/7/35/4673302?login=true>
- GOTELLI, N. J., y COLWELL, R. K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4(4), 379-391.

- GOTELLI, N. J., y ENTSMINGER, G. L. (2012). *EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.72*. Acquired Intelligence, Inc. Recuperado de <http://www.uvm.edu/~ngotelli/EcoSim/EcoSim.html>
- GRAHAM, C. T., WILSON, M. W., GITTINGS, T., KELLY, T. C., IRWIN, S., QUINN, J. L., y O'HALLORAN, J. (2015). Implications of afforestation for bird communities: the importance of preceding land-use type. *Biodiversity and Conservation*, 26, 3051-3071.
- HAMMER, Ø., HARPER, D. A. T., y RYAN, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1).
- HILLEBRAND, H., BENNETT, D. M., y CADOTTE, M. W. (2008). Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology*, 89, 1510-1520.
- HILLEBRAND, H., BLASIUS, B., BORER, E. T., CHASE, J. M., DOWNING, J., ERIKSSON, B. K. et al. (2017). Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: consequences for conservation and monitoring. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 169-184. Recuperado de <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/1365-2664.12959>
- Hsu, T., FRENCH, K., y MAJOR, R. (2010). Avian assemblages in eucalypt forests, plantations and pastures in northern NSW, Australia. *Forest Ecology and Management*, 260, 1036-1046.
- HURLBERT, S. H. (1971). The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, 52(4), 577-585.
- JACOBOSKI, L.I., MENDONÇA-LIMA, A. D., y HARTZ, S. M. (2016). Structure of bird communities in eucalyptus plantations: nestedness as a pattern of species distribution. *Brazilian Journal of Biology*, 76(3), 583-591. Recuperado de <https://www.scielo.br/j/bjb/a/BQfTLTFMbfX8bwfZNzTM7Cz/?lang=en&format=html>
- JAMES, F. C., y RATHBUN, S. (1981). Rarefaction, relative abundance, and diversity of avian communities. *The Auk*, 98(4), 785-800. Recuperado de <https://academic.oup.com/auk/article/98/4/785/5187762?login=true>
- JAMES, F. C., y WAMER, N. O. (1982). Relationships between temperate forest bird communities and vegetation structure. *Ecology*, 63(1), 159-171.
- JELIAZKOV, A., MIMET, A., CHARGÉ, R., JIGUET, F., DEVICTOR, V., y CHIRON, F. (2016). Impacts of agricultural intensification on bird communities: New insights from a multi-level and multi-facet approach of biodiversity. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 216, 9-22.
- JOHNSON, D. H. (2008). In defense of indices: the case of bird surveys. *The Journal of Wildlife Management*, 72(4), 857-868.
- JONES, P. D., DEMARAIS, S., y EZELL, A. W. (2012). Successional trajectory of loblolly pine (*Pinus taeda*) plantations established using intensive management in Southern Mississippi, USA. *Forest Ecology and Management*, 265(1), 116-123.
- KARP, D. S., ROMINGER, A. J., ZOOK, J., RANGANATHAN, J., EHRLICH, P. R., y DAILY, G. C. (2012). Intensive agriculture erodes β diversity at large scales. *Ecology Letters*, 15, 963-970.
- KRAUSMAN, P. R., y MORRISON, M. L. (2016). Another plea for standard terminology. *The Journal of Wildlife Management*, 80, 1143-1144. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21121>
- LANTSCHNER MV, RUSCH V & PEYROU C (2008). Bird assemblages in pine plantations replacing native ecosystems in NW Patagonia. *Biodiversity and Conservation*, 17:969-98.

- LEGENDRE, P., y LEGENDRE, L. (1998). *Numerical ecology*. Second English edition. Amsterdam: Elsevier.
- LINDENMAYER, D. B., y HOBBS, R. J. (2004). Fauna conservation in Australian plantation forests—a review. *Biological Conservation*, 119, 151-168.
- LIPSEY, M. K., y HOCKEY, P. A. (2010). Do ecological networks in South African commercial forests benefit grassland birds? A case study of a pine plantation in KwaZulu-Natal. *Agriculture, ecosystems and environment*, 137, 133-142.
- MACARTHUR, R. H. (1964). Environmental factors affecting bird species diversity. *The American Naturalist*, 98(903), 387-397.
- MARTÍNEZ-LANFRANCO, J. A. (2018). *Ecology and conservation of bird assemblages in native and afforested environments in the Northern Campos Grasslands of Uruguay* (Master's Thesis. Department of Wildlife, Fisheries and Aquaculture). Mississippi: Mississippi State University.
- MCELHINNY, C., GIBBONS, P., BRACK, C., y BAUHUS, J. (2005). Forest and woodland stand structural complexity: its definition and measurement. *Forest Ecology and Management*, 218(1-3), 1-24.
- MEDAN, D., TORRETTA, J. P., HODARA, K., ELBA, B., y MONTALDO, N. H. (2011). Effects of agriculture expansion and intensification on the vertebrate and invertebrate diversity in the Pampas of Argentina. *Biodiversity and Conservation*, 20, 3077-3100.
- MINCHIN, P. R. (1987). An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio*, 69, 89-107.
- NÁJERA, A., y SIMONETTI, J. A. (2010). Enhancing avifauna in commercial plantations. *Conservation Biology*, 24, 319-324.
- NUDDS, T. D. (1977). Quantifying the vegetative structure of wildlife cover. *Wildlife Society Bulletin*, 5(3), 113-117. Recuperado de <https://www.jstor.org/stable/3781453?seq=1>
- OKSANEN, J., BLANCHET, F. G., KINDT, R., LEGENDRE, P., MINCHIN, P. R., O'HARA, R. B., SIMPSON, G. L., SOLYMOS, P., HENRY, M., STEVENS, H., y WAGNER, H. (2015). Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.2-1. Recuperado de <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- PARUELO, J. M. (2012). Ecosystem services and tree plantations in Uruguay: A reply to Vihervaara et al. 2012. *Forest Policy and Economics*, 22, 85-88.
- PERES-NETO, P. R., JACKSON, D. A., y SOMERS, K. M. (2003). Giving meaningful interpretation to ordination axes: assessing loading significance in principal component analysis. *Ecology*, 84(9), 2347-2363.
- PHIFER, C. C., KNOWLTON, J. L., WEBSTER, C. R., FLASPOHLER, D. J., y LICATA, J. A. (2015). Bird community responses to afforested eucalyptus plantations in the Argentine pampas. *Biodiversity and Conservation*, 26, 3073-3103.
- R CORE TEAM (2015). *R: A language and environment for statistical computing*. Viena: R Foundation for Statistical Computing. Recuperado de <http://www.R-project.org/>.
- RALPH, C. J., GEUPEL, G. R., PYLE, P., MARTIN, T. E., y DE SANTE DF (1993). *Handbook of field methods for monitoring landbirds*. Albany, CA: Pacific Southwest Research Station.
- ROBACK, P. J., y ASKINS, R. A. (2005). Judicious use of multiple hypothesis tests. *Conservation Biology*, 19, 261-267.
- ROTH, R. R. (1976). Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology*, 57(4), 773-782.

- SIX, L. J., BAKKER, J. D., y BILBY, R. E. (2014). Vegetation dynamics in a novel ecosystem: agroforestry effects on grassland vegetation in Uruguay. *Ecosphere*, 5, 1-15. Recuperado de <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1890/ES13-00347.1>
- SORIANO, A., LEÓN, R. J. C., SALA, O. E., LAVADO, S., DEREGIBUS, V. A., CAUHEPÉ, M. A., SCAGLIA, O. A., VELÁSQUEZ, A. C. A., y LEMCOFF, J. H. (1991). Río de la Plata Grasslands. En: R. T. COUPLAND (Ed.), *Ecosystems of the world 8A. Natural grasslands. Introduction and Western Hemisphere* (pp. 367-407). Nueva York: Elsevier.
- SOUZA, A. F., RAMOS, N. P., PIZO, M. A., HÜBEL, I., y CROSSETTI, L. O. (2013). Afforestation effects on vegetation structure and diversity of grasslands in southern Brazil: the first years. *Journal for Nature Conservation*, 21(1), 56-62. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2012.10.002>
- TOMS, J. D., SCHMIEGELOW, F. K., HANNON, S. J., y VILLARD, M. A. (2006). Are point counts of boreal songbirds reliable proxies for more intensive abundance estimators? *The Auk*, 123(2), 438-454. Recuperado de <https://academic.oup.com/auk/article/123/2/438/5562571?login=true>
- TOYOSHIMA, Y., YAMAURA, Y., YABUHARA, Y., y NAKAMURA, F. (2013). A preliminary study on the effects of line and selective thinning on bird communities in Hokkaido, northern Japan. *Journal of Forestry Research*, 24, 553-559.
- VÁZQUEZ-REYES, L. D., ARIZMENDI, M. D. C., GODÍNEZ-ÁLVAREZ, H., y NAVARRO-SIGÜENZA, A. G. (2017). Directional effects of biotic homogenization of bird communities in Mexican seasonal forests. *The Condor*, 119, 275-288.
- VELDMAN, J. W., OVERBECK, G. E., NEGREIROS, D., MAHY, G., LE STRADIC, S., FERNANDES, G. W., DURIGAN, G., BUISSON, E., PUTZ, F., y BOND, W. (2015). Where tree planting and forest expansion are bad for biodiversity and ecosystem services. *BioScience*, 65(10), 1011-1018. Recuperado de <https://academic.oup.com/bioscience/article/65/10/1011/245863?login=true>
- WIENS, J. A., y ROTENBERRY, J. T. (1981). Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. *Ecological Monographs*, 51(1), 21-41.
- WILLSON, M. F. (1974). *Avian community organization and habitat structure*. *Ecology*, 55(5), 1017-1029.
- ZURITA, G. A., y BELLOCQ, M. I. (2012). Bird assemblages in anthropogenic habitats: identifying a suitability gradient for native species in the Atlantic forest. *Biotropica*, 44(3), 412-419.
- ZURITA, G. A., REY, N., VARELA, D. M., VILLAGRA, M., y BELLOCQ, M. I. (2006). Conversion of the Atlantic Forest into native and exotic tree plantations: Effects on bird communities from the local and regional perspectives. *Forest Ecology and Management*, 235(1), 164-173.

Efectos de la forestación sobre las comunidades de aves y mamíferos: evaluación a múltiples escalas¹

ALEJANDRO BRAZEIRO, ALEXANDRA CRAVINO,
PABLO FERNÁNDEZ, FEDERICO HARETCHE Y MARÍA RUIZ

Introducción

Forestación, cambio de uso del suelo y conservación de la biodiversidad

El cambio de uso y cobertura del suelo (cucs) es la principal causa de la actual crisis de la biodiversidad terrestre, debido principalmente a la pérdida, fragmentación y alteración de hábitats (Vitousek, 1994; Sala *et al.*, 2000; Lambin *et al.*, 2001; Millenium Ecosystem Assessment [MEA], 2005). Alrededor de la mitad de la superficie terrestre ha sido modificada a través de la sustitución de hábitats naturales por sistemas agrícolas, forestales y urbanos (Chapin *et al.*, 1997; Kareiva, Watts, McDonald, Boucher, 2007). A escala global, el área dedicada a cultivos agrícolas y ganadería ha aumentado un 25% entre 1961 y 2015 para llegar a cubrir en la actualidad un 37% de la superficie terrestre (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura [FAO], 2018). El aumento esperado del consumo mundial sugiere que la demanda de alimentos y bienes aumentará de dos a tres veces en 2050 (Green, Cornell, Scharlemann y Balmford, 2005), impulsando aun más la demanda por tierras productivas.

El compromiso entre la producción de alimentos y bienes y la conservación de la biodiversidad es en la actualidad un tema de intenso debate en el campo de la conservación, animado por la dicotomía de dos enfoques contrastantes: separación (*land-sparing*) *versus* integración de tierras (*land sharing*) (e.g., Green *et al.*, 2005; Phalan, Onial, Balmford y Green, 2011).

1 Cita recomendada: Brazeiro, A., Cravino, A., Fernández, P., Haretche, F., y Ruiz, M. (2023). Efectos de la forestación sobre las comunidades de aves y mamíferos: evaluación a múltiples escalas. En: A. Brazeiro (Ed.), *Biodiversidad en paisajes forestados de Uruguay* (pp. 117-149). Montevideo: Universidad de la República.

La primera aproximación propone que la mejor estrategia para conciliar producción y conservación consiste en separar las áreas de conservación (i.e., reservas) de las áreas de producción intensiva de alimentos y bienes. Mientras que la integración, implica producir y conservar la biodiversidad en las mismas áreas, con métodos de producción amigables con la vida silvestre. Para muchos autores, este marco dicotómico no contribuye a la solución de este complejo problema, ya que la conservación y producción sustentable, requiere que ambas estrategias trabajen sinérgicamente (Perfecto y Vandermeer, 2012; Grau, Kuemmerle y Macchi, 2013; Cremen, 2015). Para promover la conservación en el largo plazo a escala de paisaje, necesitamos áreas protegidas en los sitios prioritarios para la conservación (que deben ser identificados), pero también, matrices productivas amigables con la vida salvaje, que permitan mantener la conectividad y diversidad a escala del paisaje (Perfecto y Vandermeer, 2002).

En este sentido, el sector forestal, de amplia expansión en el mundo (FAO, 2018), ha estado en el foco de un intenso debate durante las últimas dos décadas, en el que se confrontó la visión de que las plantaciones forestales son *desiertos verdes*, con la visión de que constituyen hábitats valiosos dentro del paisaje para la flora y fauna nativa. Revisiones de alcance global (Stephens y Wagner, 2007; Brockerhoff *et al.*, 2008; Bremer y Farley, 2010) han dejado en claro que las plantaciones forestales no son «desiertos verdes» ya que varias especies, principalmente generalistas, usan este «nuevo hábitat», pero tampoco son comparables a los ecosistemas nativos reemplazados como hábitat para la fauna y flora. Los estudios sobre la relación forestación-diversidad se han enfocado sobre todo en los efectos más previsibles, que son aquellos que ocurren a escala local (i.e., de rodal). Sin embargo, es muy poco lo que sabemos sobre los efectos de la forestación a la escala del paisaje, a pesar de que esta escala es la más relevante para evaluar si la integración de la conservación de la biodiversidad con la producción forestal es viable.

Forestación en Uruguay: ¿cuáles son las implicancias para la biodiversidad?

En América del Sur, el *cucs* más difundido es la deforestación de bosques tropicales y subtropicales debido al avance de cultivos y áreas ganaderas (Skole y Tucker 1993; Balmford y Bond, 2005). Sin embargo, en la región templada del continente, especialmente en los pastizales del Río de la Plata (PRP), donde está inserto Uruguay, la conversión de pastizales naturales en cultivos y plantaciones forestales ha alcanzado cifras alarmantes (Bilenca y Miñarro, 2004; Jobbágy *et al.*, 2006; Baldi y Paruelo 2008).

Uruguay ha experimentado una fuerte expansión de la forestación (*Eucalyptus spp.* y *Pinus spp.*) durante los últimos treinta años, para pasar de menos de doscientas mil hectáreas antes de los noventa a más de un millón en la actualidad (Uruguay XXI, 2017, capítulo 1). Si se considera que existen dos plantas de pasta de celulosa en funcionamiento en el país, un proyecto de instalación de una tercera, y precios crecientes de la pasta de celulosa en el mercado internacional, se ha proyectado que la superficie forestal llegaría a dos millones de hectáreas en 2030 (Uruguay XXI, 2017; Brazeiro, Achkar, Toranza y Bartesaghi, 2020). Por tanto, la búsqueda de la sustentabilidad del sector forestal es un fuerte desafío, tanto para la autoridad ambiental de Uruguay como para las empresas forestales, y en especial para aquellas que apuntan a la «producción responsable» y certificación forestal (e.g., Consejo de Administración Forestal [FSC por sus siglas en inglés, Forest Stewardship Council]).

La forestación comercial implica la reducción y fragmentación del ecosistema dominante de Uruguay, el pastizal. ¿Qué efectos tiene esta transformación del paisaje sobre la fauna? ¿Cómo se propagan los efectos de la escala local (rodal) al paisaje? ¿Cómo varían los efectos entre especies y a lo largo del ciclo forestal? ¿Las especies invasoras son favorecidas? En este capítulo, se resumen los principales resultados obtenidos por nuestro grupo de investigación entorno a estas cuestiones, en el marco de un acuerdo de cooperación firmado en 2012 entre la empresa forestal Montes del Plata y la Universidad de la República. Los resultados presentados aquí forman parte de tesis de grado (Fernández, 2017), tesis de maestría (Ruiz, 2017) y de doctorado (Cravino, 2018), y artículos publicados (Brazeiro, Fernández, Cravino y Haretche, 2018; Cravino y Brazeiro 2021).

Materiales y métodos

Sitios de estudio

Nuestros estudios se han llevado adelante en dos de las principales regiones forestales de Uruguay, litoral oeste y centro, precisamente en seis localidades asociadas a predios forestales de la empresa Montes del Plata (Figura 1). En cada localidad, se definieron muestras circulares (3 km de radio) de paisajes forestados, que incluyeron rodales plantados de *Eucalyptus dunnii*, cortafuegos, cultivos, y diferentes ecosistemas naturales remanentes (humedales, pastizales y bosques). Todos los paisajes forestados estudiados se encontraban bajo pastoreo de ganado bovino. Los principales atributos geográficos y ambientales de cada paisaje de estudio se resumen en la Tabla 1.

En todos los paisajes de estudio, excepto en Santo Domingo, las plantaciones forestales se encontraban en etapa madura próxima a la cosecha (siete a nueve años). En cambio, en Santo Domingo coexistían plantaciones de diferentes edades, incluyendo plantaciones recientes (cero a un año), jóvenes I (uno a dos años), jóvenes II (dos a cuatro años), adultas (cuatro a siete años) y precosecha (siete a nueve años).

Los paisajes estudiados están dominados por ambientes naturales e incluyen pastizales, bosques y humedales (agua), con coberturas que varían entre 59 y 77% (media: 64,8%, D.E.: 7,7%), mientras que las plantaciones forestales y cultivos agrícolas tienen coberturas que varían entre 23 y 41% (media: 35,5%, D.E.: 7,7%) (Tabla 1). Dentro de los bosques, se distinguieron abiertos (i.e., sabanas arboladas de algarrobos o espinillos, y palmares en el caso de Santo Domingo) y cerrados (i.e., ribereños, pantanosos y de escarpa/serranos).

Relevamiento de aves y mamíferos

Se utilizó un diseño de muestreo estratificado al azar, utilizando los principales ambientes de los paisajes como estratos; es decir, pastizales, bosques cerrados, bosques abiertos y forestación. En algunos casos se muestrearon ambientes secundarios tales como humedales y forestaciones de abrigo (i.e., pequeños rodales de eucaliptus plantados como refugio para el ganado, en general de más de treinta o cuarenta años), para la estimación de la riqueza específica del paisaje. Los muestreos fueron llevados a cabo entre marzo de 2015 y mayo de 2017 en todos los paisajes, excepto en Santo Domingo, que fue relevado entre setiembre de 2018 y setiembre de 2019.

El relevamiento de aves se hizo mediante la técnica de conteos por puntos (Ralph, Droege y Sauer, 1995; Ralph *et al.*, 1996; Bibby, Jones y Marsden, 2000), que ha sido ampliamente utilizada para estudiar la relación entre ensambles de aves y sus hábitats (Hamel, Smith y Twedt, 1996; Betts, Simon y Nocera, 2005; Gibbons y Gregory 2006), y también en paisajes agroforestales de la región (Filloy, Zurita, Corbelli y Bellocq, 2010; Phifer, Knowlton, Webster, Flaspohler y Licata, 2016). La unidad, o estación, de muestreo consistió en cinco puntos de conteo de diez minutos cada uno. Los puntos de conteo se distribuyeron al azar dentro de cada ambiente, con la restricción de separarse entre sí por al menos cien metros, y estar alejados al menos cincuenta metros del borde del parche (Gibbons y Gregory, 2006). En el caso de los pastizales, los puntos de muestreo se alejaron al menos quinientos metros de parches de bosque o forestación.

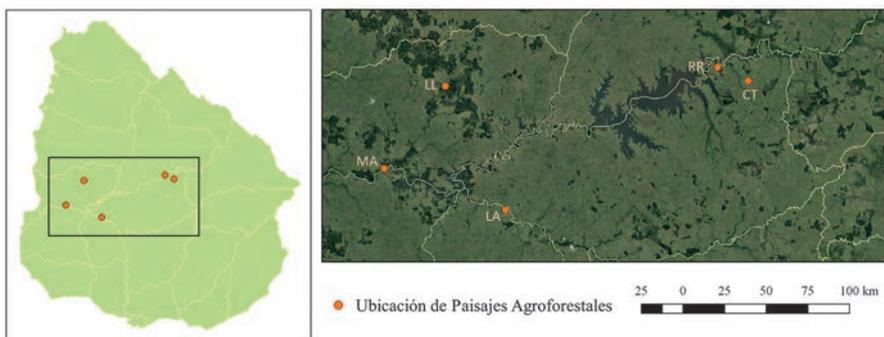


Figura 1. Área de estudio y localización de los seis paisajes forestados bajo estudio, en las regiones centro y oeste de Uruguay. Se delimitan los departamentos (divisiones político-administrativas) de Uruguay. En la imagen Google Earth™ (2017) de la derecha se advierten las plantaciones forestales en verde oscuro. Códigos de los paisajes: SA: Santo Domingo, MA: El Matorral, LA: Los Arroyos, LL: Las Lilas, CV: Cueva del Tigre y RR: Rincón del Río.

Fuente: elaboración propia.

Los muestreos de aves fueron llevados a cabo en temporada cálida (noviembre-febrero) y fría (abril-agosto) en horarios matutinos (06.00 a 10.00 h) y vespertinos (16.00 a 19.00 h) de manera equilibrada para cada paisaje. No se generaron muestreos en condiciones meteorológicas de lluvia, extremo calor o frío, viento o neblina ni en áreas evidentemente perturbadas (e.g., sobrepastoreo, tala, erosión, inundación, etc.).

En cada paisaje (en cinco, todos excepto Santo Domingo) se hicieron treinta estaciones de muestreo de aves que se distribuyeron de la siguiente manera: cinco en pastizal, cinco en forestación, diez en bosques denso y diez que se repartieron entre bosques abiertos ($n = 6$), cuando existían, y otros ambientes secundarios ($n = 4$) (e.g., humedales, forestación de abrigo). En total se hicieron 150 estaciones de muestreo en los cinco paisajes estudiados, con un esfuerzo de 750 puntos de conteo. En cada punto de conteo se registró a toda ave vista u oída en un radio de 50m, durante 10 minutos (Bibby, Jones y Marsden, 2000; Hamel, Smith y Twedt 1996), incluyendo a las aves que al arribar el observador se alejaban de la parcela de muestreo por efecto de la perturbación, y sin incluir a aquellas aves que sobrevolaban el área sin corroborarse el uso directo del ambiente relevado. Complementariamente, durante los recorridos por los distintos ambientes, se registraron (por observación directa o por canto) todas las aves que no fueron observadas antes en los muestreos cuantitativos, a los efectos de avanzar en la completitud de los listados de especies. La clasificación sistemática de las aves se hizo según J. V. Remsen *et al.* (2017), y la asignación de nombres comunes en español según Adrián Azpiroz, Matilde Alfaro y Sebastián Jiménez (2012).

Tabla 1. Localización y caracterización ambiental de los paisajes estudiados

Paisajes						
Nombre (Código)	Rincón del Río (RR)	Cueva del Tigre (CT)	Los Arroyos (LA)	El Matorral (EM)	Las Lilas (LL)	Santo Domingo (SD)
Ecorregión ¹	CSG	CSG	EC	CSO	CSO	CSO
Geoforma	lomadas	lomadas	colinas y lomadas	colinas y lomadas	colinas y lomadas	colinas y lomadas
Sustrato geológico	areniscas	areniscas	granítico	limos/ areniscas	limos/ areniscas	limo/ areniscas
Profundidad suelo	profundos	profundos	semiprofundos	profundos	profundos	profundos
Uso del suelo	forestal / ganadero	agrícola/ forestal / ganadero	agrícola / forestal / ganadero	agrícola / forestal / ganadero	agrícola / forestal / ganadero	forestal / ganadero
Edad forestación	7-9 años	7-9 años	7-9 años	7-9 años	7-9 años	0-9 años
Ambientes (%) ²						
Bosque cerrado	5,2	2,6	11,8	18,0	9,5	5,8
Bosque abierto	6,6	0,0	10,3	9,4	2,7	9,3
Pastizal	31,2	65,2	51,2	25,4	46,8	13,5
Plantación forestal	34,6	12,6	23,2	23,9	38,6	71,4
Forestación abrigo	0,0	0,4	0,1	0,2	0,1	0,0
Cultivos	4,5	18,6	0,0	17,1	2,4	0,0
Agua	17,9	0,6	3,3	6,0	0,0	0,0

1: Ecorregiones de Uruguay según Brazeiro *et al.* (2015). CSG: Cuenca sedimentaria Gondwánica, EC: Escudo Cristalino y CSO: Cuenca Sedimentaria del Oeste. 2: Superficie porcentual de cada tipo de ambiente en muestras circulares de 3km de radio, estimada con imágenes de alta resolución de GoogleEarth.

Fuente: elaboración propia.

El relevamiento de mamíferos de mediano y gran porte se hizo con cámaras trampa (Stealth Cam NG42), método de amplio uso para lidiar con grupos elusivos como los mamíferos (Long, MacKay, Ray y Zielinski, 2008). Las cámaras se distribuyeron al azar dentro de cada ambiente, con la restricción de separarse entre sí por al menos 500m. Se usó esta distancia al considerar el

ámbito de hogar (*home range*) mínimo de zorros presentes en Uruguay, a partir de datos de regiones vecinas (Juarez y Marinho-Filho, 2002; Maffei y Taber, 2003; Di Bitetti *et al.*, 2009). Se seleccionaron estas especies debido a que su ámbito de hogar abarca al de otras especies con menores rangos de acción, como armadillos y zorrillos. De tal forma, se intentó reducir la probabilidad de múltiples conteos de individuos, y a la vez optimizar el área cubierta dentro de cada ambiente y paisaje. Las cámaras estuvieron continuamente activas durante 90 días en promedio (rango: 89 a 109 días) y fueron programadas para sacar tres fotos cada vez que el sensor era activado, con un descanso posterior de 15 segundos. El relevamiento de mamíferos se hizo en los seis paisajes de estudio; en el caso de Santo Domingo, con el objetivo de analizar los cambios en la comunidad a lo largo del ciclo forestal (0 a 9 años).

En promedio se colocaron 11 (rango: 8-15) cámaras trampa por ambiente (i.e., pastizal, bosque abierto, bosque cerrado y forestación), para llegar a un promedio de 45 estaciones por paisaje y a un total de 232 en todo el estudio. Se complementó el relevamiento con información cualitativa obtenida a partir de la búsqueda activa de animales y de rastros (i.e., huellas, heces, cuevas), a los efectos de evaluar la completitud de los inventarios generados a través de las cámaras. A partir de la revisión de las fotos obtenidas (> 2,5 millones), se obtuvo la riqueza, la composición de especies y la cantidad de registros por especie en cada estación de cámara trampa. Para reducir la probabilidad de pseudoreplicación, todas las fotografías de un mismo individuo dentro de un lapso de sesenta minutos fueron consideradas como un único registro (Lantschner, Rusch y Hayes, 2012). A su vez, individuos diferentes en una misma foto fueron computados como registros diferentes. La cantidad de registros se estandarizó a noventa días, para ser usada como indicador de la abundancia relativa de las especies de mamíferos en cada ambiente. La clasificación sistemática y asignación de nombres comunes de los mamíferos se hizo según Enrique González y Juan Martínez-Lanfranco (2010).

Efectos locales de la forestación sobre las comunidades de aves y mamíferos

En Uruguay, la forestación implica, en la gran mayoría de los casos, la sustitución de pastizales naturales/seminaturales por plantaciones forestales. Para la fauna y flora que habitaba los pastizales sustituidos, este proceso significa un drástico cambio de hábitat, pasando de un ecosistema abierto dominado por herbáceas de bajo porte (< 1 m), a un agroecosistema cerrado dominado por árboles de alto porte (~ 20 m). Para algunas especies, incapaces de usar en absoluto los recursos generados dentro de los rodales forestales, esto implicará una pérdida de hábitat. Otras especies podrían ser capaces de habitar y aprovechar

los recursos aportados por este nuevo ecosistema, pero sufriendo afectaciones en su adecuación biológica. Sin embargo, para especies incapaces de habitar los pastizales, como por ejemplo especialistas de bosques nativos, las plantaciones forestales podrían representar un hábitat de cierta calidad.

En esta sección se sintetiza una serie de estudios (Fernández, 2017; Brazeiro, Fernández, Cravino y Haretche, 2018; Cravino, 2018; Cravino y Brazeiro, 2021) enfocados en la evaluación de los efectos locales de la sustitución de pastizales por plantaciones forestales, sobre la riqueza y abundancia de aves y mamíferos de mediano y gran porte.

Aproximación metodológica

Los ensambles de aves y mamíferos fueron segregados en tres grupos en función de la especialización de hábitat: 1) especialistas de ambientes abiertos (i.e., pastizales o arbustales); 2) especialistas de ambientes cerrados, tales como bosques con dosel cerrado (e.g., fluviales, serranos), y 3) generalistas, especies adaptadas a ambientes ecotonales o intermedios (e.g., bosques dispersos tipo parque) o facultativas tanto de ambientes cerrados como abiertos. La segregación de las especies se hizo en función de la bibliografía especializada a nivel nacional (Azpiroz, 2003 para aves; González y Martínez-Lanfranco, 2010 para mamíferos).

En función de los datos de abundancia de especies por réplica, se construyeron curvas de acumulación de especies para calcular el estimador de riqueza Chao 1 (Colwell *et al.*, 2012) por ambiente (i.e., pastizal, bosques cerrados, bosques abiertos y forestación). Para la construcción de las curvas de acumulación de especies se usaron cien remuestreos aleatorios con reposición, utilizando el programa EstimateS v.9.1 (Colwell, 2013). Como indicador de la abundancia relativa de las especies en cada ambiente, se usó el número de registros estandarizado por unidad de esfuerzo (aves: 5 puntos de conteo de 10 minutos; mamíferos: 90 días de cámara trampa).

Algunas de las variables de interés (i.e., riqueza de especies de aves y mamíferos) presentaron distribuciones estadísticas no normales, por lo que se optó por hacer análisis no paramétricos que, si bien son menos sensibles, suelen ser más robustos (Sokal y Rolf 1995). Para evaluar los efectos locales de la sustitución de pastizales por forestación, se analizó la variabilidad de riqueza observada y abundancia relativa de las especies mediante análisis de Permanova (Permutational Multivariate Analysis of Variance) (Anderson, 2001), con la distancia Euclidiana para evaluar la diferencia entre los niveles de los factores. Se usó un diseño factorial de dos factores: *ambiente* con dos niveles (pastizal y forestación), y *paisaje* con cinco niveles (Cueva del Tigre, Los Arroyos, El Matorral, Rincón del Río y Las Lilas). Los análisis

de Permanova fueron implementados en el programa Past. Se cuantificaron los efectos locales como la diferencia forestación-pastizal en las variables de interés (i.e., riqueza y abundancia de especie de los diferentes grupos), y fue expresada como porcentaje del valor medio de pastizal.

Principales resultados

En general, las riquezas de especies observadas fueron iguales o muy próximas a las estimadas por Chao 1, indicando que el porcentaje de completitud de los inventarios fueron muy altos (aves: 58-96%, mamíferos: 80-100%) (Tabla 2).

La riqueza local y abundancia relativa de las especies de aves y mamíferos variaron significativamente entre pastizales y plantaciones forestales, pero no entre paisajes, y la interacción ambiente-paisaje tampoco fue significativa en ningún caso (por detalles, ver Tabla 3 en Brazeiro *et al.*, 2018). La riqueza y abundancia relativa de los ensamblajes totales de aves y mamíferos fueron mayores en pastizales (Tabla 2). La sustitución de pastizales por plantaciones forestales generó un impacto local negativo en las aves y redujo un 68% la riqueza y un 90% la abundancia relativa de las especies (Figura 2). En el caso de los mamíferos, el impacto local de la forestación fue menor que en las aves y llegó al 33% de reducción en la riqueza y al 22% en la abundancia relativa de las especies (Figura 2).

La magnitud, e incluso la dirección, de los efectos locales de la forestación, variaron en función de la selectividad de hábitat de los subensambles (i.e., ensamble de cada tipo de hábitat) (Figura 2). Los especialistas de ambientes abiertos fueron claramente los más afectados, tanto en aves como en mamíferos, con reducciones del 100%, ya que no se registró ni una sola especie en plantaciones forestales. Los generalistas también sufrieron reducciones por la forestación, pero de menor magnitud que las especialistas de ambientes abiertos. Las aves generalistas fueron más afectadas (riqueza: -65%, abundancia: -81%) que los mamíferos generalistas (riqueza: -25%, abundancia: -10%). En el caso de los especialistas de ambientes cerrados, los mamíferos presentaron reducciones en riqueza (-50%) y abundancia (-62%) en forestación (Figura 2, Tablas 2). En las aves de ambientes cerrados se observó una tendencia opuesta a los mamíferos, con incrementos en riqueza (+100%) y abundancia (+50%) en forestación, pero que no fueron significativas ($P > 0,10$) debido a la alta variabilidad entre réplicas (Figura 2, Tabla 2).

Tabla 2. Riqueza estimada y abundancia relativa de aves y mamíferos por ambiente, segregada en función de la selectividad de hábitat

Riqueza estimada de aves (Chao 1)					
Ambiente	Todas las especies	Especies de ambientes abiertos	Especies de ambientes cerrados	Especies generalistas	Complejidad de inventario (%)
Pastizal	38,0 ± 8,6	22,0 ± 6,3	2,0 ± 1,7	17,0 ± 2,9	84,8 – 96,3
Forestación	12,0 ± 2,4	0	4,0 ± 2,1	6,0 ± 2,2	58,1 – 81,1
Bosque cerrado	62,0 ± 6,9	5,0 ± 1,6	44,0 ± 7,5	15,0 ± 3,9	81,3 – 97,5
Bosque abierto	84,0 ± 14,7	14,0 ± 1,9	36,0 ± 7,0	36,0 ± 11,6	74,3 – 84,4
Riqueza estimada de mamíferos (Chao 1)					
Pastizal	6,0 ± 0,8	1,0 ± 0,1	2,0 ± 0,2	4,0 ± 0,4	83,3 – 100
Forestación	4,0 ± 0,8	0	1,0 ± 0,1	3,0 ± 0,3	83,3 – 100
Bosque cerrado	10,0 ± 1,1	0	5,0 ± 1,0	7,0 ± 0,3	80,0 – 100
Bosque abierto	6,0 ± 1,0	0	4,0 ± 0,8	6,0 ± 0,3	83,3 – 100
Abundancia relativa de aves (registros/5 puntos de conteo de 10 minutos c/u)					
Pastizal	42,2 ± 21,9	26,4 ± 16,3	0,8 ± 1,5	17,0 ± 14,5	
Forestación	4,4 ± 2,3	0	1,2 ± 1,4	3,2 ± 2,0	
Bosque cerrado	50,8 ± 22,8	2,0 ± 2,2	31,0 ± 16,0	17,8 ± 9,3	
Bosque abierto	62,5 ± 22,5	6,8 ± 6,2	19,4 ± 8,2	36,3 ± 16,9	
Abundancia relativa de mamíferos (registros/cámara trampa/godías)					
Pastizal	14,3 ± 24,3	1,1 ± 1,8	3,4 ± 1,8	4,8 ± 8,2	
Forestación	11,2 ± 24,5	0	1,3 ± 0,9	4,3 ± 6,2	
Bosque cerrado	15,0 ± 24,5	0	8,0 ± 2,2	19,6 ± 9,3	
Bosque abierto	18,4 ± 25,6	0	4,8 ± 2,7	6,0 ± 1,5	

Se presentan valores medios ± desvío estándar de los cinco paisajes. Los rangos de complejidad de inventario reportados corresponden a la máxima variabilidad encontrada entre los cinco paisajes para los distintos subensambles de especies.

Fuente: modificada de Brazeiro *et al.* (2018).

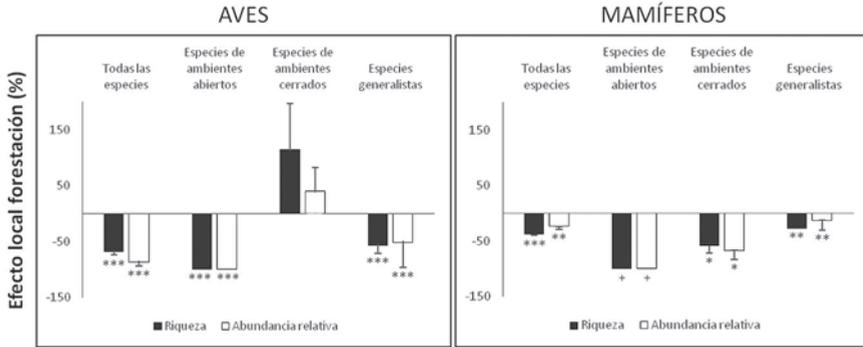


Figura 2. Efecto local de la sustitución de pastizales por plantaciones forestales, sobre la riqueza y abundancia relativa de especies de aves y mamíferos terrestres

Los efectos significativos son indicados (*: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$ y ***: $P < 0,001$). El símbolo + indica que en la forestación no se registraron individuos en absoluto, pero si en pastizales, y que no se pudieron instrumentar análisis estadísticos por la alta variabilidad.

Fuente: Brazeiro *et al.* (2018).

Síntesis: la forestación no es un desierto verde, pero reduce localmente la diversidad

Los rodales forestales (rodales de siete a nueve años) presentaron de forma consistente en los cinco paisajes estudiados, menor riqueza específica y abundancia relativa de aves y mamíferos, que las áreas de pastizal aledañas. Asumiendo que los pastizales reemplazados por las plantaciones forestales sostenían ensamblajes locales comparables a los de los pastizales relictuales actuales, las diferencias que hoy se observan entre forestación y pastizal brindarían una estimación razonable del impacto de la forestación sobre estos ensamblajes. En este sentido, se puede concluir que la sustitución de pastizales por rodales forestales en las regiones estudiadas de Uruguay implica para varias especies de aves y mamíferos, la pérdida o degradación local de hábitat. A esta escala, el impacto neto de la forestación sobre la fauna estudiada es negativo, ya que este nuevo ambiente no es usado por la mayor parte de las especies, o es usado con baja frecuencia.

Este resultado concuerda con la evidencia empírica acumulada. Revisiones recientes han demostrado que las plantaciones forestales, en general, reducen localmente la riqueza de especies respecto a los ecosistemas nativos (Stephens y Wagner, 2007; Brockerhoff *et al.*, 2008; Bremer y Farley, 2010), aunque en algunos casos no se observaron diferencias en la riqueza de especies (e.g., Cid y Cavides-Vidal, 2014). El metanálisis de Leah Bremer y Kathleen Farley (2010) concluyó que la sustitución de ecosistemas nativos por forestación redujo en promedio un 35% la riqueza local de

plantas. En nuestro estudio, el impacto de la forestación sobre la riqueza local de aves (68%) duplicó el impacto promedio reportado en plantas, mientras que, en el caso de los mamíferos, el impacto fue similar (33%). La importante diferencia en los efectos de la forestación entre aves y mamíferos no resulta sorprendente, ya que las revisiones mencionadas han documentado una gran variabilidad entre grupos biológicos, tanto en magnitud como en sentido del impacto de la forestación.

La baja afectación de los mamíferos de Uruguay ante la forestación ya había sido documentada en el norte del país por María José Andrade y Mitchell Aide (2010). De hecho, estos autores no encontraron diferencias significativas en la riqueza local de mamíferos entre plantaciones forestales y pastizales. La baja afectación de los mamíferos se explica en parte por la muy baja riqueza y abundancia de especies especialistas de ambientes abiertos en los paisajes estudiados e incluso en el país (González y Martínez-Lanfranco, 2010). Por otro lado, los cortafuegos (i.e., franjas no forestadas de 12 m de ancho diseñadas para favorecer el combate a incendios forestales) que en este trabajo se incluyeron dentro del ambiente «forestación» junto a los rodales forestales, parecen jugar un papel muy relevante como hábitat utilizado por los mamíferos (Cravino y Brazeiro, 2021). Cuando se analizan por separado los ensamblajes detectados exclusivamente en plantaciones, la reducción en riqueza de especies respecto al pastizal es del orden del 70% (Cravino y Brazeiro, 2021).

Nuestros resultados demostraron que los efectos locales de la forestación sobre la riqueza y la abundancia dependieron fuertemente de la especialización de hábitat de las especies. Como era esperable, las aves y mamíferos especialistas de ambientes abiertos fueron los más afectados por la forestación, con impactos negativos del 100%. Durante los relevamientos cuantitativos durante dos años en cinco paisajes, no se registró ningún individuo especialista de ambientes abiertos dentro de rodales forestales. Este resultado coincide con lo reportado por revisiones generales sobre los impactos locales de la forestación (Stephens y Wagner, 2007; Bockerhoff *et al.*, 2008; Bremer y Farley, 2010), así como con estudios hechos en la región de los PRP (e.g., Codesido, González-Fischer y Bilencia, 2011; Medan *et al.*, 2011, Dotta *et al.*, 2016). Sin embargo, un ave típica de pastizal como *Rhea americana* (ñandú), fue observada dentro de plantaciones forestales en varias ocasiones. Se registraron tanto individuos solitarios como pequeños grupos, principalmente en cortafuegos entre rodales forestales. Esto sugiere que la especie no sería desplazada en su totalidad de las plantaciones forestales, y que sería capaz de transitar entre los rodales. Asimismo, se encontraron puestas de Nandú en bordes de forestación, pero siempre de un solo huevo. Dado que las puestas normales son siempre de varios huevos, nunca menos de cinco (promedio entre diez y quince), no se puede

confirmar nidificación en forestaciones de Uruguay. Sin embargo, en Brasil existen dos reportes de nidificación de ñandú en plantaciones de eucaliptus (Azevedo, Tinoco, Ferraz y Young, 2006; Costa, Silva y Rodrigues, 2014), por lo que no sería extraño que también ocurra en Uruguay. De hecho, en diciembre de 2018 se obtuvo un registro (video) de un nido con varios charabones en una forestación (establecimiento San Juan) de la empresa Montes del Plata en el departamento de Colonia (Horacio Giordano, comunicación personal, 2019). Y en 2020 se obtuvieron fotos de un nido con varios huevos en una forestación de MDP (El Gateado) en Maldonado (Cravino comunicación personal, 2020).

Si bien concluimos que las aves y mamíferos especialistas de ambientes abiertos casi no usan las plantaciones forestales, estos nuevos ambientes no son *desiertos verdes* en Uruguay, ya que fueron registradas algunas especies generalistas y especialistas de ambientes cerrados. Los generalistas dominaron los ensambles observados dentro de las plantaciones forestales, en riqueza y abundancia, en concordancia con lo reportado por revisiones (e.g., Brockerhoff *et al.*, 2008; Bremer y Farley, 2010) y estudios previos en nuestra región (e.g., Dotta y Verdade, 2007; Filloy *et al.*, 2010; Dias *et al.*, 2013) y en el norte de Uruguay (Andrade y Aide, 2010). Sin embargo, los contrastes pastizal-forestación indicaron que los generalistas también fueron afectados negativamente por la forestación, en particular las aves.

En regiones boscosas se ha acumulado evidencia que apoya la idea de que los rodales forestales representan un hábitat que puede ser utilizable por algunas especies del bosque natural (Estades, 1994; Brockerhoff *et al.*, 2008; Jasson *et al.*, 2011; Jacoboski, De Mendonça-Lima y Hartz, 2016; Biz, Cornelius, Paul y Metzger, 2017). En tal sentido, cabría esperar que las plantaciones forestales de Uruguay pudieran ser usadas por especies de ambientes cerrados, tales como bosques fluviales y serranos. En este trabajo no encontramos evidencia a favor de esta hipótesis. En los mamíferos, contrariamente a lo esperado, se detectaron efectos negativos de la forestación. Es decir que se registraron más especies y mayores abundancias de especialistas de ambientes cerrados en pastizales, que en plantaciones forestales. En el caso de las aves, se observaron tendencias positivas, con mayor riqueza y abundancia en plantaciones forestales, pero que no fueron significativas. Si bien se encontraron aves de ambientes cerrados en forestación, en promedio solo fueron cuatro (10%) de las 44 especies que estuvieron presentes en bosques cerrados, lo cual concuerda con algunos estudios dentro (Marsden, Whiffin y Galetti, 2001) y fuera (Farwing, Sajita y Böhning-Gaese, 2008) de la región.

Una de las principales conclusiones de nuestro trabajo es que la sustitución de pastizales por plantaciones forestales genera impactos locales negativos sobre los ensambles de aves y mamíferos. Las plantaciones forestales

no tienen prácticamente valor como hábitat para las aves y mamíferos especialistas de ambientes abiertos, que son en general incapaces de usar este ambiente. Sin embargo, la forestación aporta un complemento de hábitat para algunas especies generalistas y especialistas de ambientes cerrados, pero que no llega a superar el valor de los pastizales como hábitat secundario para estos subensambles.

El bajo valor de la forestación como hábitat para las aves y mamíferos, probablemente se explique por la complejidad estructural y oferta de recursos (véase Zurita y Bellocq, 2012). Para la fauna de ambientes abiertos, la forestación representa un ambiente de alto contraste, donde la oferta de recursos (e.g., biomasa de herbáceas) y condiciones ambientales (e.g., luz) son muy distintas. Los cortafuegos, que se generan para prevenir/combatir incendios en los establecimientos forestales, también juegan un papel importante como hábitat y quizás como corredor biológico para la fauna en estos paisajes forestados, por lo que su planificación y manejo debería contemplar también su contribución a la conservación de la biodiversidad (Cravino y Brazeiro, 2021).

Para los especialistas de ambientes cerrados, la forestación constituiría un ambiente menos contrastante, pero claramente con una complejidad estructural mucho menor que los bosques naturales. Observaciones en rodales viejos de eucaliptus, plantados con el objetivo de generar resguardos para el ganado en áreas de pastizal, apoyan la idea de que la complejidad estructural es central en la determinación de la calidad de estos ambientes como hábitat para la fauna (Barlow *et al.*, 2008). En estos rodales viejos, la altura, cobertura y diversidad de la vegetación del sotobosque, abundancia de epífitas y ramificación, son mayores que en las plantaciones industriales de eucaliptus estudiadas aquí, así como la diversidad y abundancia de aves, que alcanzan valores similares a bosques nativos (Fernández, 2017).

Efectos de la forestación sobre la riqueza de especies a escala del paisaje

Los estudios sobre la relación forestación-diversidad se han enfocado principalmente en los efectos más previsible, que son aquellos que ocurren a escala local (i.e., rodal). Pero sabemos poco sobre la propagación de estos efectos locales a la escala del paisaje, a pesar de que el efecto acumulado de la forestación en el paisaje resulta clave para evaluar si la integración de la conservación de la biodiversidad con la producción forestal es viable. Para el manejo ambiental y forestal, determinar el porcentaje de implantación forestal máxima en el paisaje, que asegure la conservación de la biodiversidad, es un parámetro esencial.

En esta sección, se presentan algunos aportes incipientes para avanzar en la evaluación de los efectos acumulados de la forestación a escala de paisaje, en la diversidad de aves y mamíferos, con miras a la determinación del rango de implantación forestal amigable con la biodiversidad. En concreto, se sintetiza una serie de estudios (Fernández, 2017; Brazeiro et al., 2018 y Cravino, 2018) enfocados en evaluar el efecto de la implantación forestal (%) en el paisaje, sobre la riqueza de aves y mamíferos a escala del paisaje.

Aproximación metodológica

Este estudio se basó en los relevamientos de aves y mamíferos en cinco paisajes forestados (Figura 1), cuya metodología ya ha sido explicada en la sección anterior. La estimación de la riqueza de especies de los paisajes se hizo sobre la base de la integración de los ensambles locales relevados en los distintos ambientes identificados en cada paisaje, tanto antrópicos (forestación) como naturales (bosques, pastizales, humedales).

La completitud de inventario de las muestras de paisajes (circulo de 3km de radio) se evaluó comparando la riqueza observada con la estimada a través del índice Chao 2 (Colwell *et al.*, 2012), y la construcción de curvas de acumulación de especies. Las curvas de acumulación de especies se implementaron en el programa EstimateS v.9.1 (Colwell, 2013), usando cien remuestreos aleatorios con reposición.

La relación entre la riqueza de especies y el grado de forestación (%) a escala de paisaje, se evaluó a través de correlaciones simples.

Principales resultados

Ensamblados de aves y mamíferos en paisajes forestados

Se detectaron en los relevamientos (cuantitativos y cualitativos adicionales) un total de 196 especies de aves en los cinco paisajes estudiados. Esto representa casi la mitad de la avifauna terrestre de Uruguay (~400 especies, según Azpiroz, Alfaro y Jiménez, 2012). Entre paisajes la riqueza de aves varió entre 95 y 110 especies. Del ensamble total, 95 fueron especialistas de ambientes abiertos, 60 de ambientes cerrados y 41 generalistas. En la Figura 3 se presentan las curvas rango-abundancia de los tres subensambles de aves considerados. Las aves especialistas de ambientes abiertos más abundantes fueron: *Sicalis luteola* (misto), *Pseudoleistes virescens* (pecho amarillo), *Cathartes aura* (buitre cabeza roja), *Milvago chimango* (chimango), *Vanellus chilensis* (tero) y *Embernagra platensis* (verdón). Las principales especies de

ambientes cerrados fueron: *Turdus amaurochalinus* (sabiá), *Setophaga pitiayumi* (pitiayumi), *Turdus rufiventris* (Zorzal), *Elaenia parvirostris* (fió-fió pico corto), *Serpophaga subcristata* (tiqui-tiqui común) y *Cranioleuca pyrrhophia* (trepadorcito). Las especies generalistas más frecuentes fueron: *Zonotrichia capensis* (chingolo), *Patagioenas picazuro* (paloma de monte), *Leptotila verreauxi* (paloma montaráz común), *Zenaida auriculata* (torcaza), *Troglodytes aedon* (ratonera) y *Myiopsitta monachus* (cotorra).

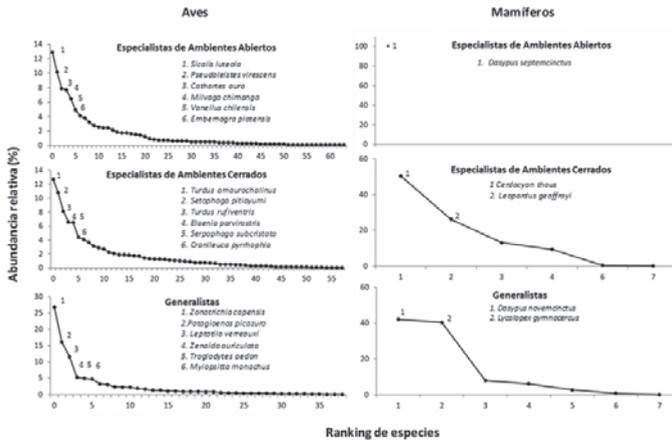


Figura 3. Ensamblajes de aves y mamíferos registrados en paisajes forestados de Uruguay. Se presentan curvas rango-abundancia para los ensamblajes de aves y mamíferos especialistas de ambientes abiertos, especialistas de ambientes cerrados y generalistas. Las especies más abundantes en cada caso son indicadas.

Fuente: Brazeiro *et al.* (2018).

En total se detectaron a través de las cámaras trampa y rastros, 17 especies de mamíferos terrestres de mediano/gran porte en los cinco paisajes estudiados, lo que representa poco más de la mitad del ensamblaje nacional (~30 especies, incluyendo exóticas; González y Martínez-Lanfranco, 2010). De las 17 especies registradas, 3 son exóticas: *Sus scrofa* (jabalí), *Axis axis* (ciervo axis) y *Lepus europaeus* (liebre). Las especies exóticas no fueron consideradas en los estudios posteriores. La riqueza de mamíferos nativos dentro de los paisajes estudiados varió entre 9 y 11 especies. Las especies no registradas de los ensamblajes regionales corresponden a especies raras, amenazadas u ocasionales (e.g., *Puma concolor*), de hábitos esquivos (e.g., *Leopardus braccatus*) o arborícolas (e.g., *Sphiggurus spinosus*) que, por su modo de vida, no suelen ser detectadas en el suelo por cámaras trampa ni por rastros. En términos de uso de hábitat, el ensamblaje de mamíferos de mediano/gran porte estuvo integrado por un especialista de ambientes abiertos, seis especialistas de ambientes cerrados y siete generalistas. En la Figura 3 se presentan las curvas

rango-abundancia de los tres subensambles de mamíferos considerados. El especialista de ambientes abiertos fue *Dasyopus septemcinctus* (mulita), que se registró en dos paisajes y con escasos registros. Cabe destacar que a nivel nacional existen apenas tres especies dentro de esta categoría (González y Martínez-Lanfranco, 2010). Las especies más frecuentes y abundantes fueron dos generalistas de hábitat, *Lycalopex gymnocercus* (zorro de campo) y *Dasyopus novemcinctus* (tatú). El zorro de monte (*Cerdocyon thous*) y el gato montés (*Leopardus geoffroyi*) fueron los especialistas de ambientes cerrados más frecuentes y abundantes.

En los muestreos se llegó a registrar casi la mitad de la avifauna y mastofauna (mediano/gran porte) terrestre de Uruguay. La mayoría de las especies potenciales para el área de estudio (véase Brazeiro, 2015) fueron registradas, en particular las especies comunes y de amplia distribución, mientras que algunas de las especies raras y ocasionales no fueron detectadas, tal como suele ocurrir en relevamientos de campo (Azpiroz, 2003). Los altos porcentajes de completitud de inventarios registrados indican que los esfuerzos de muestreo fueron adecuados para describir correctamente los ensambles de aves y mamíferos de los distintos ambientes.

Los ensambles de aves y mamíferos difirieron respecto al patrón de especialización de hábitats. Casi la mitad (49 %) de las especies de aves fueron especialistas de ambientes abiertos, mientras que, en el caso de mamíferos solo un 7 % de las especies lo fue. Por el contrario, generalistas y especialistas de ambientes cerrados fueron dominantes dentro del ensamble de mamíferos (40 a 50%), mientras que estos grupos tuvieron una menor representación dentro del ensamble de aves (20 a 30%). Si se considera que la matriz original de los paisajes estudiados es el pastizal, el patrón de especialización de hábitat observado en las aves parece razonable, pero resulta difícil de explicar la muy baja diversidad de mamíferos especialistas de ambientes abiertos. Se ha propuesto que las perturbaciones actuales de hábitat podrían afectar los patrones espaciales de especialización de hábitat, y favorecer así a los generalistas y declinar a los especialistas (Julliard, Jiguet y Couvet, 2004; Julliard *et al.*, 2006). Siguiendo esta línea de razonamiento, se podría plantear a modo de hipótesis, que los mamíferos de mediano/gran porte especialistas de pastizal han sido más afectados por las perturbaciones del paisaje que las aves especialistas de pastizal. Los pastizales naturales de Uruguay han sufrido una considerable pérdida, fragmentación y alteración (e.g., sobrepastoreo) de hábitat por la expansión e intensificación agrícola, ganadera y forestal (Paruelo *et al.*, 2006; Modernel *et al.*, 2016). De acuerdo con la teoría metabólica de la ecología (Brown *et al.*, 2004), debido a su mayor tamaño corporal, mayor demanda energética y área de forrajeo, y menor tamaño poblacional, los mamíferos serían más sensibles a las perturbaciones del paisaje que las aves.

Implantación forestal y diversidad de especies en el paisaje

El porcentaje de implantación forestal de los paisajes estudiados varió entre 12,6 y 38,6% (Tabla 1). En estos paisajes, la riqueza estimada (Chao 1) de aves, con niveles de completitud de inventario altos (86-94%), varió entre 90 y 115 especies, sin mostrar relaciones evidentes con el grado de forestación (Figura. 4). La riqueza estimada de mamíferos (completitud de inventario 83-100%) varió muy poco entre paisajes (9 a 12 especies), sin presentar tampoco una relación evidente con el grado de forestación.

En los distintos subensambles definidos por la selectividad de ambiente, tampoco se detectaron relaciones significativas entre la riqueza estimada de especies y el grado de forestación, a excepción de las aves de ambientes abiertos (Figura 4). En este subensamble, la riqueza potencial de aves disminuyó linealmente a lo largo del gradiente de forestación estudiado, desde 40 a 25 especies (Figura 4).

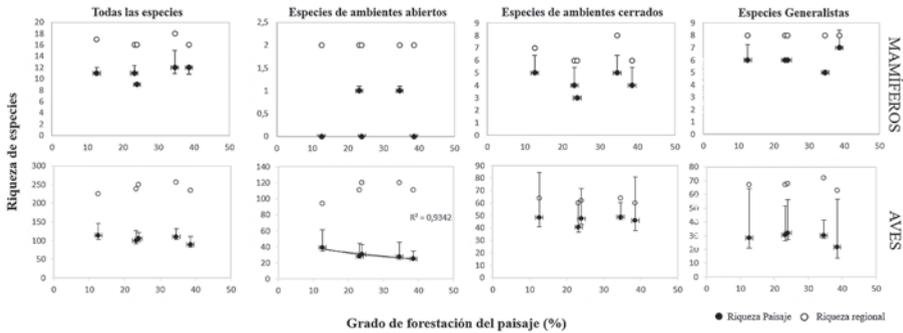


Figura 4. Relación entre la riqueza de especies y el grado de forestación a escala del paisaje. Se presenta la variabilidad de la riqueza de especies estimada (Chao 1 \pm error estándar de estimación), total y por subensamble (selectividad de ambiente), en función del porcentaje de forestación del paisaje. Se muestra como referencia, la riqueza regional de especies asociada a cada paisaje, correspondiente a cuadrículas de 660.000ha. En los casos en que la riqueza de especies se correlacionó significativamente ($P < 0,05$) con el grado de forestación, se presenta la línea de tendencia, el coeficiente de determinación (R^2) y la probabilidad asociada.

Fuentes: Brazeiro *et al.* (2015) y Brazeiro *et al.* (2018).

Síntesis: Efectos de la forestación sobre la riqueza de especies a escala del paisaje

En nuestra región, la forestación implica la instalación de un ambiente de alto contraste respecto a la matriz natural de pastizal. En este caso, cabría esperar efectos negativos sobre la diversidad del paisaje, en particular sobre los especialistas de ambientes abiertos. En nuestro estudio, la riqueza global de

aves y mamíferos en el paisaje no varió significativamente con el porcentaje de forestación. Esto sugiere que, a pesar de los claros impactos locales de la forestación, la mayoría de las especies de aves y mamíferos lograrían persistir en paisajes forestados, con porcentajes de forestación menores al 40%.

Los mamíferos parecen no ser afectados en absoluto por la forestación, ya que mantuvieron en todos los paisajes, con independencia del grado de forestación, una riqueza de nueve a doce especies. Los especialistas de ambientes abiertos, especialistas de ambientes cerrados y generalistas, exhibieron la misma tendencia que el ensamble global, mostrando evidencias de independencia con respecto al grado de forestación. La baja sensibilidad de los mamíferos a la forestación se explicaría en parte por la muy baja riqueza y abundancia de especialistas de ambientes abiertos en el país (tres especies, González y Martínez-Lanfranco, 2010). Los generalistas y especialistas de ambientes cerrados conforman el 93% del ensamble total, y de acuerdo con nuestros resultados, usan de preferencia ambientes boscosos, y en algunos casos usan o transitan las áreas forestadas. Por tanto, la distribución y abundancia de mamíferos en estos paisajes posiblemente dependa sobre todo de la superficie y condición ambiental de los bosques naturales, más que del grado de implantación forestal.

En el caso de las aves, la riqueza global de especies tendió a decrecer levemente con el porcentaje de forestación, pero no de manera significativa. Sin embargo, dentro de las especialistas de ambientes abiertos se detectó una reducción significativa en la riqueza específica hacia los paisajes con mayor grado de forestación. En el paisaje menos forestado (i.e., Cueva del Tigre) la riqueza de aves especialistas de ambientes abiertos llegó a 40 especies, valor muy cercano a las 45 especies de aves de pastizal registrado en paisajes no forestados del este de Uruguay, por Da Silva, Dotta y Suertegaray Fontana (2015), sobre la base de 80 puntos de conteo. Con el aumento del porcentaje de forestación en los paisajes estudiados, se fue reduciendo la riqueza de aves especialistas de ambientes abiertos, llegándose a una reducción de 15 especies en el paisaje más forestado (i.e., Las Lilas). Esta pérdida de 15 especies (i.e., reducción de 37,5%) en el paisaje no podría explicarse por una disminución del ensamble regional de aves, ya que, por el contrario, la riqueza regional de este grupo de aves aumentó a lo largo del gradiente de forestación (Figura 4). Estos resultados indican que las aves especialistas de ambientes abiertos son muy vulnerables a la sustitución de pastizales por forestación en el paisaje, concordando con observaciones previas en la región (e.g., Codesido, González-Fischer y Bilenca, 2011; Medan *et al.*, 2011; Dotta *et al.*, 2016).

Dinámica del ensamble de mamíferos a lo largo del ciclo forestal

El ciclo forestal imprime a los paisajes forestados una dinámica temporal alta, en comparación con paisajes no forestados. En el caso de las plantaciones destinadas a la producción de pasta de celulosa, como las estudiadas aquí, el ciclo implica desde ocho hasta diez años. Durante este tiempo, la fisonomía de los rodales plantados cambia drásticamente en su aspecto, desde un tipo de *arbustal bajo* en los primeros años, *matorral* y *bosque bajo* en etapas intermedias, y *bosque alto y tupido* en las etapas maduras. Por lo tanto, cabe esperar que la calidad de este nuevo ambiente como hábitat para la fauna, también varíe durante el ciclo forestal. Describir y evaluar estos cambios, permitirá entender cómo cambian los efectos locales de la forestación a lo largo del ciclo forestal, y de qué manera la heterogeneidad etaria de la plantación repercute en los efectos de la forestación a escala de paisaje.

En esta sección, se presentan algunos resultados inéditos correspondientes a la tesis doctoral de Alexandra Cravino, presentados recientemente en un congreso (Cravino y Brazeiro, 2019). El objetivo fue analizar las variaciones en el ensamble de mamíferos de mediano/gran porte, a lo largo del ciclo forestal.

Aproximación metodológica

Se instalaron ocho cámaras trampa en el paisaje Santo Domingo (Figura 1, Tabla 1) para monitorear el ensamble de mamíferos entre setiembre de 2018 y setiembre de 2019, que cubrieron las diferentes etapas del ciclo forestal: a) cosecha-recién plantado (< 1 año), b) plantación joven I (1 a 2 años), c) plantación joven II (2 a 4 años), d) plantación adulta (4 a 7 años) y e) precosecha (7 a 9 años). La ubicación de las cámaras mantuvo una separación mínima de 1 km entre los sitios de muestreo.

Resultados preliminares

Se ha alcanzado a la fecha un esfuerzo de muestreo de 3040 noches/cámara. En las edades del ciclo forestal, durante la cosecha y la primera etapa del ciclo, no hubo registros de mamíferos silvestres. Sin embargo, se registró el paso de ganado vacuno y equino, y dentro del grupos de las aves, se registró al ñandú. Entre los años 2 y 4 se registraron los máximos valores de riqueza, comenzando a disminuir en los años posteriores, llegando a valores intermedio en la etapa precosecha (Tabla 3).

Durante el primer año de plantación se registró una única especie, el ciervo axis (*Axis axis*), catalogado cómo exótico invasor para el país, de

hábitos generalistas en cuanto a requerimientos de hábitat y dieta herbívora oportunista y variada. En los tres años posteriores, la riqueza de especies asciende a diez, incluyendo seis nativas, tres exóticas y una reintroducida (Figura 5). Todas fueron observadas en más de una oportunidad y en actividades de búsqueda y alimentación, además de traslados. En esta etapa se encontraron generalistas en cuanto a requerimientos de hábitat, especialistas de bosque, herbívoros, omnívoros e insectívoros. En la etapa siguiente, de cuatro a siete años de plantación, se registraron cinco especies, generalistas en cuanto a dieta y hábitat, tres exóticas y dos nativas. Finalmente, en la etapa pre-cosecha, se registraron cuatro especies, tres exóticas y una nativa.

Tabla 3. Especies registradas en las distintas etapas del ciclo forestal

Silueta	Especie	Nombre común	Cat	Edad				
				0	1-2 años	2-4 años	4-7 años	7-9 años
	<i>Axis axis</i>	ciervo axis	E		Sí	Sí	Sí	Sí
	<i>Cerdocyon thous</i>	zorro perro	N			Sí		
	<i>Conepatus chinga</i>	zorrillo	N			Sí		
	<i>Dasyops novemcinctus</i>	tatú	N			Sí	Sí	
	<i>Euphractus sexcinctus</i>	peludo	N			Sí		
	<i>Lepus europaeus</i>	liebre	E			Sí	Sí	Sí
	<i>Lycalopex gymnocercus</i>	zorro gris	N			Sí	Sí	Sí
	<i>Pecarí tajacu</i>	pecarí de collar	R			Sí		
	<i>Procyon cancrivorus</i>	mano pelada	N			Sí		
	<i>Sus scrofa</i>	jabalí	E			Sí	Sí	Sí

Cat: categoría, E: exótica, N: nativa, R: reintroducida

Fuente: Cravino (2018)

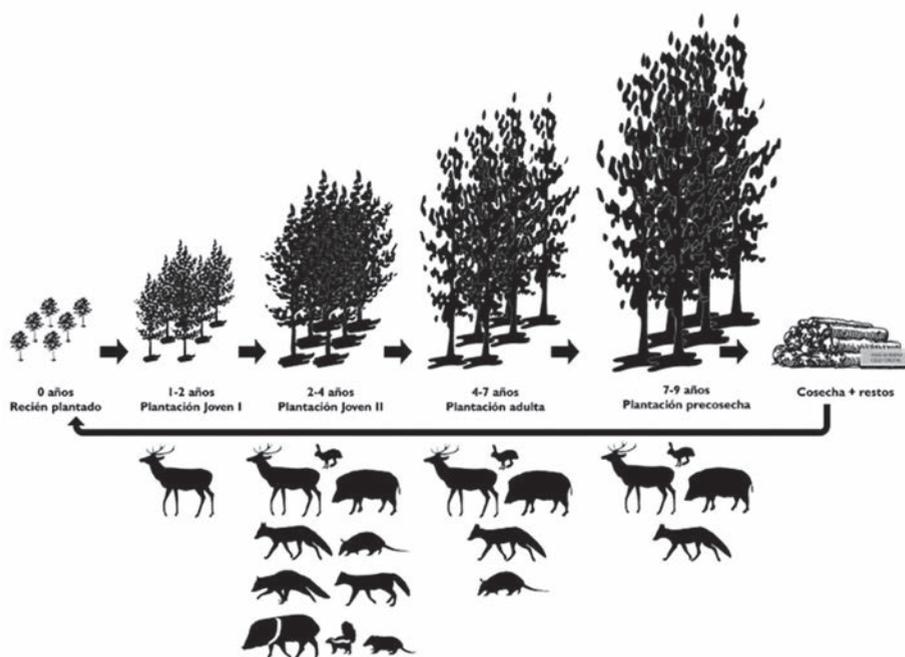


Figura 5. Esquema la variabilidad en la riqueza y composición de especies de mamíferos de mediano/gran porte a lo largo del ciclo forestal, en la plantación forestal del establecimiento Santo Domingo (Paysandú). Por explicación de siluetas véase Tabla 3.

Fuente: Cravino (2018)

Síntesis: Ciclo forestal y dinámica del ensamble de mamíferos

Nuestros resultados preliminares muestran que el ensamble de mamíferos cambia fuertemente durante el ciclo forestal en términos de riqueza y composición de especies. Esto sugiere que la calidad de los rodales forestales como hábitat para los mamíferos, va cambiando a lo largo del ciclo. En apariencia, durante las etapas intermedias (dos a seis años) del ciclo, los rodales tendrían características ecológicas favorables para un número importante de especies. En los paisajes estudiados en la sección anterior, la riqueza estimada varió entre ocho y doce especies nativas, y en rodales de dos a cuatro años, se registraron siete especies nativas (más tres exóticas). Esto sugiere que la mayoría de las especies de mamíferos del paisaje podrían habitar los rodales de esta edad. Por el contrario, los rodales en etapas iniciales (cero a dos años) y finales (siete a nueve años), tendrían condiciones ecológicas o de manejo poco favorables para la mayoría de las especies de mamíferos nativos.

Nuestros resultados revelan entonces un aumento en la riqueza y tasa de captura a lo largo del ciclo comercial de las plantaciones de Eucalipto, con

una fuerte disminución antes de la cosecha y en momento de arranque de la plantación, tal como fue observado en plantaciones de San Pablo, Brasil (Timo *et al.*, 2015), donde la forestación se da también sobre pastizales antes pastoreados. Coinciden también las especies mayormente registradas, es decir, sobre todo omnívoras y generalistas, seguidas por insectívoras. Las herbívoras por otro lado, son más frecuentes en las primeras etapas del ciclo, quizás por la cantidad de vegetación herbácea que permanece.

Estos datos demuestran que la evaluación de los impactos de la sustitución de pastizales por plantaciones forestales, tanto a escala local como de paisaje, debe contemplar la variabilidad asociadas a la dinámica del ciclo forestal. Una evaluación de impactos (i.e., comparación pastizal *versus* rodal forestal) que contemple rodales de una única edad, podría llevar a subestimaciones o sobrestimaciones.

Por otro lado, parecería que mantener una alta heterogeneidad espacial en términos de la edad de los rodales forestales, y en particular, mantener una alta proporción de rodales de edad intermedia, podría favorecer una mayor diversidad de mamíferos en paisajes forestados.

¿La forestación ha promovido la expansión de mamíferos exóticos?

Se ha planteado que el desarrollo forestal en la región ha promovido la dispersión de algunas especies de mamíferos exóticos invasores. Algunas evidencias sugieren que los mamíferos exóticos de mediano y gran porte podrían beneficiarse por plantaciones de pino, con las que aumentan sus abundancias y luego se dispersan hacia áreas vecinas (Lantschner, Rusch y Hayes, 2012). En Uruguay, se ha planteado que las plantaciones forestales, dónde la caza es controlada, podrían actuar como áreas de refugio para especies de mamíferos exóticos, como el jabalí (Lombardi *et al.*, 2007).

La hipótesis de que la forestación promueve la dispersión de mamíferos exóticos implica que, para estas especies, los rodales forestales representan un hábitat más favorable, y por ende más usado, que los ecosistemas naturales reemplazados (i.e., pastizales). En esta sección se aporta evidencia en este sentido, derivada de la tesis de maestría de María Ruiz (2017). El objetivo es describir el ensamble de mamíferos exóticos en paisajes forestados, y evaluar el uso de los diferentes hábitats (plantaciones y ecosistemas naturales) por parte de las diferentes especies.

Aproximación metodológica

Este estudio se desarrolló en tres paisajes forestados, Las Lilas, El Matorral y Los Arroyos (Figura 1, Tabla 2). Con base en el uso de cámaras trampa ($n = 40$), que fueron rotadas cada tres meses durante un año (2015-2016), se generó información sobre la actividad de los mamíferos exóticos en un total de 111 estaciones de muestreo (separación mínima: 100m), distribuidas de tal forma de cubrir los diferentes ambientes (plantaciones forestales, pastizales, bosques abiertos y cerrados).

A los efectos de generar una estimación estandarizada del uso de hábitat, se consideró el número de registro de cada especie en cada tipo de hábitat, durante treinta días. La variabilidad en el uso de hábitat se analizó con modelos lineales generalizados mixtos (MLGM), considerando como factor fijo el tipo de hábitat y como factor aleatorio, el paisaje (i.e., predio forestal). Una vez detectadas diferencias generales, se evaluaron las diferencias entre pares de hábitat sobre la base de la prueba DGC (Di Rienzo, Macchiavelli y Casanoves, 2012).

Principales resultados

Se detectaron tres especies de mamíferos exóticos: *Sus scrofa* (jabalí, Suidae), *Axis axis* (ciervo axis, Cervidae) y *Lepus europaeus* (liebre, Leporidae). 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%). El ensamble de mamíferos exóticos de mediano/gran porte identificado en los paisajes forestados estudiados puede considerarse similar a lo observado en otros paisajes de Uruguay, tanto agrícolas (e.g., cultivos de soja) como naturales (e.g., áreas protegidas).

Se detectó diferencias significativas en el uso de hábitat de las tres especies (Figura 6). En el caso del jabalí y el ciervo axis, no se encontró diferencias en la intensidad de uso entre la forestación y el pastizal. Esto sugiere que la substitución de pastizales por plantaciones forestales no implicaría un beneficio para el proceso invasivo de estas especies. De hecho, el hábitat preferido por estas especies es el bosque nativo, con cierta tendencia hacia los bosques cerrados en el caso del jabalí, y hacia los bosques abiertos (sabana arbolada) en el caso del ciervo axis. Para estas especie las plantaciones forestales parecen representar un hábitat o refugio secundario, o un corredor de tránsito. En tal sentido, la llegada del jabalí y del ciervo axis a estos paisajes probablemente haya estado asociada a la presencia de bosques nativos, y no a la forestación.

Por su parte, es claro que la liebre prefiere los pastizales a la forestación. Por lo tanto, se podría inferir que la expansión forestal, al reducir y fragmentar los pastizales, podría afectar negativamente a la población de liebres.

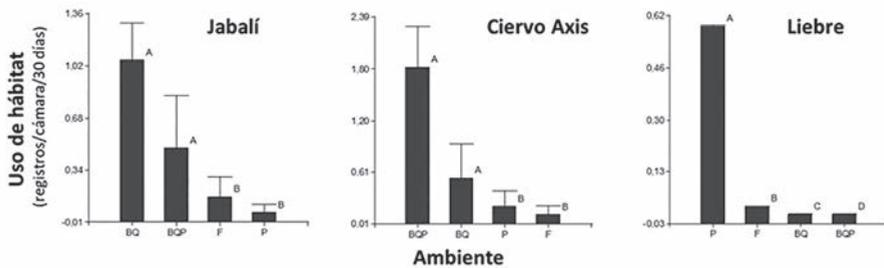


Figura 6. Gráficos de barras de MLGM para el índice de uso de hábitat en modelos de menor complejidad para: jabalí, ciervo axis y liebre. Las barras graficadas están siempre ordenadas de mayor a menor, independientemente del tipo de ambiente. BQ: bosque cerrado, BQP: bosque abierto (parque), F: forestación y P: Pastizal. Las letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas ($P < 0,05$) según prueba a posteriori. Fuente: modificada de Ruiz (2017).

Consideraciones finales: conservación de aves y mamíferos nativos en paisajes forestados

Nuestros resultados muestran que la forestación, en etapas maduras, genera impactos negativos sobre la mayoría de las especies de aves y mamíferos a escala de rodal. Sin embargo, la sumatoria de estos efectos locales no parecen reducir la probabilidad de ocurrencia de la mayoría de las especies en el paisaje, con la excepción de las aves especialistas de ambientes abiertos. Esto sugiere que la conservación de los mamíferos de mediano/gran porte, y de las aves especialistas de bosques cerrados y las generalistas, es viable en paisajes forestados que retienen al menos un 60% de la matriz original (pastizales, bosques, humedales). No obstante, cabe destacar que la forestación a gran escala es relativamente nueva en Uruguay (~30 años), por lo que no se puede descartar que a medida que se expanda en el territorio y se prolongue en el tiempo, se puedan generar nuevos efectos acumulativos que impacten sobre la biodiversidad del paisaje.

La conservación de aves especialistas de ambientes abiertos en paisajes forestados constituye un desafío importante para la sustentabilidad del sector forestal, ya que un número creciente de estas aves desaparece del paisaje a medida que la forestación se expande. Dentro de las aves especialistas de pastizal, se debería prestar especial atención a las especies más vulnerables. Por ejemplo, la ratonera aperdizada (*Cistothorus platensis*), catalogada como

vulnerable (vU) en Uruguay (Azpiroz, Alfaro y Jiménez, 2012), fue registrada exclusivamente en el paisaje menos forestado (Cueva del Tigre), en parches de pastizal alejados de rodales forestales. Otra especie vulnerable que solo fue registrada en paisajes poco forestados (Los Arroyos), fue la lechucita de campo (*Athene cunicularia*), catalogada como *casi amenazada* (NT) en Uruguay (Azpiroz, Alfaro y Jiménez, 2012). Pero al mismo tiempo, en el paisaje más forestado (Las Lilas), se registraron individuos (juvenil macho y hembra) del Capuchino Boina Gris (*Sporophila cinnamomea*), Vulnerable (vU) en los ámbitos nacional y global (Azpiroz, Alfaro y Jiménez, 2012), en una gran extensión de pastizales uliginosos rodeados por forestación. Este registro apoya la hipótesis de que los relictos de pastizales naturales pueden servir de hábitat para especies amenazadas, incluso en paisajes con un alto porcentaje de forestación. Sin embargo, se ha demostrado que la abundancia de las aves en pastizales remanentes dentro de paisajes agroforestales depende fuertemente del tamaño del parche (Pretelli, Isacch y Cardoni, 2017). Por lo tanto, para asegurar la viabilidad de las especies de interés para la conservación dentro de estos parches remanentes, los estudios de área mínima viable serían fundamentales.

Dado que el porcentaje de forestación parece impactar linealmente sobre la riqueza de aves del paisaje, resultaría imposible maximizar en simultáneo la producción forestal y la diversidad de aves. Por tanto, se debería abordar el problema desde la óptica de la optimización, para ajustar un porcentaje de forestación del paisaje que tienda a la sustentabilidad. La protección y gestión sustentable de los ambientes naturales remanentes es, por tanto, de gran relevancia para la conservación de la diversidad en estos paisajes. La declaración de áreas de alto valor de conservación (AAVC) en el marco de la certificación FSC de producción forestal sustentable, es sin lugar a duda una herramienta de gestión muy importante para avanzar en esta línea. Uruguay ya cuenta con más de 7000ha incluidas en AAVC. Incluso, nuestro grupo de investigación está trabajando en la actualidad con la empresa forestal MDP para declarar cinco nuevas AAVC, que sumarían 1500ha a la red privada de áreas de conservación del sector forestal. De hecho, una de estas cinco áreas, Rincón del Río, ya ha sido declarado oficialmente como AAVC en 2020. Además, se deberían tomar medidas tendientes a mitigar el impacto de la forestación sobre las aves, como por ejemplo proteger los pastizales naturales remanentes del sobrepastoreo y expandir las áreas de pastizal entre los rodales forestales, por ejemplo, al extender el uso de cortafuegos.

Por último, una adecuada estrategia de conservación de aves especializadas de pastizal en paisajes forestados debería considerar la dinámica de parches generada por el ciclo de producción forestal. Coincidiendo con nuestros resultados preliminares con mamíferos, se ha observado que el impacto máximo se da en la etapa próxima a la cosecha (siete a nueve años), pero suele ser

moderado o leve durante los primeros años de la plantación (e.g., Barbaro *et al.*, 2007). Por lo tanto, la colonización de los rodales cosechados debería ser un proceso relevante para mantener la diversidad de especies de pastizal en paisajes forestados.

Agradecimientos

A la empresa forestal Montes del Plata (MDP) por facilitarnos el acceso a los sitios de estudio y apoyar la logística del trabajo de campo. Agradecemos especialmente al encargado del área ambiental de MDP, Ing. Agr. Horacio Giordano, por el permanente apoyo e intercambio de ideas para promover la conservación de la biodiversidad en paisajes forestales. Este estudio fue financiado por el proyecto «Áreas de alto valor de conservación en tierras forestales: caracterización biótica, conectividad ecológica y servicios ecosistémicos», cofinanciado por la Comisión Sectorial de Investigación Científica (CSIC) y MDP, en el marco del Programa Vinculación Universidad-Sociedad y Producción de la Universidad de la República.

Bibliografía

- ANDERSON, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26, 32-46.
- ANDRADE, M. J., y AIDE, T. M. (2010). Effects of habitat and landscape characteristics on medium and large mammal species richness and composition in northern Uruguay. *Zoología*, 27(6), 909-917.
- AZEVEDO, C. S., TINOCO, H. P., FERRAZ, J. B., y YOUNG, R. J. (2006). Unusual nest site for greater rheas (*Rhea americana*, Rheidae, Aves). *Revista Brasileira de Ornitología*, 14(3), 289-290. Recuperado de https://www.researchgate.net/profile/Robert-Young-34/publication/236896427_Unusual_nest_site_for_greater_rheas_Rhea_americana_Rheidae_Aves/links/0046351ad879a5fofo00000/Unusual-nest-site-for-greater-rheas-Rhea-americana-Rheidae-Aves.pdf
- AZPIROZ, A. B. (2003). *Aves del Uruguay. Lista e introducción a su biología y conservación*. Montevideo: Aves Uruguay-GUPECA.
- AZPIROZ, A. B., ALFARO, M., y JIMÉNEZ, S. (2012). *Lista Roja de las Aves del Uruguay. Una evaluación del estado de conservación de la avifauna nacional con base en los criterios de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza*. Montevideo: Dirección Nacional de Medio Ambiente. Recuperado de https://www.gub.uy/ministerio-ambiente/sites/ministerio-ambiente/files/documentos/publicaciones/Lista_Roja_Web_Azpiroz_et_al_2012_ultima.pdf
- BALDI, G., y PARUELO, J. M. (2008). Land-use and land cover dynamics in South American temperate grasslands. *Ecology and Society*, 13(2), 6. Recuperado de <https://www.ecologyandsociety.org/vol13/iss2/art6/>
- BALMFORD, A., y BOND, W. (2005). Trends in the state of nature and their implications for human well-being. *Ecology Letters*, 8, 1218-1234.
- BARBARO, L., ROSSI, J. P., VETILLARD, F., NEZAN, J., y JACTEL, H. (2007). The spatial distribution of birds and carabid beetles in pine plantation forests: the role of landscape composition and structure. *Journal of Biogeography*, 34, 652-664. Recuperado de <https://www.jstor.org/stable/4640540?seq=2>
- BARLOW, J., ARAUJO, I. S., OVERAL, W. L., GARDNER, T. A., DA SILVA MENDES, F., LAKE, I., y PERES, C. A. (2008). Diversity and composition of fruit-feeding butterflies in tropical *Eucalyptus* plantations. *Biodiversity Conservation*, 17(5), 1089-1104.
- BETTS, M. G., SIMON, N. P., y NÓCERA, J. J. (2005). Point count summary statistics differentially predict reproductive activity in bird-habitat relationship studies. *Journal of Ornithology*, 146, 151-159.
- BIBBY, C., JONES, M., y MARSDEN, S. (2000). *Expedition Field Techniques: Bird Surveys*. Londres: Royal Geographical Society. Recuperado de <https://www.rgs.org/NR/rdonlyres/E9386FEB-F085-47DA-8F9D-74E6F9633743/0/BirdSurveysupdated.pdf>
- BILENCA, D., y MIÑARRO, F. (2004). *Identificación de áreas valiosas de pastizal (AVPs) en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil*. Buenos Aires: Fundación Vida Silvestre. Recuperado de <https://www.vidasilvestre.org.ar/?2900/reas-Valiosa-de-Pastizal>
- BIZ, M., CORNELIUS, C., PAUL, J., y METZGER, W. (2017). Matrix type affects movement behavior of a Neotropical understory forest bird. *Perspectives in Ecology and Conservation* 15(1), 10-17. Recuperado de <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1679007316301530>

- BRAZEIRO, A. (Ed.) (2015). *Eco-regiones de Uruguay: biodiversidad, presiones y conservación: Aportes a la Estrategia Nacional de Biodiversidad*. Montevideo: Facultad de Ciencias, Universidad de la República-CIEDUR-vs-Uruguay-szu. Recuperado de <https://ppduruguay.undp.org.uy/wp-content/uploads/2020/06/Ecoregiones.pdf>
- BRAZEIRO, A., FERNÁNDEZ, P., CRAVINO, A., y HARETCHE, F. (2018). Forestación en pastizales de Uruguay: Efectos sobre la diversidad de aves y mamíferos a escala de rodal y del paisaje. *Ecosistemas*, 27(3), 48-59.
- BRAZEIRO, A., ACHKAR, M., TORANZA, C., y BARTESAGHI, L. (2020). Agricultural expansion in Uruguayan grasslands and priority areas for vertebrate and woody plant conservation. *Ecology and Society*, 25(1), 15. <https://doi.org/10.5751/ES-11360-25011>
- BREMER, L., y FARLEY, K. (2010). Does plantation forestry restore biodiversity or create green deserts? A synthesis of the effects of land-use transitions on plant species richness. *Biodiversity and Conservation*, 19, 3893-3915. Recuperado de <https://link.springer.com/article/10.1007/s10531-010-9936-4>
- BROCKERHOFF, E. G., JACTEL, H., PARROTTA, J. A., QUINE, C. P., y SAYER, J. (2008). Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodiversity Conservation*, 17, 925-951.
- BROWN, J. H., GILLOOLY, W. J., ALLEN, A. P., SAVAGE, V. M., y WEST, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7), 1771-1789.
- CHAPIN, F. S. III, WALKER, B. H., HOBBS, R. J., HOOPER, D. U., LAWTON, J. H., SALA, O. E., TILMAN, D. (1997). *Biotic Control over the Functioning of Ecosystems*. *Science*, 277(5325), 500-504.
- CID, F. D., y CAVIEDES-VIDAL, E. (2014). Differences in bird assemblages between native natural habitats and small-scale tree plantations in the semiarid midwest of Argentina. *The Wilson Journal of Ornithology*, 126(4), 673-685.
- CODESIDO, M., GONZÁLEZ-FISCHER, C., y BILENCA, D. (2011). Distributional changes of landbird species in agroecosystems of Central Argentina. *The Condor*, 113, 266-273. Recuperado de <https://academic.oup.com/condor/article/113/2/266/5152654?login=true>
- COLWELL, R. K. (2013). *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*, Version 9.1.0. Department of Ecology & Evolutionary Biology, Storrs: University of Connecticut. Recuperado de <http://purl.oclc.org/estimates>
- COLWELL, R. K., CHAO, A., GOTELLI, N. J., LIN, S. Y., MAO, C. X., CHAZDON, R. L., y LONGINO, J. T. (2012). Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation, and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology* 5, 3-21. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtr044>
- COSTA, L. M., SILVA, G. H., y RODRIGUES, M. (2014). Ninho de ema Rhea americana em eucaliptal e comportamento de defesa do macho. *Anualidades Ornitológicas*, 182, 4-7. Recuperado de https://www.researchgate.net/profile/Lilian-Costa-4/publication/271212931_Ninho_de_ema_Rhea_americana_em_eucaliptal_e_comportamento_de_defesa_do_macho/links/54e274cd0cf219bbe4e79d39/Ninho-de-ema-Rhea-americana-em-eucaliptal-e-comportamento-de-defesa-do-macho.pdf
- CRAVINO, A. (2018). *Mamíferos en paisajes silvopastoriles de Uruguay: diversidad, uso de hábitat y patrones de actividad* (Informe de pasaje a Doctorado, equivalente a Tesis de Maestría. Programa de Desarrollo de Ciencias Básicas).

- CRAVINO, A., y BRAZEIRO, A. (2019). Efectos de la forestación sobre mamíferos de mediano y gran porte de Uruguay. En: *XXXII Jornadas Argentinas de Mastozoología*, Puerto Madryn, Chubut, Argentina, 12 al 15 de noviembre.
- CRAVINO, A., y BRAZEIRO, A. (2021). Grassland afforestation in South America: Local scale impacts of eucalyptus plantations on Uruguayan mammals. *Forest Ecology and Management*, 484, 118937. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.118937>.
- CREMEN, C. (2015). Reframing the land-sparing/land-sharing debate for biodiversity conservation. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1355(1), 1-25.
- DA SILVA, T. W., DOTTA, G., y SUERTEGARAY FONTANA, C. (2015). Structure of avian assemblages in grasslands associated with cattle ranching and soybean agriculture in the Uruguayan savanna ecoregion of Brazil and Uruguay. *The Condor*, 117(1), 53-63. <https://doi.org/10.1650/CONDOR-14-85.1>
- DI BITETTI, M. S., DI BLANCO, Y. E., PEREIRA, J. A., PAVIOLO, A., y PÉREZ, I. J. (2009). Time partitioning favors the coexistence of sympatric crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*) and pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*). *Journal of Mammalogy* 90: 479-490.
- DIAS, R. A., BASTAZINI, V. A. G., GONCALVES, M. S. S., BONOW, F. C., y MULLER, S. C. (2013). Shifts in composition of avian communities related to temperate-grassland afforestation in southeastern South America. *Iheringia Serie Zoologia*, 103(1), 12-19. Recuperado de <https://www.scielo.br/j/isz/a/ft3rGJcfRpbbKkbjxhHM9gy/?lang=en>
- DI RIENZO, J. A., MACCHIAVELLI, R., y CASANOVES, F. (2012). *Modelos Lineales Mixtos: Aplicaciones en InfoStat*. Córdoba: Editorial Brujas.
- DOTTA, G., y VERDADE, L. (2007). Trophic categories in a mammal assemblage: diversity in an agricultural landscape. *Biota Neotropical*, 7(2), 287-292. Recuperado de <https://www.scielo.br/j/bn/a/NJBPTHwt3HSzgvLQ6HszGv/?format=pdf&lang=en>
- DOTTA, G., PHALAN, B., SILVA, T. W., GREEN, R., y BALMFORD, A. (2016). Assessing strategies to reconcile agriculture and bird conservation in the temperate grasslands of South America. *Conservation Biology*, 30(3), 618-627.
- ESTADES, C. F. (1994). Impacto de la sustitución del bosque natural por plantaciones de *Pinus radiata* sobre una comunidad de aves en la Octava Región de Chile. *Boletín Chileno de Ornitología*, 1, 8-14. Recuperado de <https://bibliotecadigital.infor.cl/handle/20.500.12220/8005?show=full>
- FARWING, N., SAJITA, N., y BÖHNING-GAESE, K. (2008). Conservation value of forest plantations for bird communities in western Kenya. *Forest Ecology and Management*, 255, 3885-3892.
- FÉRNANDEZ, P. (2017). *Diversidad de aves en paisajes agroforestales del Uruguay: Factores determinantes e implicancias de la forestación* (Tesina de grado. Licenciatura en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay).
- FILLOY, J., ZURITA, G. A., CORBELLI, J. M., y BELLOCQ, M. I. (2010). On the similarity among bird communities: Testing the influence of distance and land use. *Acta Oecologica*, 36(3), 333-338.
- FISCHER, J., y LINDENMAYER, D. L. (2006). Beyond fragmentation: The continuum model for fauna research and conservation in human-modified landscapes. *Oikos*, 112, 473-480.
- GIBBONS, D. W., y GREGORY, R. D. (2006). *Birds*. En: W. J. Sutherland (Ed.), *Ecological Census Techniques: a handbook*. 2nd Ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- GONZÁLEZ, E. M., y MARTÍNEZ-LANFRANCO, J. A. (2010). *Mamíferos de Uruguay. Guía de campo e introducción a su estudio y conservación*. Montevideo: Vida Silvestre-Museo Nacional de Historia Natural-Ediciones de la Banda Oriental.

- GRAU, R., KUEMMERLE, T., y MACCHI, L. (2013). Beyond «land sparing versus land sharing»: environmental heterogeneity, globalization and the balance between agricultural production and nature conservation. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 5: 477-483.
- GREEN, R. E., CORNELL, S. J., SCHARLEMANN, J. P. W., y BALMFORD, A. (2005). Farming and the fate of wild nature. *Science*, 307(5709), 550-555.
- HAMEL, P. B., SMITH, W. P., y TWEDT, D. J. (1996). *A land manager's guide to point counts of birds in the Southeast*. Gen. Tech. Rep. SO-120. New Orleans, LA: U.S. Dept of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. Recuperado de <https://www.srs.fs.usda.gov/pubs/1594>
- JACOBOSKI, L. I., DE MENDONÇA-LIMA, A., y HARTZ, S. M. (2016). Structure of bird communities in eucalyptus plantations: nestedness as a pattern of species distribution. *Brazilian Journal of Biology*, 76(3), 1-9. Recuperado de <https://www.scielo.br/j/bjb/a/BQfTLTFMbfX8bwfZnZTM7Cz/abstract/?lang=en&format=html>
- JOHN, J., y KABIGUMILA, J. (2011). The use of bird species richness and abundance indices to assess the conservation value of exotic Eucalyptus plantations. *Ostrich: Journal of African Ornithology*, 82, 27-37.
- JOBBÁGY, E. G., VASALLO, M., FARLEY, K. A., PIÑEIRO, G., GARBULSKY, M. F., NOSETTO, M. D., JACKSON, R. B., y PARUELO, J. M. (2006). Forestación en pastizales: hacia una visión integral de sus oportunidades y costos ecológicos. *Agrociencia*, 2, 109-124. Recuperado de <http://agrocienciauruguay uy/ojs/index.php/agrociencia/article/view/934>
- JUAREZ, K. M., y MARINHO-FILHO, J. (2002). Diet, habitat use, and home ranges of sympatric canids in central Brazil. *Journal of Mammalogy*, 83(4), 925-933. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2002\)083%3C0925:DHUAHR%3E2.o.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2002)083%3C0925:DHUAHR%3E2.o.CO;2)
- JULLIARD, R., JIGUET, F., y COUVET, D. (2004). Common birds facing global changes: what makes a species at risk? *Global Change Biology*, 10(1), 148-154.
- JULLIARD, R., CLAVEL, J., DEVICTOR, V., JIGUET, J., y COUVET, D. (2006). Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters*, 9, 1237-1244
- KAREIVA, P., WATTS, S., McDONALD, R., y BOUCHER, T. (2007). Domesticated nature: Shaping landscapes and ecosystems for human welfare. *Science*, 316(5833), 1866-1869.
- LAMBIN, E. F., TURNER, B. L., GEIST, H. J., AGBOLA, S. B., ANGELSEN, A., BRUCE, J. W., COOMES, O. T., DIRZO, R., FISCHER, G., FOLKE, C., GEORGE, P. S., HOMEWOOD, K., IMBERNON, J., LEEMANS, R., LI, X. B., MORAN, E. F., MORTIMORE, M., RAMAKRISHNAN, P. S., RICHARDS, J. F., SKANES, H., STEFFEN, W., STONE, G. D., SVEDIN, U., VELDKAMP, T. A., VOGEL, C., y XU, J. (2001). The causes of land-use and land-cover change: Moving beyond the myths. *Global Environmental Change*, 11(4), 261-269.
- LANTSCHNER, M. V., RUSCH, V., y HAYES, J. P. (2012). Habitat use by carnivores at different spatial scales in a plantation forest landscape in Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 269, 271-278.
- LOMBARDI, R., BERRINI, R., ACHAVAL, F., y WAYSON, C. (2007). *El jabalí en Uruguay*. Montevideo: Centro Interdisciplinario para el Desarrollo.
- LONG, R. A., MacKAY, P., RAY, J., y ZIELINSKI, W. (2008). *Noninvasive survey methods for carnivores*. Washington D.C.: Island Press.
- MAFFEI, L., y TABER, A. B. (2003). Área de acción, actividad y uso del hábitat del zorro patas negras, *Cercocyon thous*, en un bosque seco. *Mastozoología Neotropical*, 10, 154-160. Recuperado de <https://www.redalyc.org/pdf/457/45710113.pdf>

- MARSDEN, S. J., WHIFFIN, M., y GALETTI, M. (2001). Bird diversity and abundance in forest fragments and Eucalyptus plantations around an Atlantic forest reserve, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 10, 737-751.
- MEDAN, D., TORRETTA, J. P., HODARA, K., DE LA FUENTE, E., y MONTALDO, N. H. (2011). Effects of agriculture expansion and intensification on the vertebrate and invertebrate diversity in the Pampas of Argentina. *Biodiversity Conservation*, 20, 3077-3100. Recuperado de https://www.researchgate.net/publication/226793567_Effects_of_agriculture_expansion_and_intensification_on_the Vertebrate_and_invertebrate_diversity_in_the_Pampas_of_Argentina
- MILLENIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT (MEA) (2005). *Ecosystem and human well-being: A framework for assessment*. Washington D. C: Island Press.
- MINISTERIO DE GANADERÍA, AGRICULTURA Y PESCA (MGAP), ÁREA DE ESTADÍSTICAS AGROPECUARIAS (DIEA) (2016). *Anuario estadístico agropecuario 2016*. Montevideo: MGAP. Recuperado de <https://descargas.mgap.gub.uy/DIEA/Documentos%20compartidos/Anuario2016/DIEA-Anuario2016cd.pdf>
- MODERNEL, P., ROSSING, W. A. H., CORBEELS, M., DOGLIOTTI, S., PICASSO, V., y TITTONELL, T. (2016). Land use change and ecosystem service provision in Pampas and Campos grasslands of southern South America. *Environmental Research Letters*, 11, 113002. Recuperado de <https://iopscience.iop.org/article/10.1088/1748-9326/11/11/113002/meta>
- ORGANIZACIÓN DE LAS NACIONES UNIDAS PARA LA ALIMENTACIÓN Y LA AGRICULTURA (FAO) (2018). *Food and Agriculture data*. FAOSTAT. Recuperado de <http://www.fao.org/faostat/en/#home>
- PARUELO, J. M., GUERSCHMAN, J., PIÑEIRO, G., JOBBÁGY, E., VERÓN, S., BALDI, G., y BAEZA, S. (2006). Cambios en el uso de la tierra en Argentina y Uruguay: Marcos conceptuales para su análisis. *Agrociencia*, 10, 47-61. Recuperado de https://www.researchgate.net/publication/264495768_Cambios_en_el_uso_de_la_tierra_en_Argentina_y_Uruguay_marcos_conceptuales_para_su_analisis
- PARUELO, J. M., JOBBAGY, E. G., OESTERHELD, M., GOLLUSCIO, R. A., y AGUIAR, M. R. (2007). The grasslands and steppes of Patagonia and the Rio de la Plata plains. En: T. T. Veble, K. R. Young y A. R. Orme (Eds.), *The physical geography of South America* (pp. 232-248). Nueva York: Oxford University Press.
- PARUELO, J. M., TEXEIRA, M., STAIANO, L., MASTRÁNGELO, M., AMDANA, L., y GALLEGO, F. (2016). An integrative index of Ecosystem Services provision based on remotely sensed data. *Ecological Indicators*, 71, 145-154.
- PERFECTO, I., y VANDERMEER, J. (2002). The quality of the agroecological matrix in a tropical montane landscape: ants in coffee plantations in southern Mexico. *Conservation Biology*, 16, 174-182.
- PETRAGLIA, C., y DELL'ACQUA, M. (2006). Actualización de la carta forestal del Uruguay con imágenes del año 2004. Montevideo: MGAP.
- PHALAN, B., ONIAL, M., BALMFORD, A., y GREEN, R. E. (2011). Reconciling food production and biodiversity conservation: Land sharing and Land sparing compared. *Science*, 333(6047), 1289-1291.
- PHIFER, C., KNOWLTON, J. L., WEBSTER, C., FLASPOHLER, D. J., y LICATA, J. A. (2016). Bird community responses to afforested eucalyptus plantations in the Argentine pampas. *Biodiversity Conservation*, 26(13), 3073-3101. Recuperado de <https://repositorio.inta.gob.ar/xmlui/handle/20.500.12123/2831>
- PRETELLI, M. G., ISACCH, J. P., y CARDONI, D. A. (2017). Species-area relationships of specialist versus opportunistic pampas grassland birds depend on the surrounding landscape matrix. *Ardeola*, 65(1), 3-23. <https://doi.org/10.13157/arla.65.1.2018.ra1>

- RALPH, C. J., DROEGE, S., y SAUER, J. R. (1995). Managing and monitoring birds using point counts: standards and applications. En: C. J. RALPH, J. R. SAUER, S. DROEGE (Eds.), *Monitoring bird populations by point counts. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-149* (pp. 161-168). Albany, CA: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station. Recuperado de <https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/31755>
- RALPH, C. J., GEUPEL, G. R., PYLE, P., MARTIN, T. E., DESANTE, D. F., y MILLÁ, B. (1996). *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-159*. Albany, CA: Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture. Recuperado de <https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/31462>
- REMSEN, J. V., ARETA, J. I., CADENA, C. D., CLARAMUNT, S., JARAMILLO, A., PACHECO, J. F., PÉREZ-EMÁN, J., ROBBINS, M. B., STILES, F. G., STOTZ, D. F., y ZIMMER, K. J. (2017). A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. Recuperado de <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.htm>
- RUIZ, M. (2017). *Ecología de mamíferos exóticos en predios forestales de los Departamentos de Río Negro y Flores, Uruguay* (Tesis de maestría. Programa de Desarrollo de Ciencias Básicas, Montevideo, Uruguay).
- SALA, O. E., CHAPIN, I. F. S., ARMESTO, J. J., BERLOW, E., BLOOMFIELD, J., DIRZO, R., HUBER SANWALD, E., HUENNEKE, L. F., JACKSON, R. B., KINZIG, A., LEEMANS, R., LODGE, D. H., MOONEY, H. A., OESTERHELD, M., LEROY POFF, N., SYKES, M. T., WALKER, B. H., WALKER, M., y WALL, D. H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287(5459), 1770-1774.
- SIX, L. J., BAKKER, J. D., y BILBY, R. E. (2014). Vegetation dynamics in a novel ecosystem: agroforestry effects on grassland vegetation in Uruguay. *Ecosphere*, 5(6), 74. <http://dx.doi.org/10.1890/ES13-00347.1>
- SKOLE, D., y TUCKER, C. (1993). Tropical deforestation and habitat fragmentation in the Amazon: Satellite data from 1978 to 1988. *Science*, 260, 1905-1909.
- SOKAL, R. R., y ROHLF, F. J. (1995). *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. 3rd Edition. Freeman, W.H. and Company.
- SORIANO, A. (1992). Río de la Plata Grasslands. En: R. T. COUPLAND (Ed.), *Ecosystems of the World. Natural Grasslands: Introduction and Western Hemisphere* (pp. 367-407). Nueva York: Elsevier.
- STEPHENS, S. S., y WAGNER, M. R. (2007). Forest plantations and biodiversity: A fresh perspective. *Journal of Forestry*, 105(6), 307-313. <https://doi.org/10.1093/jof/105.6.307>
- TIMO, T. P. C., LYRA-JORGE, M. C., GHELER-COSTA, C., y VERDADE, L. M. (2015). Effect of the plantation age on the use of eucalyptus stands by medium to large-sized wild mammals in south-eastern Brazil. *iForest*, 8, 108-113.
- URUGUAY XXI (2017). *Investment opportunities: Forestry sector*. Recuperado de <http://www.uruguayxxi.gub.uy/informacion/wp-content/uploads/sites/9/2017/09/Forestry-Industry-Uruguay-XXI-2017.pdf>
- VITOUSEK, P. (1994). Beyond global warming: Ecology and global change. *Ecology*, 75(7), 1861-1876.
- ZURITA, G. A., y BELLOQC, M. I. (2012). Bird assemblages in anthropogenic habitats: identifying a suitability gradient for native species in the Atlantic Forest. *Biotropica*, 44(3), 412-419.

SECCIÓN 3

Manejo y uso sustentable de la biodiversidad en paisajes forestados





Apicultura en forestaciones de eucaliptos: una oportunidad con muchos problemas a resolver¹

CIRO INVERNIZZI, BELÉN BRANCHICCELA, YAMANDÚ MENDOZA,
LORELEY CASTELLI, NATALIA VIERA, ESTELA SANTOS,
SEBASTIÁN DÍAZ-CETTI Y KARINA ANTÚNEZ

Introducción: Forestaciones de eucaliptos y apicultura

El incremento de la superficie destinada a las forestaciones de *Eucalyptus* spp. para uso industrial en los últimos treinta años (capítulo 1) ha significado una oportunidad para la apicultura nacional. La especie de eucalipto en especial explotada por los apicultores es *Eucalyptus grandis*, que florece desde fines de febrero a mayo, mostrando un enorme potencial nectarífero y polinífero. Esta especie se encuentra principalmente en los departamentos de Rivera (45.038 ha), Cerro Largo (40.120 ha), Río Negro (33.888 ha), Paysandú (31.784 ha), Tacuarembó (23.441 ha) y Durazno (17.856 ha) según la Cartografía Nacional Forestal de 2018 (Dirección General Forestal, 2019). Sobre el final del verano muchos apicultores, en especial los que tienen empresas más grandes, trasladan sus colmenas a las forestaciones de *E. grandis* para obtener cosechas importantes (30 a 60 kg/colmena) si no hay adversidades climáticas. Sin embargo, es frecuente encontrar colmenas muy despobladas al finalizar la floración, muchas de las cuales terminan muriendo durante el invierno, sobre todo si permanecen en las forestaciones (Invernizzi *et al.*, 2011; Mendoza *et al.*, 2013). La pérdida de colonias puede alcanzar tal magnitud que reduce significativamente el beneficio económico de trasladar las colmenas para explotar la floración de *E. grandis*.

1 Cita recomendada: Invernizzi, C., Branchiccela, B., Mendoza, Y., Castelli, L., Viera, N., Santos, E., Díaz-Cetti, S., y Antúnez, K. (2023). Apicultura en forestaciones de eucaliptos: una oportunidad con muchos problemas a resolver. En: A. Brazeiro (Ed.), *Biodiversidad en paisajes forestados de Uruguay* (pp. 155-176). Montevideo: Universidad de la República.

En este capítulo, sintetizamos las principales investigaciones de los últimos 15 años en Uruguay, que han permitido caracterizar los principales problemas que enfrentan las colonias de abejas en las forestaciones de *E. grandis* y plantear algunas recomendaciones de manejo a los apicultores. Básicamente, desarrollamos una cronología de los principales estudios llevados a cabo por nuestro grupo de investigación, que en sus inicios fueron estimulados por la visita de un reconocido especialista australiano en apicultura a Uruguay en el año 2000.

La experiencia australiana: visita de Bruce White a Uruguay en el año 2000

En el año 2000, Bruce White, un reconocido experto australiano en apicultura en eucaliptos, visitó Uruguay en el marco de un plan de promoción de la explotación apícola de las forestaciones de eucaliptos apoyada por el gobierno nacional. En sus cursos transmitió la amplia experiencia que tenían en la explotación apícola de *Eucalyptus* spp. en Australia (donde la mayoría de la miel producida proviene de estos árboles) y aportó información obtenida en décadas de investigación (resumidos en la revista del Programa de Reconversión y Fomento de la Granja (Predeg) del (MGAP) 2000). White puso énfasis en la importancia de la dieta proteica de las abejas y su impacto en la longevidad y tolerancia a las enfermedades, señalando que los pólenes de *Eucalyptus* spp. son en su mayoría deficitarios en el aminoácido esencial isoleucina (Stace, 1996). Las abejas en las forestaciones de eucaliptos estarían especialmente estresadas por el fuerte flujo de néctar y, ante la falta de fuentes de polen complementarias ala de estos árboles, perderían proteína corporal y se volverían susceptibles a enfermedades, en especial a la nosemosis.

La nosemosis es una enfermedad que afecta las funciones digestivas de las abejas melíferas, causada por los microsporidios *Nosemaapis* y *Nosema ceranae* (Fries, 2010). Las dos especies de *Nosema* se reproducen en las células epiteliales del ventrículo de las abejas y afecta las funciones digestivas, lo que conduce a la desnutrición, al envejecimiento fisiológico y a la reducción de la longevidad (Fries, 2010). En Uruguay la única especie detectada es *N. ceranae* y está presente desde al menos la década del noventa (Invernizzi *et al.*, 2009; Anido *et al.*, 2016). Esta especie, aparentemente más virulenta que *N. apis*, podría estar implicada en el despoblamiento y pérdida de colonias que se da en varios países del mundo (Higes, Martín-Hernández y Meana, 2010).

El primer estudio en Uruguay

Teniendo presente la información aportada por Bruce White sobre los problemas de la explotación apícola de los eucaliptos, en 2004 se comenzó a abordar esta problemática en Uruguay. En el primer estudio se evaluó la diversidad de pólenes disponible durante el período de floración de *E. grandis* y su contenido de proteína cruda, el efecto de la disponibilidad de polen polifloral sobre la proteína corporal de las abejas y la infección por *Nosema* spp., así como en el desarrollo poblacional y la producción de miel de las colmenas (Invernizzi *et al.*, 2011).

A fines de febrero se trasladaron a una forestación de *E. grandis* en el departamento de Durazno colonias de abejas que se sometieron a tres tratamientos: colonias sin reservas de polen, colonias con reservas de polen polifloral, y colonias con reservas de polen polifloral y aporte regular de polen corbicular polifloral en forma de tortas. En el apiario se utilizaron colonias adicionales para colectar el polen que ingresaban las abejas a lo largo del período de floración empleando trampas cazapolen de piquera. El polen colectado se separó por color y luego se determinó el origen botánico con técnicas palinológicas y el contenido de proteína cruda del polen de cada especie. La proteína corporal de las abejas en diferentes momentos se determinó en abejas nodrizas. El nivel de nosemosis se midió como la proporción de abejas pecoreadoras infectadas con esporas de *Nosema* spp.

Tabla 1. Disponibilidad de recursos de polen durante el período de floración de *E. grandis*

Fecha	<i>E. grandis</i> (%)	Gerardia (%)	Carqueja (%)	Chircas (%)	Otros (%)
6 de marzo	16,2	67,3	10,7	0,0	5,7
13 de marzo	54,0	0,0	36,3	0,0	9,7
24 de marzo	57,6	0,0	0,0	42,3	0,1
3 de abril	92,2	0,0	0,0	7,8	0,0
13 de abril	99,6	0,0	0,0	0,0	0,4
28 de abril	96,1	0,0	0,0	0,0	3,9

Fuente: modificado de Invernizzi *et al.* (2011).

En primer lugar, solo al comienzo del período de floración de *E. grandis* las abejas disponían de otros recursos poliníferos, pero quedaban luego solo con el polen de estos árboles (Tabla 1). Respecto al valor nutricional de estos pólenes, se halló que a excepción del polen de chirca (*Baccharis trímpera*), los demás contenían más de 25% de proteína cruda, suficiente para alimentar a las abejas (Kleinschmidt y Kondos, 1976) (Figura 1). El polen de *E. grandis*

presentó un alto contenido de proteína cruda al comienzo del período de floración, superior a 30%, que disminuyó paulatinamente hasta caer en forma abrupta a menos de 20% al final del período, valor insuficiente para suplir con satisfacción las necesidades nutricionales de las abejas (Kleinschmidt y Kondos, 1976) (Figura 1). Este deterioro del valor nutricional del polen de eucalipto al final del período de floración, y cuando es el único disponible para las abejas, podría tener consecuencias importantes e incidir en el aumento de la nosemosis.

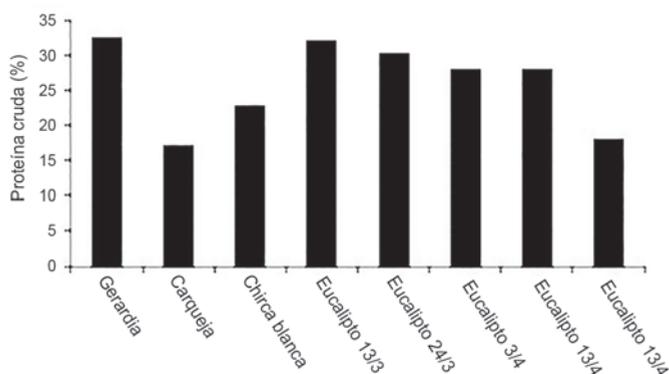


Figura 1. Contenido de proteína cruda en los diferentes tipos de polen disponibles durante el período de floración de *E. grandis*

Fuente: modificado de Invernizzi *et al.* (2011).

Luego de diez días de instalado el apiario en la forestación, las colonias que dispusieron de polen polifloral presentaron mayor contenido de proteína corporal que las abejas que solo disponían de polen de eucalipto. El efecto del polen polifloral también tuvo incidencia en el nivel de infección por *N. ceranae* (Figura 2). Aunque todas las colonias se encontraban infectadas a tres días de instaladas en la forestación, a mitad del período de floración las colonias que disponían de polen polifloral presentaban una menor proporción de abejas pecoreadoras infectadas. Este efecto se perdió al final del período de floración (primeros días de mayo), cuando las colonias ya no contaban con polen diverso; para entonces casi el 100% de las abejas pecoreadoras estaban infectadas por *N. ceranae* (Figura 2).

La producción de miel fue de $30,8 \pm 14,9$ kg/colmena sin encontrar diferencias entre los diferentes grupos de colmenas. Luego de finalizada la floración de *E. grandis* las colonias sufrieron una reducción poblacional drástica y a fines de julio el 40% de las colonias habían muerto.

Este primer estudio mostró que las abejas en las forestaciones de *E. grandis* se encuentran bajo un estrés nutricional importante durante buena

parte del período de floración (aproximadamente sesenta días) y que el nivel de infección por *N. ceranae*, presente en todas las colonias, y la proteína corporal de las abejas, pueden estar influenciados por la calidad de la dieta proteica. Los problemas nutricionales asociados a la nosemosis pueden tener consecuencias dramáticas en el despoblamiento y muerte de las colonias, como se verificó en este estudio (Invernizzi *et al.*, 2011).

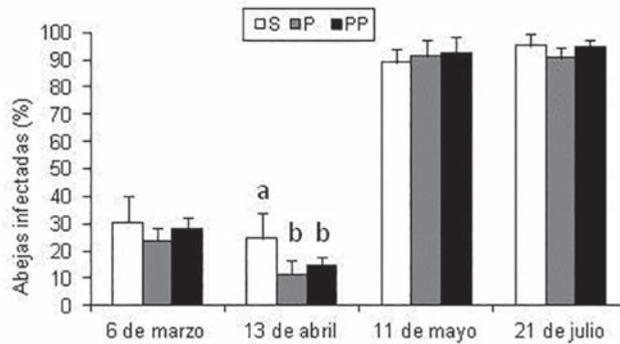


Figura 2. Infección de colonias por *N. ceranae*. S: colonias que solo disponían de polen de *E. grandis*; P: colonias con reservas de polen polifloral; PP: colonias con reservas de polen polifloral y suplementadas con polen polifloral. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0,05$) para la prueba de Mann Whitney. La ausencia de letras indica que no hay diferencias significativas.

Fuente: modificado de Invernizzi *et al.* (2011).

Resistencia de las abejas a *Nosema ceranae*

El estudio hecho en Durazno mostró que la nosemosis podría tener un papel relevante en el despoblamiento y pérdida de colonias (Invernizzi *et al.*, 2011). Esto quedó confirmado en un trabajo posterior desarrollado en una forestación de *E. grandis* en Rivera, donde se halló que las colonias tratadas al final de la floración con el antibiótico fumagilina para controlar a *N. ceranae*, llegaban a la primavera con mayor población y sufrían menos pérdidas (Mendoza, Díaz-Cetti, Ramallo e Invernizzi, 2013). Sin embargo, el uso de este antibiótico como estrategia de profilaxis o control de la nosemosis no está permitido en nuestro país, por el alto riesgo de contaminación de las mieles.

Un camino para reducir el impacto de *N. ceranae* en la pérdida de colonias en las forestaciones de eucaliptos es la utilización de abejas que presenten mayor resistencia al microsporidio. La posibilidad de hallar un componente genético detrás de la resistencia a la nosemosis se abordó desde dos perspectivas: un estudio comparativo de la resistencia de dos subespecies de abejas y la selección artificial de abejas.

En Uruguay, predominan las abejas africanizadas, híbridos de *Apis mellifera* *scutellata*, *Apis mellifera* *mellifera* y *Apis mellifera* *ligustica*. En un trabajo de 2011 se estimó que el 80% de las colmenas tenían algún grado de africanización, mientras que las abejas europeas solo se encontraron en el litoral oeste (Paysandú, Río Negro, Soriano y Colonia) (Branchiccela *et al.*, 2014). La diferencia entre subespecies de abejas en la resistencia a enfermedades ha sido bien documentada para el ácaro ectoparásito *Varroa destructor*, donde las abejas africanizadas se destacan frente a las abejas europeas por su capacidad de convivir mejor con el ácaro (Rosenkranz *et al.*, 2010).

Para determinar si las abejas africanizadas (híbridos de *A. mellifera* *scutellata*) y las italianas (*A. mellifera* *ligustica*) presentaban diferencias en su resistencia a la nosemosis se trasladaron colonias del mismo tamaño de las dos subespecies a una forestación de *E. grandis* en Rivera. Se midió el nivel de infección de las abejas con *N. ceranae* (proporción de abejas pecoreadoras infectadas y cantidad de esporas por abeja), la carga de diferentes virus ARN, el tamaño de las colonias y la producción de miel (Mendoza *et al.*, 2014a).

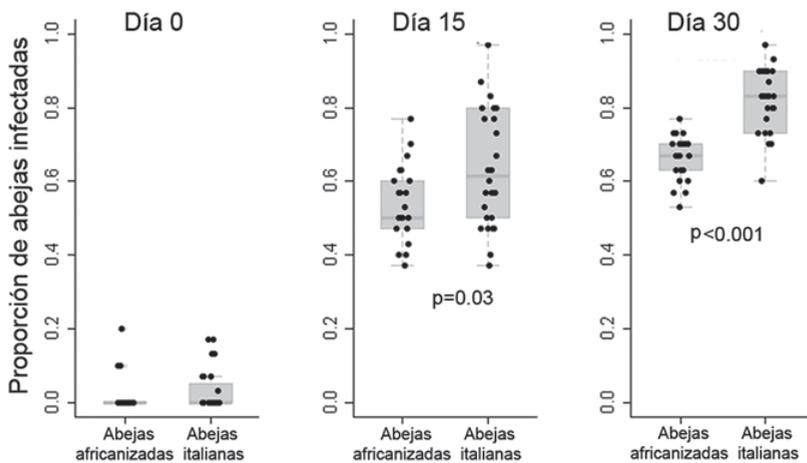


Figura 3. Proporción de abejas infectadas con *N. ceranae* en colonias de abejas africanizadas e italianas, antes del traslado de las colonias a la forestación de *E. grandis* y después de 15 y 30 días. Se presentan los datos de las mediciones individuales (círculos negros) y los correspondientes diagramas de caja

Fuente: Mendoza *et al.*, 2014a

Al igual que en el estudio de Durazno se encontró que todas las colonias contrajeron nosemosis, pero las colonias de abejas africanizadas tenían un nivel de infección menor al de las abejas italianas, tanto en la proporción de abejas infectadas como en la carga de esporas por abeja (Figura 3). La diferencia también se verificó en la carga del virus de las celdas reales negras

(BOCV), asociado a *Nosema* spp. (Dainat *et al.*, 2012). Al final del período de floración las colonias de abejas africanizadas presentaban mayor población y habían producido en promedio más miel que las colonias de abejas italianas (30 y 17 kg, respectivamente) (Figura 4) (Mendoza *et al.*, 2014a).

Este estudio constituye uno de los ejemplos más claros de diferencias a nivel de subespecie en la resistencia a una enfermedad en las abejas melíferas, en este caso la nosemosis y un virus ARN asociado, y cómo esta respuesta diferenciada puede repercutir en el tamaño de la población y el acopio de miel. Desde el punto de vista de la producción apícola, los resultados hallados refuerzan el mensaje de valorar las abejas africanizadas mayormente presentes en Uruguay y advierten de los riesgos de introducir al país abejas europeas.

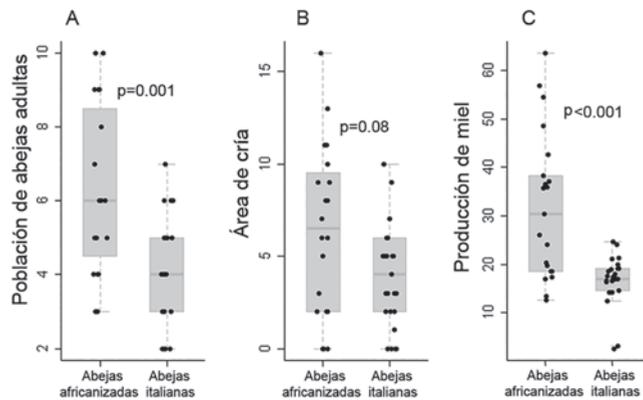


Figura 4. Población de abejas adultas. (A) Población (cuadros cubiertos de abejas), (B) área de cría (cuartos de cara de panal ocupados por cría) y (C) producción de miel (kg) de las colonias de abejas africanizadas e italianas al final del período de floración de *E. grandis*. Se presentan los datos de las mediciones individuales (círculos negros) y los correspondientes diagramas de caja.

Fuente: Mendoza *et al.*, 2014a

La otra estrategia seguida para determinar si había resistencia heredable a la nosemosis fue a través de una selección masal bidireccional para resistencia y susceptibilidad a *N. ceranae*. Para ello, se evaluaron colonias de abejas en las forestaciones de *E. grandis*, ya que los estudios anteriores habían mostrado que la nosemosis se presenta indefectiblemente en todas las colonias. El nivel de infección se midió como proporción de abejas pecoreadoras infectadas y como número de esporas por abeja. El trabajo se inició con 138 colonias y se evaluaron dos generaciones de 30 y 63 colonias compuestas por colonias de cada línea seleccionada. En la población inicial se seleccionaron cuatro colonias muy infectadas y cuatro poco infectadas, mientras que en la primera generación se seleccionaron tres y dos colonias correspondientes a cada grupo. Las reinas obtenidas de estas colonias seleccionadas se aparearon

libremente y encabezaron colonias que se trasladaron a una forestación de eucaliptos para ser evaluadas.

La respuesta a la selección fue muy limitada, solo en la primera generación las colonias de la línea resistente presentaron menos esporas por abeja que las colonias de la línea susceptible. Esto indicaría que la resistencia a la nosemosis está fuertemente afectada por el ambiente (Mendoza, Santos, Antúnez e Invernizzi, 2014b). Otros estudios que abordaron la resistencia genética a la nosemosis tampoco obtuvieron resultados satisfactorios (Rinderer, Collins y Brown, 1983; Malone y Stefanovic, 1999). Esto puede deberse a que el mejoramiento genético en abejas melífera a través de selección artificial presenta dificultades inherentes al sistema de determinación del sexo, organización social y sistema de reproducción que reducen la respuesta a la selección (Calderone y Fondrk, 1991).

Los resultados negativos de este estudio desalientan la posibilidad de mejorar la resistencia de las abejas a *N. ceranae* mediante selección para aumentar la producción de miel y reducir las pérdidas cuando se llevan colonias a las forestaciones de *E. grandis*.

Respuesta inmune de las abejas y resistencia a la nosemosis

En los dos trabajos ya descriptos se pudo constatar que las colonias presentan una alta variabilidad en el nivel de nosemosis, aunque la resistencia a la enfermedad sería una característica con muy baja heredabilidad, como indica la pobre respuesta obtenida a la selección artificial. Una posible explicación a la amplitud del rango de resultados encontrados podría hallarse en la diferente respuesta inmune de las abejas frente a *N. ceranae*. Para defenderse de los patógenos los insectos cuentan con barreras físicas como el exoesqueleto y con un sistema inmune que comprende una respuesta celular que actúa mediante fagocitosis, nodulación, y encapsulación, y una respuesta humoral basada en la producción de péptidos antimicrobianos (Gillespie, Kanost y Trenczek, 1997). Por otro lado, la vitelogenina podría estar involucrada en la resistencia de las abejas a *N. ceranae*. Esta lipoproteína está asociada a la reproducción de insectos y en las abejas melíferas tiene efectos pleiotrópicos a varios niveles: regula la división de tareas, influye en la selección del recurso a coleccionar (polen o néctar), aporta resistencia al estrés oxidativo y afecta la longevidad de los insectos (Corona *et al.*, 2007; Amdam y Page, 2010).

La respuesta inmune de las abejas frente a *Nosema* spp. fue estudiada por Karina Antúnez *et al.* (2009), quienes hallaron que *N. ceranae*, a diferencia de *N. apis*, tiene la capacidad de suprimir la respuesta inmune de las abejas. Este impactante resultado podría ser la explicación de la mayor virulencia de *N. ceranae* frente a *N. apis* hallada en algunos estudios (Paxton, Klee, Korpela y Fries, 2007; Higes *et al.*, 2008).

Para determinar si el nivel de infección por *N. ceranae* estaba asociado a la respuesta inmune se seleccionaron dos colonias de un apiario emplazado en una forestación de *E. grandis*, las que mostraron en dos evaluaciones mayor y menor nivel de infección (denominadas colonia AI y colonia BI, respectivamente). De cada colonia se extrajo un panal con cría madura que se llevaron al laboratorio para disponer de abejas recién emergidas. Estas abejas fueron confinadas en pequeñas cajas en grupos de treinta que se mantuvieron a 34°C, de modo que quedaron cuatro cajas con abejas de la colonia AI y cuatro de la colonia BI. Al quinto día de emerger las abejas de dos de las cajas de cada grupo se infectaron con esporas de *N. Ceranae*, dejando las abejas de las restantes cajas como control. Cuatro días después de la infección las abejas infectadas y control de una caja de cada grupo fueron removidas y mantenidas a -80°C hasta su posterior análisis. Siete días después de la infección se repitió la misma operación con las abejas de las restantes cajas. Se determinó mediante qPCR el nivel de transcritos de genes que codifican para las enzimas que participan en la respuesta celular (glucosa deshidrogenasa y lisozima), para péptidos antimicrobianos (abaecina, hymenoptaecina, defencina) y para la vitelogenina (Antúnez *et al.*, 2013).

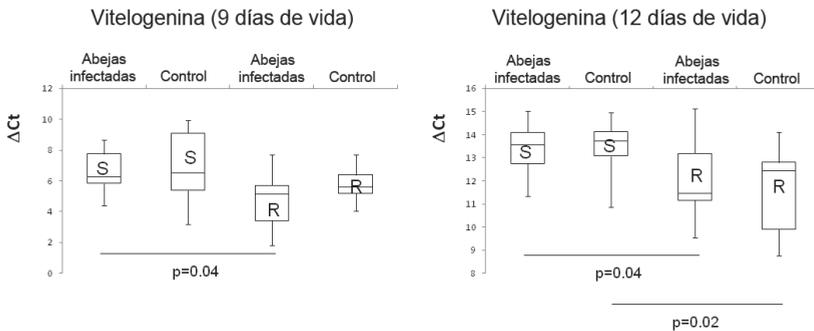


Figura 5. Efecto de la infección con *N. ceranae* en la expresión de vitelogenina. Altos valores de Ct indican menor expresión. S: abejas provenientes de colonias muy infectadas; R: abejas provenientes de colonias poco infectadas. Se presentan diagramas de caja.

Fuente: modificado de Antúnez *et al.* (2013).

Un primer resultado relevante hallado en este estudio es que al infectar a las abejas con esporas de *N. ceranae* de forma controlada, el nivel de infección de las abejas de la colonia AI fue mayor que el de las abejas de la colonia BI y reprodujo la misma tendencia hallada en condiciones de campo. En segundo lugar, se encontró que mientras las abejas de los dos grupos no mostraban diferencias en términos generales en la cantidad de transcritos de genes involucrados en la respuesta celular y humoral, las abejas de la colonia BI presentaban niveles de vitelogenina más elevados que los de las abejas de la

colonia AI. Este resultado se observó tanto en las abejas artificialmente infectadas con *N. ceranae* como en las abejas control (Figura 5). La diferencia en la expresión de vitelogenina entre abejas de la colonia BI y las de la colonia AI pertenecientes al mismo tratamiento (infectadas o control) osciló entre 2,5 y 4 veces (Antúnez *et al.*, 2013). El hecho de que la vitelogenina esté implicada en la resistencia de las abejas a *N. ceranae* aporta complejidad al tema ya que estarían en juego aspectos fisiológicos y comportamentales de las abejas en los que la lipoproteína juega un rol clave (Amdam y Page, 2010). Por último, los resultados hallados son diferentes a los encontrados por Antúnez *et al.* (2009) con abejas *A. melliferaiberiensis* en España, lo que deja abierta la posibilidad de que las diferencias entre subespecies de abejas y variantes de *N. ceranae* sean determinantes al momento de analizar la respuesta inmune de las abejas al microsporidio (Antúnez *et al.*, 2013).

El papel del polen polifloral en colonias emplazadas en forestaciones de eucaliptos

El primer estudio de 2004 en Durazno había mostrado que la oferta variada de pólenes jugaba un papel importante en el control de la nosemosis (Invernizzi *et al.*, 2011). Sin embargo, el diseño experimental utilizado en dicho estudio incluyó un solo aporte de polen polifloral a las colmenas al comienzo de la floración de los eucaliptos mediante el agregado de cuadros con polen ensilado; por otro lado, el suministro regular de tortas de polen corbicular como un complemento al polen ensilado no tuvo un efecto significativo en el tamaño de las colonias, el nivel de nosemosis o producción de miel, con relación a las colonias que solo disponían de polen ensilado. De este modo, quedó abierta la posibilidad de que un suministro de polen ensilado regular a lo largo del período de floración de *E. grandis* tuviera un efecto positivo, tanto en sanidad como en tamaño de las colonias, que se reflejara en último término en la producción de miel. Esta posibilidad generó dos estudios, el primero más básico dirigido a determinar el efecto del aporte continuo de polen polifloral en las variables mencionadas e incluyendo la carga de virus ARN (Branchiccela *et al.*, 2019), y el segundo, de corte aplicado y basado en los resultados del anterior, enfocado en el uso del polen polifloral para aumentar la producción de miel (datos no publicados).

A final del verano del año 2015 se trasladaron colonias de similar tamaño sin reservas de polen y néctar a una forestación de *E. grandis* en Rivera. Las colonias se dividieron en dos grupos, uno de los cuales recibía cada 15 días una torta de 500g de polen ensilado polifloral (grupo P), mientras que el otro solo disponía del polen colectado, con predominancia de *E. grandis* (grupo M). A lo largo del período de floración se determinaron la población,

el área de cría, los recursos que colectaban las abejas (a partir de muestras de polen extraídas de los panales), la proteína cruda de los pólenes disponibles (obtenidos con trampas cazapolen), el nivel de infección con *N. ceranae* (proporción de abejas infectadas y esporas por abeja), la carga de cuatro virus ARN y la producción de miel. Las colonias se retiraron de la forestación al finalizar la floración de los eucaliptos (mayo) y a lo largo del invierno se evaluó la población adulta y de cría, y en setiembre se determinó otra vez el nivel de nosemosis y de virus ARN (Branchiccela *et al.*, 2019).

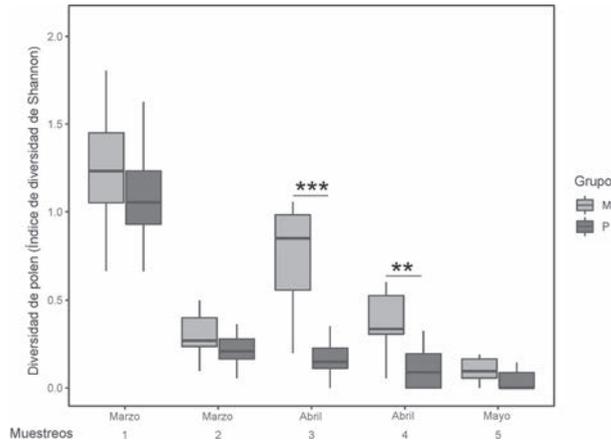


Figura 6. Diversidad de polen colectado por las colonias durante la floración de *E. grandis*. Grupo M: colonias que no recibieron tortas de polen polifloral; Grupo P: colonias que recibieron tortas de polen polifloral. ** $P \leq 0.01$, *** $P \leq 0.001$.

Fuente: modificado de Branchiccela *et al.* (2019).

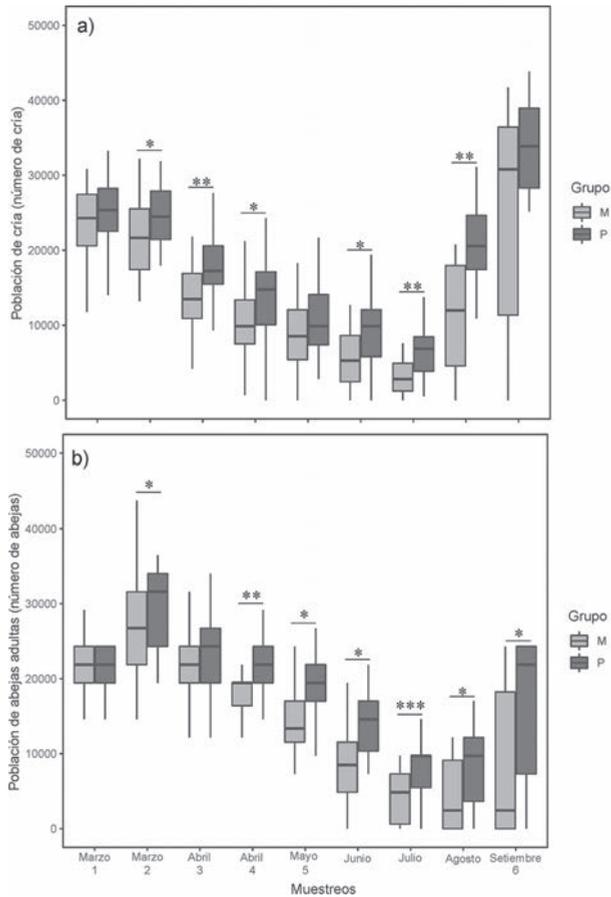


Figura 7. Población de cría (a) y adulta (b) durante la floración de *E. grandis* (marzo-mayo), invierno y primavera. Grupo M: colonias que no recibieron tortas de polen polifloral; Grupo P: colonias que recibieron tortas de polen polifloral. * $P \leq 0.05$, ** $P \leq 0.01$, *** $P \leq 0.001$. Fuente: modificado de Branchiccela *et al.* (2019).

Se encontró que la oferta de pólenes se reducía a medida que transcurría la floración de los eucaliptos, y que el polen de estos árboles quedaba como recurso dominante. El contenido de proteína cruda del polen de *E. grandis* presentó un valor máximo de 26,10% al comienzo del período de floración y disminuyó a valores por debajo del 20% cuando este estaba culminando, en concordancia con lo que se observó en 2004. Llamativamente, se encontró que las colonias del grupo M colectaban polen de una mayor diversidad de especies botánicas que las colonias del grupo P (Figura 6). Este resultado deja abierta la posibilidad de que las abejas tengan la capacidad de percibir que el polen disponible en los panales es nutricionalmente deficitario (poca diversidad) y reaccionen saliendo a colectar pólenes diversos, aunque también es posible que esta respuesta sea consecuencia de

una mayor actividad de colecta de polen de abejas bajo estrés nutricional. El aporte de polen polifloral tuvo un efecto positivo en la población de abejas y el área de cría durante el período de floración (Figura 7). Desde el punto de vista sanitario, si bien todas las colonias estaban infectadas con *N. ceranae*, las colonias del grupo P tenían menor nivel de infección que las colonias del grupo M (Figura 8). Curiosamente, el polen polifloral tuvo un efecto contrario en la carga viral, en especial en el caso del virus de la parálisis aguda (APBV) y del virus de las alas deformes (DWV) que infectaron en mayor medida a las colonias suplementadas mientras permanecieron en la forestación. Este resultado puede ser producto de la competencia entre *N. ceranae* y los virus mencionados por utilizar recursos de la célula donde se reproducen, que puede variar entre colonias con dietas proteicas de diferente calidad (Costa *et al.*, 2011; Doublet *et al.*, 2015). El efecto benéfico del polen polifloral (solo aportado durante la floración de *E. grandis*) se extendió a los meses de invierno, donde las colonias suplementadas presentaron mayor población adulta y área de cría (Figura 7), aunque los dos grupos de colonias llegaron a la primavera sin diferenciarse en el nivel de infección por *N. ceranae* ni por virus ARN (Figura 8).

Así, este estudio muestra que el polen polifloral contribuye a mantener las colonias más pobladas y sanas en un ambiente deficitario en oferta de pólenes como es una forestación de *E. grandis* en el período de floración, y que este efecto es perdurable hasta la llegada de la primavera (Branchiccela *et al.*, 2019).

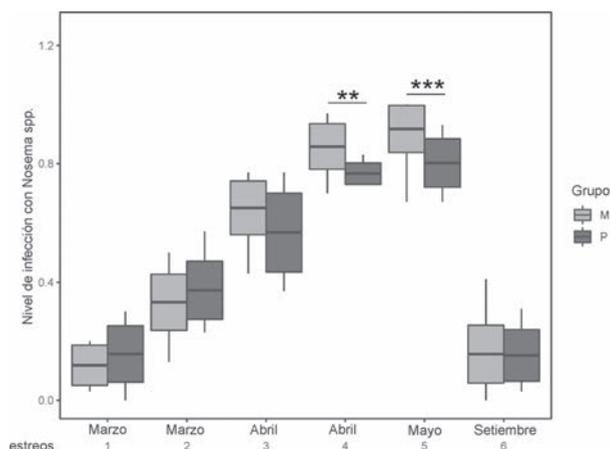


Figura 8. Nivel de infección por *Nosema spp.* Durante el período de floración de *E. grandis* (marzo-mayo) y primavera. Grupo M: colonias que no recibieron tortas de polen polifloral; Grupo P: colonias que recibieron tortas de polen polifloral. ** $P \leq 0.01$, *** $P \leq 0.001$.

Fuente: modificado de Branchiccela *et al.* (2019).

En este estudio, la mayor población de abejas y menor infección con *N. ceranae* en las colonias suplementadas con polen polifloral no se reflejó en una mayor producción de miel estadísticamente significativa, como era de esperar, aunque sí se evidenció una tendencia. Teniendo esto en cuenta se planteó la posibilidad de suplementar las colonias con tortas de polen polifloral previo a su traslado a la forestación para mejorar la condición de las colonias y aumentar la producción de miel. Para ello se llevaron a una forestación de *E. grandis* en Rivera colonias con similar población sometidas a tres tratamientos: un primer grupo al que se le retiraron las reservas de polen previo al traslado a la forestación, un segundo grupo igual al anterior, pero que recibió dos tortas de polen a lo largo del mes previo al traslado, y un tercer grupo igual al segundo, pero que siguió recibiendo tortas de polen cada quince días durante la floración de los eucaliptos.

Las colonias de los dos grupos que recibieron tortas de polen presentaron mayor población que las que no la recibieron, aunque no se hallaron diferencias en el área de cría. El nivel de infección con *N. ceranae* no mostró diferencias entre las colmenas de los tres grupos, pero llamó la atención que la cantidad de esporas por abeja fuera tan baja. El promedio de producción de miel de las colmenas control, de las colmenas que recibieron polen polifloral antes del traslado y el de las colmenas que recibieron polen antes del traslado y durante la floración de *E. grandis* fue de 28, 35 y 33 kg respectivamente. Sin embargo, la variabilidad intragrupo fue muy grande y no permitió respaldar desde la estadística las diferencias. La mayor población de abejas de las colonias suplementadas y la tendencia a producir más miel dejan abierta la posibilidad de mejorar el uso de tortas de polen polifloral, u otro sustituto proteico, como herramienta para mejorar la producción de miel en las forestaciones de eucaliptos.

Una mirada más amplia. Efecto del polen de eucaliptos *versus* polen polifloral en la microbiota: respuesta inmune y nosemosis de las abejas

La disminución de las poblaciones de abejas en los últimos quince años en varias regiones del mundo ha sido atribuida a varias causas, entre ellas al estrés nutricional debido al aumento de las áreas destinadas al monocultivo con la consecuente pérdida de disponibilidad y diversidad de recursos poliníferos (Naug *et al.*, 2009; Goulson, Nicholls, Botias y Rotheray, 2015). En los últimos años se ha reportado que una dieta proteica deficiente tiene consecuencias en las abejas a múltiples niveles: fisiológicos (Pernal y Currie, 2000; Alaux, Dantec, Parrinello y Le Conte, 2011; Di Pasquale *et al.*, 2013), en la respuesta inmune (Alaux, Ducloz, Crauser y Le Conte, 2010), en la longevidad (Schmidt, Thoenes y Levin, 1987) y en la resistencia

a patógenos como *N. Ceranae* y virus ARN (DeGrandi-Hoffman, Chen, Huang y Huang, 2010; Basualdo, Barragán y Antúnez, 2014; Branchiccela *et al.*, 2019). En los trabajos previos se demostró que el polen de eucaliptos, además de ser el recurso principal del que disponen las abejas durante la mayor parte de la floración de los árboles, se caracteriza por un bajo contenido de proteína cruda al final del período de floración, ser deficitario en el aminoácido esencial isoleucina y contener una baja cantidad de lípidos y del ácido grado omega 3 (Invernizzi *et al.*, 2011; Branchiccela *et al.*, 2019). Así, las forestaciones de *E. grandis* constituyen un ambiente donde la compleja interacción entre nutrición, inmunidad, comunidad microbiana y patógenos de las abejas se vería afectada.

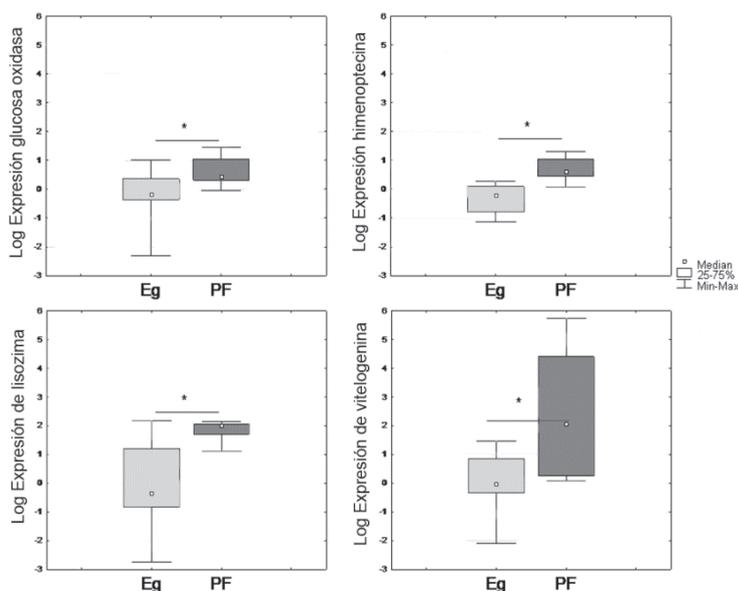


Figure 9. Expresión relativa de glucosa oxidasa, hymenoptaecin, lysozima y vitelogenina en abejas alimentadas con polen de *E. grandis* (Eg) y polen polifloral (PF). * $P \leq 0.05$.

Fuente: modificado de Castelli *et al.* (2020).

Este aspecto se estudió hace poco a nivel de laboratorio con abejas confinadas que recibieron dietas de polen monofloral de eucalipto o polen polifloral (Castelli *et al.*, 2020). Las abejas alimentadas con polen de eucaliptos se diferenciaron de las alimentadas con polen polifloral en que: a) mostraron una menor expresión de vitelogenina y genes asociados a la inmunidad (glucosa oxidasa, hymeoptaecin y lisozima) (Figura 9); b) presentaron una menor abundancia de las bacterias *Lactobacillum* y *Bifidobacterium* spp (bacterias potencialmente benéficas), y c) presentaron mayor nivel de infección por *N.*

ceranae (Figura 10). Estos resultados sugieren que debido al estrés nutricional en las forestaciones de *E. grandis*, las abejas podrían ver afectada su respuesta inmune, la composición de su microbiota y la infección por *N. ceranae* (Castelli *et al.*, 2020). Además, esta situación se podría extender más allá del ambiente particular de las forestaciones de eucaliptos para alcanzar a otros ambientes donde predominen los monocultivos y la oferta de pólenes sea insuficiente para alimentar correctamente a las abejas.

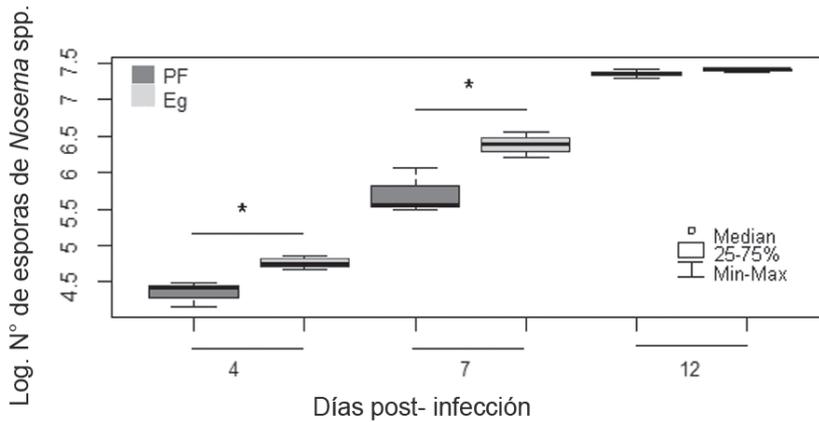


Figure 10. Nivel de infección por *Nosema* spp. En abejas alimentadas con polen de *E. grandis* (Eg) y polen polifloral (PF). * $P \leq 0.05$.

Fuente: modificado de Castelli *et al.* (2020).

Consideraciones finales

Luego de 15 años de investigación nacional llevada adelante por investigadores de varias instituciones en estrecha colaboración, se ha conseguido identificar los principales problemas que encuentran los apicultores al llevar las colmenas a las forestaciones de *E. grandis* y presentar algunas recomendaciones de manejo. Por otro lado, se ha logrado determinar cómo la alimentación de las abejas con un polen nutricionalmente deficitario repercute a diferentes niveles (fisiológicos, inmunológicos, microbiota, patógenos), aprovechando un escenario productivo del mundo real, como es el de las forestaciones de eucaliptos.

Desde el punto de vista de la actividad apícola, los diferentes estudios permiten afirmar algunas características que es probable que sean extrapolables a todas las forestaciones de *E. grandis*: 1) la oferta de pólenes es reducida y disminuye a medida que avanza la floración de los eucaliptos (Invernizzi *et al.*, 2011;

Branchiccela *et al.*, 2019); 2) el contenido de proteína cruda del polen de eucalipto disminuye a medida que avanza el período de floración alcanzando valores por debajo del 20% hacia el final de esta (Invernizzi *et al.*, 2011; Branchiccela *et al.*, 2019); 3) *N. ceranae* se presenta indefectiblemente en todas las colonias a pocos días de instalarlas en las forestaciones (Invernizzi *et al.*, 2011; Mendoza *et al.*, 2013; Mendoza *et al.*, 2014a, Mendoza *et al.*, 2014b; Branchiccela *et al.*, 2019); 4) las colonias que disponen de polen polifloral están menos infectadas por *N. ceranae* (Invernizzi *et al.*, 2011; Branchiccela *et al.*, 2019), y 5) las colonias se despueblan sobre el final de la floración, lo que puede implicar pérdidas importantes si no se retiran de la forestación (Invernizzi *et al.*, 2011; Mendoza *et al.*, 2013). En este contexto complejo, el suministro de polen polifloral a las colonias aparece como una herramienta de manejo apícola promisorio, pero que requiere más investigación (Invernizzi *et al.*, 2011; Branchiccela *et al.*, 2019; Natalia Viera, datos no publicados).

La homogenización del ambiente con grandes extensiones de monocultivos y su impacto en la reducción de la oferta alimenticia, tanto en cantidad como en calidad, ha sido sugerida como una de las causas de la declinación de las abejas melíferas y otros insectos polinizadores (Naug *et al.*, 2009; Goulson *et al.*, 2015). La mayoría de los estudios que abordan este problema lo hacen empleando abejas confinadas en laboratorio y sometidas a diferentes dietas. Las forestaciones de *E. grandis* en otoño constituyen un escenario ideal (prevalencia de un solo tipo de polen durante más de cincuenta días) para poner a prueba el impacto de los monocultivos en la salud de las abejas. En ese sentido, el estudio recientemente publicado en Scientific Reports (Branchiccela *et al.* 2019) constituye una de las pocas evidencias obtenidas a nivel de campo sobre el impacto de la dieta proteica a nivel sanitario (*N. ceranae* y virus ARN) y en el tamaño de la colonia, tanto a corto como a largo plazo. De forma complementaria, Castelli *et al.* (2020) mostró a nivel de laboratorio que hay un entramado complejo entre nutrición proteica, respuesta inmune, composición de la microbiota e infección por *N. ceranae*, que con seguridad está sujeto a presiones en las colonias de abejas instaladas en forestaciones de *E. grandis*.

Perspectivas

Lejos de agotarse como tema de investigación, el uso apícola de las floraciones de *E. grandis* genera muchas preguntas para abordar en el futuro. Por lo pronto, hay que seguir evaluando pautas de manejo de colmenas que atenúen el despoblamiento; así, el aporte a las colmenas de polen polifloral o sustitutos de polen aparece como un camino promisorio. También se puede explorar el efecto en la producción de miel de otros manejos como el agregado de abejas o la frecuencia de las cosechas.

El *bloqueo de la cría* es un fenómeno muy conocido por los apicultores que llevan sus colmenas a las forestaciones de eucaliptos. Ocurre cuando las abejas llenan con polen, y en menor medida con néctar, celdas que deberían estar ocupadas por cría (hasta un 80% de las celdas en algunos panales). Este fenómeno muy llamativo y difícil de explicar está siendo estudiado actualmente, ya que podría impedir la reposición de abejas en las colonias, lo que podría explicar en parte el despoblamiento observado.

Desde hace unos años se ha puesto énfasis en la relación entre maduración comportamental de las abejas (tránsito entre las diferentes actividades) y la nutrición (Toth y Robinson, 2005; Ament, Wang y Robinson, 2010). Por otro lado, las abejas infectadas por *Nosema* spp. presentan envejecimiento fisiológico y salen a pecorear antes que las abejas sanas (Higes *et al.*, 2010). Así, en las forestaciones de eucaliptos se podrían hacer experimentos controlados para determinar el rol de la nutrición y *N. ceranae* en el polietismo etario de las abejas.

Finalmente, se ha hallado evidencia de que las colonias de abejas que disponen de polen polifloral están menos infectadas por *N. ceranae* (Invernizzi *et al.*, 2011; Branchiccela *et al.*, 2019), y que el beneficio podría estar dado por una mejor respuesta inmune o la presencia de una comunidad microbiana que limite la multiplicación del microsporidio (Castelli *et al.*, 2020). Sin embargo, no se pueden descartar otros efectos de una adecuada dieta proteica, por ejemplo, una mejora en la calidad de la membrana peritrófica, una barrera física que recubre el intestino de las abejas, o un efecto directo antimicrobiano de algún componente del polen.

En suma, la floración de *E. grandis* durante el otoño abre una ventana de sesenta días para estudiar el impacto de la nutrición en las abejas melíferas, con derivaciones productivas y otras que ayudan a comprender las interacciones complejas entre comportamiento, fisiología y patógenos de estos insectos sociales.

Bibliografía

- ALAUX, C., DUCLOZ, F., CRAUSER, D., y LE CONTE, Y. (2010). Diet effects on honeybee immunocompetence. *Biological Letters*, 6, 562-565.
- ALAUX, C., DANTEC, C., PARRINELLO, H., y LE CONTE, Y. (2011). Nutrigenomics in honey bees: digital gene expression analysis of pollen's nutritive effects on healthy and varroa-parasitized bees. *BMC*, 12, 496. Recuperado de <https://bmcgenomics.biomedcentral.com/articles/10.1186/1471-2164-12-496>
- AMDAM, G. V., y PAGE, R. E. (2010). The developmental genetics and physiology of honeybee societies. *Animal Behaviour*, 79, 973-980.
- AMENT, S. A., WANG, Y., y ROBINSON, G. E. (2010). Nutritional regulation of division of labor in honey bees: Toward a systems biology perspective. *Wiley Interdisciplinary Reviews, Systems Biology and Medicine*, 2, 566-576.
- ANIDO, M., BRANCHICCELA, B., CASTELLI, L., HARRIET, J., CAMPÁ, J., ZUNINO, P., y ANTÚNEZ, K. (2016). Prevalence and distribution of honey bee pests and pathogens in Uruguay. *Journal of Apiculture Research*, 54, 532-540. Recuperado de <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/00218839.2016.1175731>
- ANTÚNEZ, K., MARTÍN-HERNÁNDEZ, R., PRIETO, L., MEANA, A., ZUNINO, P., y HIGES, M. (2009). Immune suppression in the honeybee (*Apis mellifera*) following infection by *Nosema ceranae* (Microsporidia). *Environmental Microbiology*, 11, 2284-2290.
- ANTÚNEZ, K., MENDÓZA, Y., SANTOS, E., e INVERNIZZI C. (2013). Differential expression of vitellogenin in honey bees (*Apis mellifera*) with different degrees of *Nosema ceranae* infection. *Journal of Apicultural Research*, 52, 227-234.
- BASUALDO, M., BARRAGÁN, S., y ANTÚNEZ, K. (2014). Bee bread increases honeybee haemolymph protein and promote better survival despite of causing higher *Nosema ceranae* abundance in honeybees. *Environmental Microbiology Reports*, 6, 396-400.
- BRANCHICCELA, B., AGUIRRE, C., PARRA, G., ESTAY, P., ZUNINO, P., y ANTÚNEZ, K. (2014). Genetic changes in *Apis mellifera* after 40 years of Africanization. *Apidologie*, 45(6), 752-756. Recuperado de <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01234776/document>
- BRANCHICCELA, B., ARREDONDO, D., HIGES, M., INVERNIZZI, C., MARTÍN-HERNÁNDEZ, R., TOMASCO, I., ZUNINO, P., y ANTÚNEZ, K. (2016). Characterization of *Nosema ceranae* genetic variants from different geographic origins. *Microbiology Ecology*, 73, 978-987.
- BRANCHICCELA, B., CASTELLI, L., CORONA, M., DÍAZ-CETTI, S., INVERNIZZI, C., MARTINEZ DE LA ESCALERA, G., MENDOZA, Y., SANTOS, E., SILVA, C., ZUNINO, P., y ANTÚNEZ, K. (2019). Impact of nutritional stress on the honeybee colony health. *Scientific Report*, 9, 10156. Recuperado de <https://www.nature.com/articles/s41598-019-46453-9>
- CALDERONE, N. W., y FONDRK, M. K. (1991). Selection for high and low, colony weight gain in the honey bee, *Apis mellifera*, using selected queens and random males. *Apidologie*, 22, 49-60. Recuperado de https://www.apidologie.org/articles/apido/abs/1991/01/Apidologie_0044-8435_1991_22_I_ART0007/Apidologie_0044-8435_1991_22_I_ART0007.html
- CASTELLI, L., BRANCHICCELA, B., GARRIDO, M., INVERNIZZI, C., PORRINI, M., ROMERO, H., SANTOS, E., ZUNINO, P., y ANTÚNEZ, K. (2020). Impact of nutritional stress on honeybee gut microbiota, immunity and *Nosema ceranae* infection. *Microbial Ecology*, 80, 908-919.

- CORONA, M., VELARDE, R., REMOLINA, S., MORAN-LAUTER, A., WANG, Y., HUGHES, K. A., y ROBINSON, G. E. (2007). Vitellogenin, juvenile hormone, insulin signalling, and queen honey bee longevity. *Proceeding of National Academic of Science*, 104, 7128-7133. <https://doi.org/10.1073/pnas.0701909104>
- COSTA, C., TANNER, G., LODESANI, M., MAISTRELLO, L., y NEUMANN, P. (2011). Negative correlation between *Nosema ceranae* spore loads and deformed wing virus infection levels in adult honey bee workers. *Journal of Invertebrates Pathology*, 108, 224-225.
- DAINAT, B., EVANS, J. D., CHEN, Y. P., GAUTHIER, L., y NEUMANN, P. (2012). Predictive markers of honey bee colony collapse. *PloS ONE*, 7, e32151. Recuperado de <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0032151>
- DEGRANDI-HOFFMAN, G., CHEN, Y., HUANG, E., y HUANG, M. H. (2010). The effect of diet on protein concentration, hypopharyngeal gland development and virus load in worker honey bees (*Apis mellifera* L.). *Journal of Insect Physiology*, 56: 1184-1191.
- DI PASQUALE, G., SALIGNON, M., LE CONTE, Y., BELZUNCES, L. P., DECOURTYE, A., KRETZSCHMAR, A., SUCHAIL, S., BRUNET, J. L., y ALAUX, C. (2013). Influence of pollen nutrition on honey bee health: do pollen quality and diversity matter? *PloS ONE*, 8, e72016. Recuperado de <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0072016>
- DIRECCIÓN GENERAL FORESTAL (DGF) (2010). Resultados de la Cartografía General Forestal 2010. Recuperado de <https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/datos-y-estadisticas/datos/resultados-cartografia-forestal-nacional-2010>
- DOUBLET, V., NATSPOULOU, M. E., ZSCHIESCHE, L., y PAXTON, R. J. (2015). Within-host competition among the honey bees pathogens *Nosema ceranae* and Deformed wing virus is asymmetric and to the disadvantage of the virus. *Journal of Invertebrates Pathology*, 124, 31-34.
- FRIES, I. (2010). *Nosema ceranae* in European honey bees (*Apis mellifera*). *Journal of Invertebrates Pathology*, 103, S73-S79. Recuperado de <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0022201109001888>
- GILLESPIE, J. P., KANOST, M. R., y TRENCEK, T. (1997). Biological mediators of insect immunity. *Annual Review of Entomology*, 42, 611-643.
- GOULSON, D., NICHOLLS, E., BOTIAS, C., y ROTHERAY, E. L. (2015). Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science*, 347.
- HIGES, M., MARTÍN-HERNÁNDEZ, R., BOTIAS, C., BAILON, E. G., GONZALES-PORTO, A., BARRIOS, L., DEL NOZAL, M. J., PALENCIA, P. J., y MEANA, A. (2008). How natural infection by *Nosema ceranae* causes honeybee colony collapse. *Environmental Microbiology*, 10, 2659-2669.
- HIGES, M., MARTÍN-HERNÁNDEZ, R., y MEANA, A. (2010). *Nosema ceranae* in Europe: an emergent type C nosemosis. *Apidologie*, 41, 375-392. Recuperado de https://www.apidologie.org/articles/apido/full_html/2010/03/mo9173/mo9173.html
- INVERNIZZI, C., ABUD, C., TOMASCO, I., HARRIET, J., MENDOZA, Y., RAMALLO, G., CAMPÁ, J., KATZ, E., GARDIOL, G., y MENDOZA, Y. (2009) Presence of *Nosema ceranae* in honeybees (*Apis mellifera*) in Uruguay. *Journal of Invertebrates Pathology*, 101, 150-153. Recuperado de <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0022201109000585>
- INVERNIZZI, C., SANTOS, E., GARCÍA, E., DANERS, G., DI LANDRO, R., SAADOUN, A., y CABRERA, C. (2011). Sanitary and nutritional characterization of honeybee colonies in *Eucalyptus grandis* plantations in Uruguay. *Archivos de Zootecnia*, 60, 1303-1314. Recuperado de <https://dialnet.unirioja.es/servlet/autor?codigo=240586>

- KLEINSCHMIDT, G. J., y KONDOS, A. C. (1976). Influence of crude protein levels on colony production. *Australian Beekeeping*, 78, 36-39.
- MALONE, L. A., y STEFANOVIC, D. (1999). Comparison of the responses of two races of honeybees to infection with *Nosema apis* Zander. *Apidologie*, 30, 375-382. Recuperado de <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00891599/document>
- MENDOZA, Y., DÍAZ-CETTI, S., RAMALLO, G., y INVERNIZZI, C. (2012). Incidencia de *Nosemaceranae* durante el invierno en colonias de abejas melíferas retiradas de una forestación de *Eucalyptusgrandis*. *Veterinaria* 48, 13-19. Recuperado de <https://www.revistasmvu.com.uy/index.php/smvu/article/view/209/138>
- MENDOZA, Y., HARRIET, J., CAMPA, J., KATZ, H., RAMALLO, G., DÍAZ-CETTI, S., y INVERNIZZI, C. (2013). Control de *Nosemaceranae* en colonias de abejas (*Apis mellifera*) en forestaciones de *Eucalyptusgrandis*. *Agrociencia*, 17, 108-113. Recuperado de http://www.scielo.edu.uy/scielo.php?pid=S2301-15482013000100013&script=sci_arttext
- MENDOZA, Y., ANTÚNEZ, K., BRANCHICCELA, B., ANIDO, M., SANTOS, E., y INVERNIZZI, C. (2014a). *Nosema ceranae* and RNA viruses in European and Africanized honeybee colonies (*Apis mellifera*) in Uruguay. *Apidologie*, 45, 224-234.
- MENDOZA, Y., SANTOS, E., ANTÚNEZ, K., y INVERNIZZI, C. (2014b). Selección bidireccional de *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) para aumento de la resistencia y la susceptibilidad a la nosemosis. *Revista de la Asociación Entomológica Argentina*, 73, 65-69. Recuperado de <http://www.scielo.org.ar/pdf/rsea/v73n1-2/v73n1-2a08.pdf>
- NAUG, D. (2009). Nutritional stress duetohabitatlossmayexplainrecenthoneybeecolonycollapses. *Biological Conservation*, 142(10), 2369-2372.
- PAXTON, R. J., KLEE, J., KORPELA, S., y FRIES, I. (2007). *Nosema ceranae* has infected *Apis mellifera* in Europe since at least 1998 and may be more virulent than *Nosema apis*. *Apidologie*, 38, 558-565. Recuperado de <https://www.apidologie.org/articles/apido/abs/2007/06/m6115/m6115.html>
- PERNAL, S. F., y CURRIE, R. W. (2000). Pollen quality of fresh and 1-year-old single pollen diets for worker honey bees (*Apis mellifera* L.). *Apidologie*, 31, 387-409. Recuperado de <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00891721/document>
- PROGRAMA DE RECONVERSIÓN Y FOMENTO DE LA GRANJA (PREDEG) (2000). *Apicultura en eucaliptos*. Serie técnica, (4). Montevideo: MGAP.
- RINDERER, T. E., COLLINS, A. M., y BROWN, M. A. (1983). Heritabilities and correlations of the honey bee: response to *Nosema apis*, longevity, and alarm response to isopentyl acetate. *Apidologie*, 14, 79-85. Recuperado de https://www.apidologie.org/articles/apido/pdf/1983/02/Apidologie_0044-8435_1983_14_2_ART0002.pdf
- ROSENKRANZ P, AUMEIER PÿZIEGELMANN B (2010). Biology and control of *Varroa destructor*. *Journal of Invertebrates Pathology*, 103: S96-S119.
- SCHMIDT, J. O., THOENES, S. C., y LEVIN, M. D. (1987). Survival of honey bees, *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae), fed various pollen sources. *Journal of Economic Entomology*, 80, 176-183.
- STACE, P. (1996). *Protein content and amino acid profiles of honeybee collected pollens*. Lismore: Bees 'n Trees Consultants.
- TOTH, A. L., y ROBINSON, G. E. (2005). Worker nutrition and division of labour in honeybees. *Animal Behaviour*, 69, 427-435.

Efecto del sombreado de los montes forestales sobre la comunidad de hormigas cortadoras del género *Acromyrmex*: consecuencias para el manejo de plagas¹

MARTIN BOLLAZZI, GUILLERMO KATZENSTEIN
Y JULIAN SABATTINI

Introducción

Manejo de hormigas cortadoras en plantaciones forestales

Todas las especies forestales cultivadas en Sudamérica son atacadas por las hormigas cortadoras del género *Atta* y *Acromyrmex* (Forti y Boaretto, 1997), que son los herbívoros nativos dominantes en la zona neotropical y se consideran un componente fundamental de la conformación de los diferentes ecosistemas de Sudamérica (Cherrett, 1989; McNaughton, Sala y Oesterheld, 1993). Durante el forrajeo, las obreras cortan vegetales para cultivar un hongo simbiote del que se alimenta toda la colonia (Weber, 1972). Debido a este particular hábito de alimentación, las hormigas cortadoras causan serios perjuicios al sector agrícola y forestal, y son consideradas la plaga agrícola más importante de la zona neotropical (Cherrett, 1986). Las pérdidas para cualquier tipo de cultivo recién implantado pueden ascender hasta el 100% (Fowler *et al.*, 1990). Cálculos realizados estiman que se pierden entre el 14 y el 14,5% de árboles por hectárea en el caso de *Eucalyptus* y *Pinus*, llegando a pérdidas del 40% de árboles recién plantados (Forti y Boaretto, 1997; Montoya-Lerma *et al.*, 2012; Pérez *et al.*, 2011).

Debido a los grandes perjuicios que ocasionan, las hormigas cortadoras han sido combatidas con diversos métodos, desde culturales hasta químicos.

1 *Cita recomendada:* Bollazzi, M., Katzenstein, G., y Sabattini, J. (2023). Efecto del sombreado de los montes forestales sobre la comunidad de hormigas cortadoras del género *Acromyrmex*: consecuencias para el manejo de plagas. En: A. Brazeiro (Ed.), *Biodiversidad en paisajes forestados de Uruguay* (pp. 177-194). Montevideo: Universidad de la República.

El control químico es el más difundido, y tradicionalmente se basaba en la aplicación de hormiguicidas líquidos, en polvo, gases, y termonebulización (Della Lucia, 1993; Forti y Boaretto, 1997). Sin embargo, la aplicación de cebos tóxicos se ha mostrado como el método más eficiente y el que exhibe los menores niveles de contaminación comparativos (Bollazzi, Moreira, Forti y Roces, 2014), y no han podido ser substituidos a pesar de ingentes esfuerzos para desarrollar alternativas basadas en control biológico con entomopatógenos, utilización de repelentes, o su substitución por extractos botánicos (De Britto *et al.*, 2016; Della Lucia *et al.*, 2014). Los cebos tóxicos consisten en una mezcla de un substrato base, que resulta atractiva para las obreras, y un ingrediente activo (IA). El cebo es aplicado de dos formas:

1. De forma localizada en los caminos de forrajeo de la colonia, de donde las obreras lo toman y transportan dentro de la colonia. Este método requiere que cada nido se localice y es practicable solo en caso de que los nidos sean fácilmente visibles, al exhibir estructuras sobre la superficie del suelo, y que el área a tratar sea de reducidas dimensiones.
2. De forma sistemática, en la cual no se buscan los nidos, sino que el cebo se aplica de forma uniforme en toda la superficie a controlar, colocándolo en dosis de cinco a diez gramos separados de manera equidistante, que se define en función de la cantidad máxima de cebo que se desee aplicar por hectárea.

Como en todo programa de manejo integrado de plagas, la estrategia a aplicar puede ir desde la tolerancia, en la cual se acepta la presencia de la plaga, a la implementación de una táctica de manejo tendiente a reducir su nivel poblacional, si el número de individuos es mayor al límite tolerable. De esta forma, si se pretende mantener el uso de cebos hormiguicidas para el control de hormigas cortadoras a niveles reducidos, esto puede lograrse, primero, de forma cualitativa, decidiendo sobre la base de un criterio determinado, si se controla o no, y, segundo, de forma cuantitativa cuando ya se ha tomado la decisión de controlar, mediante la reducción de la dosis utilizada.

La decisión cualitativa de controlar (sí o no) viene dada por dos parámetros. Primero, al saber si las especies que existen en el predio efectivamente cortan, si cortan hojas de latifoliadas, si prefieren gramíneas o si solo son recolectoras. En muchos casos, las especies de un predio no son cortadoras o son recolectoras o cortadoras exclusivas de pastos, lo que no ameritaría el control, ya que no representarían un problema durante la plantación (Figura 1). Segundo, al establecer el nivel de daño mínimo aceptable, el cual viene relacionado con una densidad crítica de las especies que en efecto cortan hojas. En el caso de las hormigas cortadoras, el área mínima de forrajeo se relacionaría de forma directa con el diámetro de un círculo imaginario cuyo perímetro está delimitado por los extremos de sus caminos de forrajeo, ya

que las hormigas cortadoras son «central-place foragers» (Bollazzi y Roces, 2011; Roces y Bollazzi, 2009). A modo de ejemplo, esa área máxima de forrajeo es de alrededor de 1460m² y de 1137m² para las especies *Acromyrmex lundii* y *Acromyrmex heyeri* respectivamente (Tabla 1).

Estos ejemplos de especies de Uruguay concuerdan con otros estudios sobre *Acromyrmex* para la región, como ser en *Acromyrmex rugosus*, *Acromyrmex crassispinus*, *Acromyrmex lundii* y *Acromyrmex heyeri*, donde las áreas máximas de forrajeo van desde 542 hasta 2000m² (Fowler *et al.*, 1986). La extrapolación del daño producido por las hormigas, partiendo desde el área de forrajeo se puede hacer al asumir que todas las plantas en el área serán atacadas. Es de destacar que estudios de daño han constatado que, en plantaciones de pinos con cuatro nidos por hectárea, el 24% de las plantas fueron defoliadas por hormigas cortadoras del género *Acromyrmex* (Nickele *et al.*, 2012), lo que resulta en un área de ataque promedio de poco más de 600m² por colonia, lo que sería el área real de ataque. Esto pone de manifiesto que el ejemplo del área de forrajeo potencial máximo como se presenta en la Tabla 1, abarca confiablemente el área real de ataque. De esta forma, se puede concluir que un solo nido adulto de *Acromyrmex* puede provocar daños del entorno del 11 al 14%/ha de los plantines de *Pinus* o *Eucalyptus* en la fase de plantación. Así, si se estipula un nivel de daño aceptado de 5%, la densidad crítica estaría dada por alrededor de 0,3 nidos/ha. Sin embargo, restaría responder cual sería el daño potencial real, el cual dependería del número de hormigueros promedio por hectárea que se encuentran en las plantaciones de *Eucalyptus*.



Figura 1. Izquierda: ejemplar de *Acromyrmex lundii*, especie de hormiga cortadora de hojas. Nótese la presencia de cuatro pares de espinas (en la foto solo se observan las espinas izquierdas de cada par). Esta característica permite distinguir a las hormigas cortadoras de hojas de otras especies de hormigas no cortadoras. Derecha: ejemplar de *Camponotus rufipes*, especie de hormiga común en Uruguay, pero que no es cortadora, nótese la ausencia de espinas en el tórax.

Fuente: Foto *A. lundii*: from www.antweb.com, April Nobile, casent173797. *C. rufipes*: from www.antweb.com, April Nobile, casent173444.

Tabla 1. Número medio de caminos, longitud del camino más largo y área de forrajeo (\pm desvío estándar), para 20 nidos adultos de *Acromyrmex lundii* y *Acromyrmex heyeri* en la zona de Cerro Colorado, Florida.

Especie	Número de caminos	Longitud del camino más largo (m)	Área de forrajeo (m ²)
<i>A. lundii</i>	3,09 (1,13)	20,11 (7,34)	1460,16 (877,25)
<i>A. heyeri</i>	2,85 (1,02)	17,95 (6,46)	1137,43 (782,48)

Fuente: elaboración propia.

Efectos del sombreado de los montes sobre la comunidad de hormigas cortadoras y su manejo

Para responder cual sería el nivel de daño real al momento de la plantación se debe considerar cual es la historia de uso previa del predio, la cual determina la composición de especies y sus densidades poblacionales. De esta forma, se pueden diferenciar dos situaciones: a) predios que no fueron forestados previamente y son plantados en primer turno y b) predios que son reforestados en segundo o tercer turno de plantación. Estas dos categorías tienen un efecto en una variable de importancia para la sobrevivencia de las especies de *Acromyrmex*, el sombreado a nivel del suelo. Ya se conoce que, para Sudamérica, las especies del género *Acromyrmex* tienden a nidificar en áreas expuestas al sol, praderas de tapiz vegetal bajo, cuanto mayor sea la latitud (Bollazzi, Kronenbitter y Roces, 2008; Bollazzi y Roces, 2010). O sea que para el rango de latitud en el que se encuentra Uruguay se esperaría que la mayoría de las especies ocurran en áreas abiertas. De esta forma, se puede hipotetizar que en un campo natural que se planta por primera vez, el nivel poblacional va a ser más alto que en un predio ya forestado, que estuvo sombreado por un período mínimo de ocho años de manera continua. En esta última situación habría que considerar la densidad al final del turno (momento precosecha) y como esta afectaría al sombreado, ya que las plantaciones con destino a pulpa culminan con una densidad de más de 900 árboles/ha y las que tienen destino madera de calidad terminan con cerca de 250 árboles/ha. Otro factor por considerar durante la situación en la cual se plantea una replantación sobre un predio previamente cosechado es la duración del período interturno, o sea el tiempo que transcurre entre la cosecha y la plantación. En este período se restablece la condición de ausencia de sombra, lo cual puede determinar que se dé un incremento poblacional de las especies de *Acromyrmex*. En conclusión, en las plantaciones forestales, ciertos factores ambientales relacionados a variables silviculturales

pueden influir en la densidad de colonias de hormigas cortadoras del género *Acromyrmex* que encontraremos antes de la plantación, ya sea en el primer turno o en replantación en los sucesivos turnos. Sin embargo, el factor ambiental sombreado solo ejercería un efecto supresor de las poblaciones en aquellas especies que son susceptibles a este. En Uruguay, la mayoría de las especies de *Acromyrmex* de importancia forestal (*A. lundii*, *A. heyeri* y *A. lobicornis*) se consideran intolerantes al sombreado por ser de áreas abiertas y con un tapiz vegetal bajo, sin embargo, para el caso de *A. crassispinus* se la cita asociada a montes nativos en ecosistemas no forestados (Bollazzi *et al.*, 2008; Bonetto, 1959).

De esta forma, esta interacción entre las variables silviculturales que afectan el sombreado a nivel del suelo y el grado de susceptibilidad que las diferentes especies de *Acromyrmex* exhiben ante este, parece ser determinante para los niveles poblacionales que las comunidades de *Acromyrmex* alcanzarían o, lo que es lo mismo, en el potencial como plaga de *Acromyrmex* al afectar en forma directa la densidad de nidos por hectárea. Más aún, si el sombreado afecta negativamente a todas las especies del género, tanto en reducir su número como en afectar su distribución a la escala predio, esto tendría efectos destacables sobre el manejo mediante aplicación de cebos (Tabla 1).

Debido a que el sombreado de los rodales de *Eucalyptus* puede tener un importante efecto sobre las densidades de colonias de *Acromyrmex*, en este trabajo se presenta una serie de resultados que muestran cual es la relación entre sombreado, densidad y distribución de colonias de *Acromyrmex* tanto en su evolución desde un control en plantación, como en la caracterización en montes adultos.

Tabla 2. Interacción entre variables silviculturales y manejo de la población de *Acromyrmex*.

Factores	Variables / características	Objetivo	Efecto sobre el manejo de <i>Acromyrmex</i>
El incremento de la población en los períodos interturno depende de:	La duración del período interturno.	a) Conocer cuál es la ventana temporal libre de colonias luego de la cosecha.	Se podría evitar el control reduciendo el período interturno antes de que se alcance el momento en el cual se recupera la población.
El nivel poblacional que esté presente al momento de la plantación depende de:	a) variables silviculturales: primera plantación o replantación, como cantidad de turnos previos o destino de producción, celulosa/calidad, y su efecto en el sombreado a nivel del suelo	b) Determinar la densidad de hormigueros al final del turno previo en función de variables silviculturales, y c) determinar la posición de las colonias en los rodales: si se ubican en bordes soleados o en el centro sombreado	Si las colonias de <i>Acromyrmex</i> no sobreviven dentro de los rodales debido al sombreado se podría reducir el uso de cebos, ya que solo se debería controlar a las colonias que se distribuyen en los bordes.
	b) características de las hormigas cortadoras: la mayor tolerancia que exhiben algunas especies al sombreado.	d) Determinar la sobrevivencia diferencial de las especies de <i>Acromyrmex</i> al final del turno previo, y e) determinar las regiones del país donde tanto las especies tolerantes como susceptibles al sombreado tienen mayor probabilidad de ocurrir	Si todas las especies de <i>Acromyrmex</i> en las diferentes regiones del país son susceptibles al sombreado, entonces se podría establecer como regla general un control en borde al final del turno (pre cosecha), lo cual redundaría en una menor utilización de cebo.

En cada momento de plantación la población efectiva de cortadoras dependerá de dos factores, que se correlacionan con variables/características silviculturales y de biología de las hormigas cortadoras, los cuales determina objetivos de investigación, para así determinar las acciones posibles de manejo.

Fuente: Elaboración propia.

Métodos

Determinación de los niveles poblacionales en los rodales y en el período interturno

Como se dijo antes, y aunque en Uruguay la mayoría de las especies de *Acromyrmex* serían intolerantes al sombreado, la cuantificación del porcentaje de rodales que pueden ser colonizados por especies tolerantes al sombreado al final del turno es de crucial importancia. Si en la mayoría de los casos existen poblaciones de *Acromyrmex* dentro de los rodales, y esos niveles alcanzan la densidad crítica, no se podría efectuar un control focalizado en el borde (Tabla 2), sino que se debería controlar toda la superficie a plantar en el próximo turno. Por lo tanto, se procedió a cuantificar los niveles poblacionales de *Acromyrmex* en rodales de Eucalyptus de más de cuatro años en todo el país. Para cuantificar los niveles poblacionales al final del turno, así como la composición de especies y su posición en el rodal (centro o borde) se hicieron 68 censos poblacionales en rodales de Eucalyptus de más de 4 años hasta la precosecha (10 a 12 años). Estos censos fueron aplicados en todo el país, dividiéndose en tres regiones: 1) Sierras, en el eje de la ruta 7 entre Cerro Colorado y Santa Clara del Olimar (27 rodales); 2) Norte, en el eje de la ruta 5 en Tacuarembó y Rivera (16 rodales), y 3) Litoral, en los ejes de las rutas 3, 24, 25 y 90 entre Andresito y Chapicuy (23 rodales) (Figura 2). En estos sitios se seleccionaron parcelas de 0,5 ha (70 × 70 m) que contenían por lo menos un borde en el lado norte más expuesto como forma de incluir el efecto borde debido al acceso a la radiación solar. Asimismo, al menos dos bordes de la parcela debían estar orientados al interior del rodal, de forma que se incluyera el interior sombreado. En cada parcela se contaron y georreferenciaron todas las colonias de hormigas cortadoras dentro del rodal, y se registraron las especies y la posición relativa: 1) centro o 2) borde (3 filas, 9-10 m).



Figura 2. Localización de los rodajes en los que se realizaron los 68 censos poblacionales de *Acromyrmex* en las tres regiones: litoral, norte y sierras.

Fuente: elaboración propia.

El control en replantación se justificaría cuando el tiempo interturno llegó a una duración que permitió la recuperación de las poblaciones de hormigas cortadoras y que estas alcanzaran la densidad crítica más allá de la cual se justificaría el control. Por lo tanto, se procedió a determinar el tiempo interturno mínimo necesario para que las poblaciones de cortadoras lleguen a un nivel crítico que justifique el control partiendo desde un nivel poblacional *ceró* a consecuencia de un control con alto nivel de eficiencia. Para ello, se procedió a la instalación de seis parcelas en la zona de Cerro Colorado, Florida, en las cuales se monitoreó la dinámica poblacional y la distribución de las colonias de *Acromyrmex*. Primero, se seleccionaron parcelas en predios donde se hubieran hecho controles en condiciones normales de operativa por parte de las empresas. Luego del control, se procedió a verificar la efectividad de este, para luego censar el número de colonias, su posición en el rodal y la especie para cada estación del año desde la primavera de 2017 hasta el otoño de 2019. La tabla 3 describe las seis parcelas y especifica las fechas de control, área, posición y las características al momento del inicio de los censos de repoblamiento.

Tabla 3. Descripción de las parcelas A, B, C, D, E y F para los censos de repoblamiento interturno

Parcela	Localización	Tapiz vegetal	Área (ha)	Fecha de control	Número de nidos	Densidad de nidos (n.º/ha)
A	33°49.090' S 55°29.070' W	<i>E. globulus</i>	7,4	primavera 2013	16	2,16
B	33°54.144' S 55°35.480' W	<i>E. globulus</i>	4,4	otoño 2015	33	7,50
C	33°53.529' S 55°35.264' W	<i>E. globulus</i>	1,7	otoño 2015	16	9,41
D	33°54.224' S 55°35.560' W	campo	6,0	otoño 2015	26	4,33
E	33°50.830' S 55°29.409' W	<i>E. globulus</i>	15,7	verano 2017	50	3,18
F	33°82.017' S 55°48.767' W	<i>E. grandis</i>	1,42	verano 2018	6	4,23

Fuente: elaboración propia.

Resultados

Nivel poblacional y distribución de las colonias de *Acromyrmex* en montes de *Eucalyptus*

La probabilidad de que en un rodal mayor a cuatro años ocurran colonias de *Acromyrmex* es de aproximadamente un 68% (en 46 rodales sobre un total de 68), registrándose la presencia de *A. crassispinus*, *A. ambiguus* y *A. heyeri*. La especie predominante en todas las regiones fue *Acromyrmex crassispinus*, la cual, hoy en día, puede ser considerada la especie más problemática dentro del género *Acromyrmex* debido a su presencia dentro de los rodales (Figuras 3 y 4, Tabla 4). Tanto para las zonas Litoral, Norte y Sierras no solo el porcentaje de parcelas con presencia de *A. crassispinus* fue el mayor comparado con otras especies, sino que además también lo fue el número de colonias encontrado dentro de las parcelas (Tabla 4). Al considerar su distribución en los rodales, se observa con claridad que más del 80% de las colonias se encuentran en el centro de estos, evidenciando una alta tolerancia al sombreado. La zona Norte del país puede ser considerada la región que presentaría más dificultades para el control, ya que suma la presencia de *A. ambiguus* dentro

de los rodales (Tabla 4). Aunque en menor medida que a *A. crassispinus*, en *A. ambiguus*, el 75% de las colonias ocurren en el centro. La composición de especies de *Acromyrmex* en los rodales se completa con la presencia de *A. heyeri*. Sin embargo, se diferencia respecto a las otras dos especies de *Acromyrmex* en que se la encuentra mayormente en el borde de los rodales (83% de los casos) (Figura 4 y Tabla 4). A su vez, la densidad en rodales con presencia de *Acromyrmex* supera con amplitud los niveles críticos de 0,3 nidos/ha para promediar los casi 8 nidos/ha y llegar incluso a 11 nidos/ha en los rodales censados en la zona norte del país (Figura 5). El conjunto de datos indica que, a pesar del sombreado persistente, al final del turno la mayoría de los rodales de *Eucalyptus* de todo el país cuentan con presencia de al menos una especie de *Acromyrmex*, alcanzando niveles poblacionales que justificarían su control, debiéndose proceder a la aplicación de cebo para su control en toda la superficie a plantar en el próximo turno.

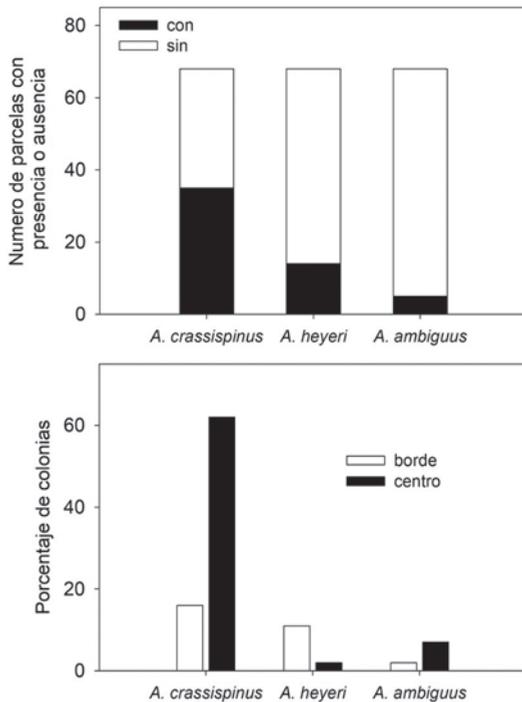


Figura 3. Arriba: Número de parcelas con presencia (negro) o ausencia (blanco) de colonias de *Acromyrmex crassispinus*, *A. heyeri* o *A. ambiguus*. La proporción de presencias y ausencias es significativamente diferente entre las diferentes especies ($X^2 = 21,99$; $P < 0,01$). Abajo: Porcentaje de colonias de las tres especies que se distribuyeron en el borde o en el centro de los rodales (abajo) La proporción centro/borde es muy diferente entre las especies ($X^2 = 12,7$; $P < 0,01$).

Fuente: elaboración propia.

Tabla 4. Número de rodales con presencia/ausencia de colonias de *Acromyrmex* y localización de las colonias dentro de estos (centro/borde) en función de la especie

Región	Número de rodales con presencia o ausencia de <i>Acromyrmex</i>		Número de colonias de <i>Acromyrmex</i> en el centro o borde de los rodales con presencia					
			A. crassispinus		A. heyeri		A. ambiguus	
	ausencia	presencia	centro	borde	centro	borde	centro	borde
TOTAL	22	46	110	28	4	19	12	4
Litoral	10	14	53	8	2	0	0	0
Norte	4	12	34	8	2	7	12	4
Sierras	8	20	23	12	0	12	0	0

Fuente: elaboración propia.



Figura 4. Nidos de *Acromyrmex heyeri* y de *Acromyrmex crassispinus*. Derecha: nido de *Acromyrmex heyeri* en un pastizal aledaño a plantaciones de Eucalyptus (Guichón, Paysandú), una especie intolerante al sombreado. Izquierda: nido de *Acromyrmex crassispinus* en un rodal de Eucalyptus (Tres Bocas, Río Negro), una especie tolerante al sombreado. Escala: 20 cm.

Fuente: Fotos personales de los autores.

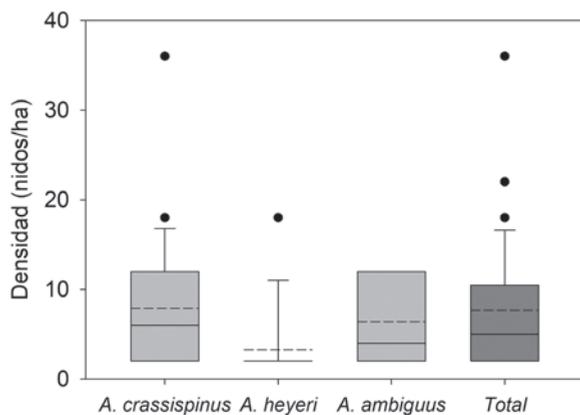


Figura 5. Densidad de hormigueros de las diferentes especies de *Acromyrmex* presentes en los rodales para todas las regiones del país y promedio total para todas las especies en las tres regiones. La línea punteada representa la media. Comparación entre especies mediante prueba de Kruskal-Wallis de una vía (también conocido como ANOVA no paramétrico): $H_2 = 8,88$; $P = 0,011$.

Fuente: elaboración propia.

Repoblamiento por *Acromyrmex* luego de un control

La Figura 6 muestra el porcentaje de recuperación de la población de hormigas cortadoras en función del tiempo transcurrido desde el control, viéndose que la recuperación aumenta con el tiempo, y que, a medida que transcurren los meses, las poblaciones tienden a alcanzar el valor que había al momento del control, excepto para el sitio E. La Tabla 5 muestra los valores obtenidos al momento del último censo para cada parcela. Los resultados muestran que se puede alcanzar el nivel poblacional previo al control, luego de tres a cuatro años (censos D en 34 meses y A en 51 meses), con valores mayores al 90%. Sin embargo, la recuperación ocurre de manera más rápida en el caso donde no se replantó y se dejó sin reforestar (ensayo D) que dentro del monte (restantes ensayos). En el caso de las mediciones a los 34 meses en los ensayos reforestados B y C se ve la misma situación: la recuperación es más lenta que en el ensayo D donde no se reforestó. En los muestreos del momento de la erradicación había ocurrido entre uno y dos años antes, entre 12 y 25 meses (ensayos E y F), los niveles de recuperación de la población llegaron a alcanzar valores de entre 33 y 36%. En todos estos casos la densidad poblacional sobrepasó el nivel poblacional crítico que justificaría el control, asumido como un 5% y representado por una densidad de 0,3 nidos/ha (Tabla 3). Cuando se tiene en cuenta las especies responsables del repoblamiento se puede ver que *A. heyeri* repobló en su mayoría los bordes de los rodales, mientras que *A. crassispinus*

fue encontrada mayormente en el centro de estos (Tabla 5). En general, la tendencia indica que el punto de inflexión en la tendencia de incremento se da recién a los treinta meses, pasándose ya a la fase de recuperación de la población de nidos (más allá del 50%) (Figura 6).

En resumen, los resultados muestran que los niveles poblacionales que justificarían un control se recuperan a los doce meses desde el control, aún en situaciones con sombreado por la presencia de un monte. Asimismo, se constató que, el 50% del nivel poblacional previo al control se recupera antes de los tres años luego del control, ocurriendo que una recuperación total se puede dar a partir de los cuatro años. A su vez, los resultados muestran que el sitio de repoblamiento (centro o borde) depende de la especie de hormiga cortadora, estando *A. crassispinus* en el centro y *A. heyeri* mayormente en el borde.

Tabla 5. Recuperación del número de colonias de *Acromyrmex* para las diferentes parcelas, abril de 2019

Parcela	Meses desde el control al último censo	<i>A. crassispinus</i>		<i>A. heyeri</i>		Total de nidos	nidos/ha	Recuperación porcentual
		Centro	Borde	Centro	Borde			
A	51	9	5	0	1	15	2,03	93,8
B	34	0	1	1	21	23	5,23	69,7
C	34	0	0	0	9	9	5,29	56,3
D	34	0		24		24	4,00	92,3
E	25	13	1	1	3	18	1,15	36,0
F	12	2	0	0	0	2	1,41	33,3

Composición de especies, posición en el rodal, total de nidos, densidad y porcentaje de recuperación respecto al momento anterior al control.

Fuente: elaboración propia.

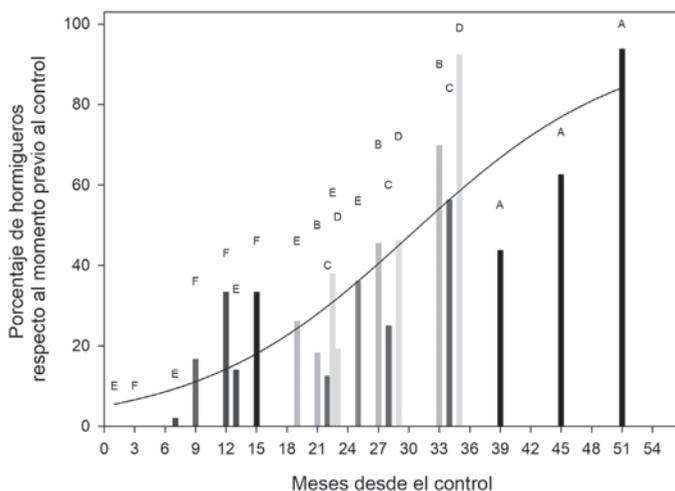


Figura 6. Porcentaje de hormigueros (barras) respecto al momento del control en las diferentes parcelas de repoblamiento (A-F, Tabla 3) en función de los meses desde el control. Cada parcela fue censada en seis oportunidades en el período de estudio: otoño de 2017, primavera de 2017, otoño de 2018, primavera de 2018, verano de 2019 y otoño de 2019. La línea continua representa la regresión no lineal ajustada: porcentaje = $95,67 / (1 + \exp(-(meses - 30,26) / 10,45))$; $R^2 = 0,74$; $P < 0,01$.

Fuente: elaboración propia.

Conclusiones

El sombreado de los rodales adultos de *Eucalyptus* tiene un importante efecto sobre las densidades y la distribución de las colonias de *Acromyrmex*. Aunque la mayoría de los montes (70%) alojan colonias de tres especies de *Acromyrmex*, estas están ausentes de un porcentaje considerable de rodales (30%). Cuando están presentes, el efecto del sombreado provoca que solo algunas especies sobrevivan, y es *A. crassispinus* la especie más frecuente. Es de destacar la ausencia de especies muy comunes en todo el país como *A. lundii* y *A. lobicornis*, así como la baja presencia de *A. heyeri*.

Al considerarse el potencial de daño por la presencia de *Acromyrmex* en los rodales, se puede decir que sobrepasan ampliamente los niveles críticos con una densidad cercana a los 8 nidos/ha, cuando la densidad crítica es de 0,3 nidos/ha. De esta forma se puede concluir que, aunque el sombreado tiene un efecto supresor de las poblaciones de algunas especies de *Acromyrmex*, este no se evidencia para *Acromyrmex crassispinus*, que parece ser la más tolerante al sombreado. Por lo tanto, la eliminación de los controles, o incluso la implementación de un control solo en el borde de los rodales al finalizar

el turno, no puede ser recomendada como regla general. Sin embargo, resta conocer cuáles son las variables que determinan que un 30% de los rodales no tengan presencia de ninguna especie de *Acromyrmex*. Al considerarse la recuperación de las poblaciones de *Acromyrmex* luego de un control, se evidencia que se llega a una densidad crítica luego de nueve a doce meses, aún en condiciones de sombreado. Además, se evidencia que los niveles poblacionales se recuperan a partir de los tres años, un plazo menor a la duración total del turno, de alrededor de once años, lo que evidencia que, aunque los controles provocan una erradicación local de la comunidad de especies de *Acromyrmex*, este impacto se disipa con el tiempo y las poblaciones estarían completamente recuperadas al final del turno.

Agradecimientos

A las empresas agrupadas en la Sociedad de Productores Forestales (SPF) por permitir la realización de los censos en sus predios. Al Comité de Sanidad de la SPF por el soporte para su ejecución, en especial a la Ing. Agr. Andrea Regusci y al Ing. Agr. Jorge Martínez Haedo.

Bibliografía

- BOLLAZZI, M., KRONENBITTER, J., y ROCES, F. (2008). Soil temperature, digging behaviour, and the adaptive value of nest depth in South American species of *Acromyrmex* leaf-cutting ants. *Oecologia*, 158, 165-175.
- BOLLAZZI, M., MOREIRA, S., FORTI, L. C., y ROCES, F. (2014). Efficiency and soil contamination during underground application of insecticides: control of leaf-cutting ants with thermal foggers. *Journal of Pest Science*, 87, 181-189.
- BOLLAZZI, M., y ROCES, F. (2010). The thermoregulatory function of thatched nests in the South American grass-cutting ant *Acromyrmex heyeri*. *Journal of Insect Science*, 10, 1-17. Recuperado de <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3016983/>
- BOLLAZZI, M., y ROCES, F. (2011). Information needs at the beginning of foraging: grass-cutting ants trade off load size for a faster return to the nest. *Plos ONE*, 6, e17667. Recuperado de <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0017667>
- BONETTO, A. A. (1959). Las hormigas «cortadoras» de la provincia de Santa Fé (Géneros: *Atta* y *Acromyrmex*). Santa Fe: Ministerio de Agricultura y Ganadería.
- CHERRETT, J. M. (1986). History of the leaf-cutting ant problem. En: C. S. LOFGREN y R. K. VANDER MEER (Eds.), *Fire Ants and Leaf-Cutting Ants - Biology and Management* (pp. 10-17). Boulder: Westview Press.
- (1989). Leaf-cutting ants. En: H. LIETH y M. J. A. WERGER (Eds.), *Tropical Rain Forest Ecosystems - Biogeographical and Ecological Studies*. Vol. 2 (pp 473-488). Amsterdam: Elsevier.
- DE BRITTO, J. S., FORTI, L. C., DE OLIVEIRA, M. A., ZANETTI BONETTI, R. FILHO, WILCKEN, C. F., COLA ZANUNCIO, J., LOECK, A. E., ... DA SILVA CAMARGO, R. (2016). Use of alternatives to PFOS, its salts and PFOSF for the control of leaf-cutting ants *Atta* and *Acromyrmex*. *International Journal of Research in Environmental Studies*, 3, 11-92. doi.org/10.33500/ijres.2016.3.002
- DELLA LUCIA, T. M. C. (1993). *As Formigas Cortadeiras*. Minas Gerais: Viçosa.
- DELLA LUCIA, T. M. C., GANDRA, L. C., y GUEDES, R. N. (2014). Managing leaf-cutting ants: peculiarities, trends and challenges. *Pest management science*, 70, 14-23.
- FORTI, L. C., y BOARETTO, M. A. C. (1997). *Formigas Cortadeiras - Biología, Ecología, Danos e Controle*. San Pablo: Governo do Estado. Recuperado de http://www.biológico.sp.gov.br/uploads/files/pdf/prosaf/apostilas/formigas_cortadeiras.pdf
- FOWLER, H. G., PEREIRA-DA-SILVA, V., FORTI, L. C., y SAES, N. B. (1986). Population dynamics of leaf-cutting ants: A brief review. En: C. S. Lofgren y R. K. Vander Meer (Eds.), *Fire Ants and Leaf-Cutting Ants - Biology and Management* (pp 123-45). Boulder: Westview Press.
- FOWLER, H. G., BERNARDI, J. V. E., DELABIE, J. C., FORTI, L. C., y PEREIRA-DA-SILVA, V. (1990). Major ant problems of South America. En: R. K. Vander Meer y K. Jaffé (Eds.), *Applied Myrmecology - A World Perspective* (pp 3-14). Boulder: Westview Press.
- McNAUGHTON, S. J., SALA, O. E., y OESTERHELD, M. (1993). Comparative ecology of African and South American arid to subhumid ecosystems. En: P. GOLDBLATT (Ed.), *Biological relationships between Africa and South America* (pp 548-567). New Haven: Yale University Press.

- MONTOYA-LERMA, J., GIRALDO-ECEVERRI, C., ARMBRECHT, I., FARJI-BRENER, A. G., y CALLE, Z. (2012). Leaf-cutting ants revisited: towards rational management and control. *International Journal of Pest Management*, 58, 225-247.
- NICKELE, M., REIS-FILHO, W., BATISTA, E., TADEU, E., CALDATO, N., y STRAPASSON, P. (2012). Leaf-cutting ant attack in initial pine plantations and growth of defoliated plants. *Pesquisa Agropecuária Brasleira*, 47(7), 892-899.
- PÉREZ, P., CORLEY, J., y FARJI-BRENER, A. G. (2011). Potential impact of the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis* on conifer plantations in northern Patagonia, Argentina. *Agriculture and Forest Entomology*, 13, 191-196. Recuperado de <http://www.liho.com.ar/liho/wp-content/uploads/2018/06/Perez-Corley-farji-Brener-AgForestEntomol2011.pdf>
- ROCES, F., y BOLLAZZI, M. (2009). Information transfer and the organization of foraging in grass- and leaf-cutting ants. En: S. JARAU Y M. HRNCIR (Eds.), *Food exploitation by social insects, ecological behavioral and theoretical approaches* (pp. 251-264). Boca Ratón: CRC Press.
- WEBER, N. A. (1972). *Gardening Ants - The Attines*. Philadelphia: The American Philosophical Society.

Mapa de vulnerabilidad de la biodiversidad a la forestación: una herramienta para el ordenamiento y gestión ambiental del territorio¹

ALEJANDRO BRAZEIRO Y FEDERICO HARETCHE

Introducción

La actividad forestal ha crecido fuertemente durante los últimos treinta años, convirtiéndose en una de las principales actividades económicas del país (capítulo 1). El potencial de desarrollo del sector es aún importante si se considera que hacia finales de 2023 podríamos tener tres plantas de pulpa de celulosa operando en el país (capítulo 1). En este escenario, es altamente probable que la forestación continúe expandiéndose sobre nuevos territorios y pueda afectar áreas naturales/seminaturales de valor ecológico para el país.

En tal sentido, contar con un instrumento de gestión que oriente la expansión de la actividad forestal hacia territorios de menor relevancia ecológica, evitando aquellas áreas clave para la conservación, sería fundamental para avanzar en el ordenamiento territorial sustentable de la forestación. En este capítulo, se desarrolla un mapa de vulnerabilidad de la biodiversidad a la actividad forestal, dentro del contexto de la Teoría del riesgo (e.g., Villa y McLeod, 2002; De Lange, Sala, Vighi y Faber, 2010), como primera aproximación al tema.

1 *Cita recomendada:* Brazeiro, A., y Haretche, F. J. (2023). Mapa de vulnerabilidad de la biodiversidad a la forestación: una herramienta para el ordenamiento y gestión ambiental del territorio. En: A. Brazeiro (Ed.), *Biodiversidad en paisajes forestados de Uruguay* (pp. 195-204). Montevideo: Universidad de la República.

Aproximación metodológica: bases conceptuales

Dentro del marco teórico desarrollado por Ferdinando Villa y Helena McLeod (2002), la vulnerabilidad ecológica es operativamente definida en este estudio como la susceptibilidad de los ecosistemas a sufrir una degradación de sus valores de conservación, como consecuencia de la implantación de cultivos forestales. Una primera consideración, en este sentido, es que los ecosistemas naturales, y sus especies asociadas, no son susceptibles de igual forma a la implantación forestal, debido a la existencia de restricciones legales y edáfico-ambientales. La Ley Forestal (n.º 15.939 de 1988) protege al bosque indígena, por lo que estos ecosistemas no podrían ser substituidos por plantaciones forestales. En los hechos, esta protección ocurre con claridad en los bosques nítidamente identificables y delimitables, como los ribereños, serranos y de quebrada. Pero sin embargo, los bosques más abiertos, como los bosques parque, corren cierto riesgo de ser afectados debido a las dificultades para su delimitación. Por otro lado, los humedales y zonas de suelo superficial no tienen aptitud para la forestación, por lo que tendrían una baja o nula susceptibilidad. Por tanto, el índice de vulnerabilidad a desarrollar debería ponderar en mayor grado a los ecosistemas que suelen ser substituidos por la forestación (e.g., pastizales medios y altos, y matorrales), y por ende deben considerarse como directamente afectables.

Por otro lado, aquellos ecosistemas *no forestables*, solo podrían ser afectados en forma indirecta, por ejemplo, a través del escurrimiento de agroquímicos, promoción de erosión, invasión de exóticas o afectando la conectividad del paisaje, y por tanto deberían tener una menor ponderación en la construcción del índice.

¿Cómo evaluar la vulnerabilidad de un área? La vulnerabilidad debe ser proporcional al valor de conservación, que está dado por el número de elementos valiosos que el área contenga (De Lange *et al.*, 2010). Así, las áreas que presenten una mayor cantidad de elementos valiosos y susceptibles al riesgo serán más vulnerables.

Para determinar los indicadores de valor de conservación, se consideraron los objetivos nacionales de conservación, definidos en la Estrategia Nacional de Biodiversidad 2016-2020 (Uruguay, 2016) —que responde a un compromiso asumidos por el país antes la Convención sobre Diversidad Biológica, ratificada en Uruguay por la Ley n.º 16.408—, en la Ley n.º 17.234 de 2000, de creación del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP), y en la Lista de especies prioritarias para la conservación de Uruguay (Soutullo, Clavijo y Martínez-Lanfranco, 2013). Si bien los dos grupos de indicadores seleccionados no agotan todos los objetivos nacionales en la materia, constituyen, sin lugar a duda, temas centrales.

Estos grupos de indicadores son:

1. *Riqueza de especies*: La riqueza de especies es un criterio clásico en estudios de priorización, ampliamente usado a nivel global (Myers *et al.*, 2000) y regional (e.g., Ceballos, Rodríguez y Medellín, 1998; Brazeiro *et al.*, 2008; Brazeiro *et al.*, 2015). Es lógico que el impacto en conservación por recurso invertido sea máximo al invertir en el sitio más rico en especies.
2. *Número de especies prioritarias*: Al considerar a la riqueza total como un indicador, se le está asignando implícitamente el mismo valor a cada especie. Por tanto, este criterio suele ser complementado con la inclusión de otro que atienda por separado a las especies destacadas, ya sea por su vulnerabilidad a la extinción (especies amenazadas) o por su relevancia funcional (e.g., especies focales). En el ámbito nacional, la Dirección Nacional de Medio Ambiente (Dinama), a través del proyecto SNAP, determinó, mediante la consulta a varias instituciones y especialistas, una lista de especies prioritarias para la conservación en el país (capítulo 2). Dentro de las especies prioritarias, se reconocieron aquellas para las cuales la estrategia más apropiada para asegurar su persistencia en el territorio nacional es su inclusión y protección dentro de áreas protegidas. Estas especies serán consideradas en especial a la hora de planificar, gestionar e implementar el SNAP. Asimismo, podrán ser tomadas en cuenta en Evaluaciones de Impacto Ambiental (EIA) (Ley n.º 16.466) y para la planificación ambiental del territorio en el marco de la Ley de Ordenamiento Territorial n.º 18.308.

Otros aspectos para considerar en la evaluación de la vulnerabilidad son los conceptos de *representatividad* y de *complementariedad*. Estos son dos principios centrales dentro de la teoría moderna de priorización espacial para la conservación (Moilanen *et al.*, 2009). En esencia, estos principios implican considerar la heterogeneidad de los valores de conservación, y no en exclusividad los ecosistemas más valiosos globalmente. La idea es que todos los diferentes tipos de valores sean considerados, para lograr una muestra representativa del conjunto global de valores de la región estudiada. En términos concretos, en el caso de los dos indicadores seleccionados en este caso (riqueza y número de especies prioritarias), la aplicación de estos principios implica:

- a. *representatividad*: contemplar la totalidad de las especies del país en la evaluación de la vulnerabilidad del territorio, y no solo los sitios con mayor número de especies.
- b. *complementariedad*: evaluar la vulnerabilidad considerando la contribución de cada sitio al cumplimiento de la meta de representatividad, teniendo en cuenta especies complementarias a las de áreas ya seleccionadas como de alta vulnerabilidad.

Metodología

Se consideraron cuatro indicadores, definidos en la Tabla 1. Los indicadores fueron construidos a partir de la información de los grupos biológicos mejor conocidos del país: anfibios, reptiles, aves, mamíferos y leñosas. Se utilizó la información digital y mapas de distribución potencial de las especies desarrollados por Alejandro Brazeiro *et al.* (2012^a y 2015). En este último trabajo, se presentan mapas de distribución potencial de 833 especies de los grupos indicados (300 leñosas, 48 anfibios, 65 reptiles, 347 aves y 73 mamíferos) construidos sobre la base de casi 60.000 registros de ocurrencia y modelos de uso de hábitat desarrollados por especialistas. Los mapas están construidos tomando como unidad espacial de análisis (resolución espacial) las cuadrículas del Plan Cartográfico Nacional escala 1:50.000, del Servicio Geográfico Militar, de aproximadamente 660km².

Para elaborar el indicador SNAP-TE, se consideró la lista y mapa de distribución de especies prioritarias actualizada a 2009 (Soutullo *et al.*, 2013) para los vertebrados, y en el caso de las leñosas, se usaron los mapas actualizados a 2013 por Federico Haretche. Para construir los indicadores VUL-TE y VULE-TE, se utilizó la información de uso de hábitat por especie, reportada por Brazeiro *et al.* (2015).

Los principios de representatividad y complementariedad fueron aplicados haciendo uso de la propuesta de ecorregionalización de Uruguay (Brazeiro *et al.*, 2015). En este estudio, se determinó que el territorio uruguayo puede dividirse en siete grandes ecorregiones, con atributos geomorfológicos, edáficos y paisajísticos distintivos, y caracterizadas por albergar biotas particulares. Dado que las ecorregiones son en gran medida complementarias en términos de biodiversidad (i.e., especies, ambientes), seleccionando los sitios de mayor vulnerabilidad dentro de cada una de ellas, se contemplará una muestra representativa de todas las especies del país. En tal sentido, cada indicador fue estandarizado dentro de cada ecorregión, de tal forma de variar entre 0 y 1. El valor 0 indica el menor valor de la ecorregión (no necesariamente cero), y 1 el máximo.

Tabla 1. Definición de indicadores usados para el cálculo del índice de vulnerabilidad (IV)

Indicador	Ponderación	Definición	Fuente de información
RIQ-TE	0,1	Riqueza total de especies ¹ estandarizada por ecorregión	Brazeiro <i>et al.</i> (2015)
SNAP-TE	0,3	Número de especies ¹ prioritarias para ingresar al SNAP, estandarizado por ecorregión	Vertebrados (Soutullo <i>et al.</i> , 2013); Leñosas (Haretche <i>et al.</i> , 2013)
VUL-TE	0,2	Número de especies ¹ vulnerables ² estandarizado por ecorregión	Uso de hábitat por especie (Brazeiro <i>et al.</i> , 2015)
VULE-TE	0,4	Número de especies ¹ vulnerables ² exclusivas ³ estandarizado por ecorregión	Uso de hábitat por especie (Brazeiro <i>et al.</i> , 2015)

1: Anfibios, reptiles, aves, mamíferos y leñosas; 2: Especies que habitan ecosistemas vulnerables a la forestación (i.e., praderas medias y altas, arbustales y bosques parque abiertos), ya sea como hábitat principal o secundario; 3. Especies que habitan exclusivamente ecosistemas vulnerables a la forestación.

Fuente: elaboración propia.

Índice de vulnerabilidad

Finalmente se construyó un índice de vulnerabilidad estandarizado por ecorregión (IV), a partir de la integración de los cuatro indicadores definidos (Tabla 1). El cálculo del IV se hizo como una sumatoria ponderada de los indicadores, usando las ponderaciones especificadas en la Tabla 1. Si bien en la construcción del IV se consideraron a todas las especies de los grupos indicadores, se ponderó en forma especial a las prioritarias para el SNAP (0,3), ya que son por definición más vulnerables y tiene mayor riesgo de extinción, además de tener un mayor peso dentro del esquema de certificación ambiental forestal. Las especies vulnerables también tuvieron mayor ponderación que la riqueza total, y en especial las especies vulnerables exclusivas (0,4).

En definitiva, el IV se calculó según la siguiente ecuación:

$$IV = (RIQ_TE \cdot 0,1) + (SNAP_TE \cdot 0,3) + (VUL_TE \cdot 0,2) + (VULE_TE \cdot 0,4)$$

Sobre la base del análisis de la variabilidad del IV, se definieron cuatro categorías de vulnerabilidad (Tabla 2).

Tabla 2. Categorías de vulnerabilidad ecológica a la actividad forestal

Rango IV	Categoría de vulnerabilidad
0-0,30	Bajo
0,31-0,49	Medio
0,50-0,75	Alto
0,76-1,0	Muy Alto

Fuente: elaboración propia.

Resultados y discusión

El mapeo del índice de vulnerabilidad se presenta en la Figura 1 y la evaluación global de los niveles de vulnerabilidad del territorio se muestra en la Tabla 3. Casi un 26% del territorio fue identificado como de vulnerabilidad alta y muy alta, distribuido en las diferentes ecorregiones del país. Analizando la distribución actual de las plantaciones forestales (capítulo 1) respecto a las áreas de muy alta y alta vulnerabilidad, se identificaron altas superposiciones en dos ecorregiones: 1) Cuenca Sedimentaria Gondwánica, en el núcleo forestal Noroeste, dentro de los departamentos de Rivera y Tacuarembó) y 2) Sierras del Este, tanto en el extremo Sur (Maldonado) como en el Norte (Cerro Largo). En estas zonas, la pérdida y modificación de pastizales por las plantaciones forestales podría tener los mayores impactos sobre la biodiversidad. De acuerdo con el escenario futuro (2030) de expansión forestal desarrollado por Brazeiro, Achkar, Toranza y Bartesaghi (2020), el riesgo se incrementaría aún más en estas zonas, así como en sectores de alta vulnerabilidad de la ecorregión Cuenca Sedimentaria del Oeste. En estas zonas donde coincide la alta vulnerabilidad con la concentración forestal, sería prioritario profundizar los monitores de la biodiversidad y los esfuerzos de conservación, en particular, la implementación de áreas de conservación en predios forestales.

Tabla 3. Resultados globales del análisis de vulnerabilidad

Rango IVE	Categoría de vulnerabilidad	Número de cuadrículas y porcentaje del total nacional
0-0,30	Bajo	185 (61,3 %)
0,31-0,49	Medio	39 (12,9 %)
0,50-0,75	Alto	58 (19,2 %)
0,76-1,0	Muy Alto	20 (6,6 %)

Fuente: elaboración propia.

Cabe destacar que el presente índice de vulnerabilidad y mapa asociado se basa en la distribución de especies de vertebrados y plantas leñosas, pero no considera a las especies de herbáceas, de gran relevancia y diversidad en los pastizales del país. Si bien se ha avanzado mucho en el estudio de los pastizales en Uruguay, en su clasificación, mapeo y evaluación, aún no disponemos de una base de datos de distribución espacial por especies, similar a las bases de vertebrados o leñosas. Por lo tanto, para lograr una descripción más completa de la vulnerabilidad de la biodiversidad a la forestación, las herbáceas deberían ser incluidas en próximas actualizaciones de este mapa.

No obstante, a partir del presente mapa ya se podrían deducir algunas pautas orientadas a reducir los efectos de la forestación sobre la diversidad de vertebrados y plantas leñosas:

1. *Zonas de muy alta vulnerabilidad:* sería recomendable que las empresas forestales eviten en lo posible la adquisición de tierras. En el caso de ya tener predios en estas zonas, se debería profundizar los diagnósticos ambientales y los monitoreos de la diversidad. Se debería maximizar los esfuerzos para implementar áreas de conservación, como áreas de alto valor de conservación (AAVC), y áreas representativas (AR), en el marco de la certificación forestal (estándar FSC), cubriendo los diferentes ecosistemas del predio. Asimismo, se debería promover la cooperación con áreas protegidas cercanas incluidas en el SNAP.
2. *Zonas de alta vulnerabilidad:* se debería profundizar los diagnósticos ambientales y monitoreos de la diversidad. Se debería considerar la implementación de AAVC y AR, cubriendo los diferentes ecosistemas del predio.
3. *Zonas de baja-media vulnerabilidad:* hacer diagnósticos ambientales y monitoreos estándares. Se debería considerar la implementación de AR, cuando existan parches de ecosistemas naturales en muy buen estado de conservación.

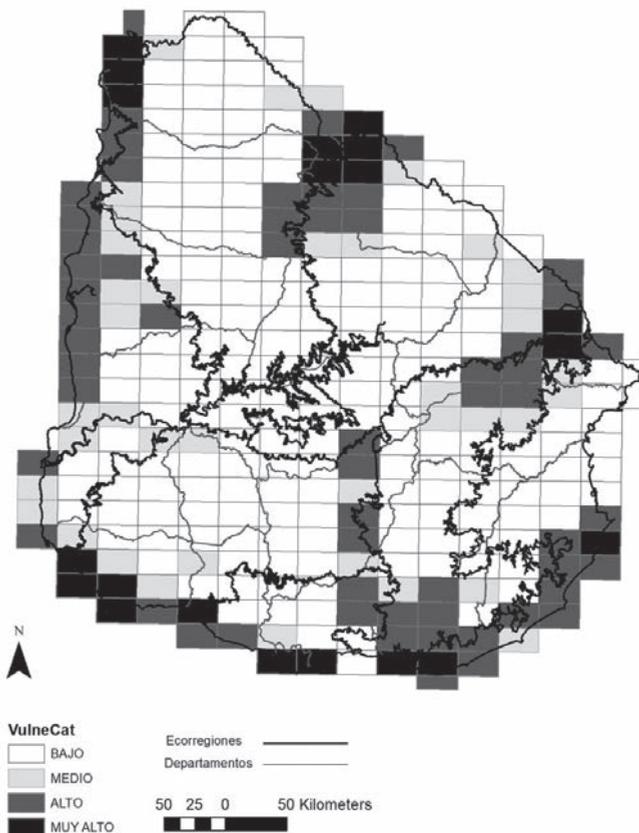


Figura 1. Mapa de vulnerabilidad ecológica de Uruguay.

Fuente: elaboración propia.

Agradecimientos

La idea de este mapa surgió a partir de conversaciones con el Ing. Agr. Horacio Giordano, pensando junto con formas de mejorar la gestión forestal para reducir la probabilidad de generar efectos negativos sobre la biodiversidad, particularmente en aquellas áreas destacadas.

Bibliografía

- BRAZEIRO, A., ACHKAR, M., CANAVERO, A., FAGÚNDEZ, C., GONZÁLEZ, E., GRELA, I., LEZAMA, F., MANEYRO, R., BARTESAGHI, L., CAMARGO, A., CARREIRA, S., COSTA, B., NÚÑEZ, D., DA ROSA, I., y TORANZA, C. (2008). *Prioridades geográficas para la conservación de la biodiversidad terrestre de Uruguay* (pp. 32-26). Proyecto PDT. Montevideo: Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Recuperado de https://www.researchgate.net/publication/326557153_Prioridades_Geograficas_para_la_Conservacion_de_la_Biodiversidad_Terrestre_de_Uruguay#fullTextFileContent
- BRAZEIRO, A., ALDABE, J., HARETCHE, F., CARREIRA, S., GONZÁLEZ, E., MANEYRO, R., MARTÍNEZ, J.A., LOUREIRO, M., y PANZERA, A. (2010). *Base de datos espaciales de Biodiversidad de Uruguay*. Informe Técnico. Convenio MGAP/PPR – Vida Silvestre Uruguay. 48p.
- BRAZEIRO, A., ACHKAR, M., BARTESAGHI, L., CERONI, M., ALDABE, J., CARREIRA, S., DUARTE, A., GONZÁLEZ, E., HARETCHE, F., LOUREIRO, M., MARTÍNEZ, J. A., MANEYRO, R., SERRA, S., y ZARUCKI, M. (2012a). *Distribución potencial de especies de Uruguay: vertebrados y leñosas*. Informe Técnico. Montevideo: MGAP/PPR-Facultad de Ciencias, Universidad de la República/Vida Silvestre Uruguay/Sociedad Zoológica del Uruguay/CIEDUR.
- BRAZEIRO, A., PANARIO, D., SOUTULLO, A., GUTIÉRREZ, O., SEGURA, A. y MAI, P. (2012b). *Clasificación y delimitación de las ecorregiones de Uruguay*. Informe Técnico. Convenio MGAP/PPR-Facultad de Ciencias, Universidad de la República/Vida Silvestre/ Sociedad Zoológica del Uruguay/CIEDUR.
- BRAZEIRO, A., ACHKAR, M., BARTESAGHI, L., CERONI, M., ALDABE, J., CARREIRA, S., DUARTE, A., GONZÁLEZ, E., HARETCHE, F., LOUREIRO, M., MARTÍNEZ, J. A., MANEYRO, R., SERRA, S., y ZARUCKI, M. (2015). Mapeo y base de datos de biodiversidad de Uruguay. En: A. BRAZEIRO (Ed.), *Ecorregiones de Uruguay: biodiversidad, presiones y conservación* (pp. 22-31). Montevideo: Facultad de Ciencias, Universidad de la República/CIEDUR/Vida Silvestre Uruguay/Sociedad Zoológica de Uruguay..
- BRAZEIRO, A., PANARIO, D., SOUTULLO, A., GUTIÉRREZ, O., SEGURA, A., y MAI, P. (2015). Identificación y delimitación de ecorregiones de Uruguay. En: BRAZEIRO, A. (Ed). *Ecorregiones de Uruguay: biodiversidad, presiones y conservación* (pp. 46-59). Montevideo: Facultad de Ciencias, Universidad de la República/CIEDUR/Vida Silvestre Uruguay/Sociedad Zoológica de Uruguay.
- BRAZEIRO, A., ACHKAR, M., TORANZA, C., y BARTESAGHI, L. (2020). Agricultural expansion in Uruguayan grasslands and priority areas for vertebrate and woody plant conservation. *Ecology and Society* 25(1). Recuperado de <https://www.ecologyandsociety.org/vol25/iss1/art15/>.
- CEBALLOS, G., RODRÍGUEZ, P., y MEDELLÍN, R. A. (1998). Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Ecological Applications*, 8, 8-17.
- DE LANGE, H. J., SALA, S., VIGHI, M., y FABER, J. H. (2010). Ecological vulnerability in risk assessment. A review and perspectives. *Science of the Total Environment*, 408(18), 3871-3879.
- HARETCHE, F., MAI, P., y BRAZEIRO, A. (2012). Woody flora of Uruguay: inventory and implication within the Pampean region. *Acta Botanica Brasílica*, 26(3), 537-552.

- MOILANEN A., WILSON, K. A., y POSSINGHAM, H. P. (2009). *Spatial conservation prioritization. Quantitative methods and computational tools*. Nueva York: Oxford University Press.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R. A., MITTERMEIER, C. G., DA FONSECA, G. A. B., y KENT, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853-858.
- SOUTULLO, A., CLAVIJO, C., y MARTÍNEZ-LANFRANCO, J. A. (Eds.) (2013). *Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares*. Montevideo: SNAP/Dinama, MVOTMA/Dicyt, MEC.
- URUGUAY (1988). Ley n.º 15.939. Ley Forestal – Fondo Forestal – Recursos Naturales. Recuperado de <https://www.impo.com.uy/bases/leyes/15939-1987>
- (1993). Ley n.º 16.408. Aprobación de Acuerdo Internacional – Medio Ambiente. Recuperado de <https://www.impo.com.uy/bases/leyes/16408-1993>
- (1994). Ley n.º 16.466. Ley de Evaluación del Impacto Ambiental. Recuperado de <https://www.impo.com.uy/bases/leyes/16466-1994>
- (2000). Ley n.º 17.234. Declaración de Interés General. Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Recuperado de <https://www.impo.com.uy/bases/leyes/17234-2000>
- (2008). Ley n.º 18.308. Ley de Ordenamiento Territorial y Desarrollo Sostenible. Recuperado de <https://www.impo.com.uy/bases/leyes/18308-2008/83>
- URUGUAY (2016). *Estrategia nacional de biodiversidad 2016-2020*. Montevideo: Ministerio de Ambiente. Recuperado de <https://www.gub.uy/ministerio-ambiente/politicas-y-gestion/estrategia-nacional-biodiversidad-2016-2020#:~:text=La%20Estrategia%20Nacional%20de%20Biodiversidad,que%20de%20ellos%20se%20derivan>.
- URUGUAY XXI (2013). *Sector Forestal. Oportunidades de inversión en Uruguay*. Recuperado de <http://www.uruguayxxi.gub.uy/wp-content/uploads/2013/01/Sector-Forestal-Uruguay-XXI-Febrero-2013.pdf>
- VILLA, F., y McLEOD, H. (2002). Environmental vulnerability indicators for environmental planning and decision-making: Guidelines and applications. *Environmental Management*, 29, 335-348.

LISTA DE AUTORES

- KARINA ANTÚNEZ. Departamento de Microbiología, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Montevideo, Uruguay.
- MARTIN BOLLAZZI. Unidad de Entomología, Departamento de Protección Vegetal, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- BELÉN BRANCHICCELA. Departamento de Microbiología, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Montevideo, Uruguay.
- ALEJANDRO BRAZEIRO. Grupo Biodiversidad y Ecología de la Conservación, Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- CARLOS A. BRUSSA. Jardín Botánico «Profesor Atilio Lombardo», Montevideo, Uruguay.
- PATRICIA BRUSSA. Grupo Biodiversidad y Ecología de la Conservación, Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- SANTIAGO CARREIRA. Laboratorio de Sistemática e Historia Natural de Vertebrados. Facultad de Ciencias. Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- LORELEY CASTELLI. Departamento de Microbiología, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Montevideo, Uruguay.
- ALEXANDRA CRAVINO. Grupo Biodiversidad y Ecología de la Conservación, Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- SEBASTIÁN DÍAZ-CETTI. Laboratorio de Apicultura, Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, Montevideo, Uruguay.
- PABLO FERNÁNDEZ. Grupo Biodiversidad y Ecología de la Conservación, Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- CAROLINA JORGE. Instituto Superior de Estudios Forestales, CENUR Noreste sede Tacuarembó. Universidad de la República. Tacuarembó, Uruguay.
- FEDERICO HARETCHE. Grupo Biodiversidad y Ecología de la Conservación, Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- CIRO INVERNIZZI. Sección Etología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- GUILLERMO KATZENSTEIN. Unidad de Entomología, Departamento de Protección Vegetal, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- ÁLVARO LABORDA. Sección Entomología, Facultad de Ciencias. Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.
- RAÚL MANEYRO. Laboratorio de Sistemática e Historia Natural de Vertebrados. Facultad de Ciencias. Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- JUAN A. MARTÍNEZ-LANFRANCO. Department of Wildlife, Fisheries and Aquaculture, Mississippi State University, Estados Unidos.
- YAMANDÚ MENDOZA. Sección Etología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- DARREN A. MILLER. Weyerhaeuser Company, Columbus, Estados Unidos.

- MARÍA RUIZ. Grupo Biodiversidad y Ecología de la Conservación, Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay
- JULIÁN SABATTINI. Ecología de Sistemas Agropecuarios, Universidad Nacional de Entre Ríos, Paraná, Argentina.
- ESTELA SANTOS. Sección Etología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay
- MIGUEL SIMÓ. Sección Entomología, Facultad de Ciencias. Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.
- NATALIA VIERA. Departamento de Microbiología, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Montevideo, Uruguay.
- FRANCISCO J. VILELLA. Department of Wildlife, Fisheries and Aquaculture, Mississippi State University, Estados Unidos.

En el debate nacional sobre la sustentabilidad del sector forestal ha dominado la confrontación subjetiva de ideas y preconceptos, con escasa ponderación de fundamentos científicos, en parte debido a la falta de investigación nacional. Por lo tanto, le cabe una gran responsabilidad al sector académico nacional, aportar información científica que pueda alimentar un debate más objetivo y productivo.

El interés y la preocupación por estos temas llevaron a que muchos de los investigadores que contribuyen en este libro hayan presentado sus resultados, experiencias e ideas en el simposio «Biodiversidad en paisajes forestados de Uruguay», en el marco del V Congreso Uruguayo de Zoología (Montevideo, 2018). La mayor parte de los trabajos presentados en este simposio se convirtieron en capítulos de este libro. Nuevos autores, con mucha experiencia de investigación en temas de biodiversidad en establecimientos forestales, se sumaron luego al libro, con aportes valiosos sobre plantas y control de hormigas en paisajes forestados.

El objetivo del presente libro es contribuir a la discusión nacional respecto a los efectos de la forestación sobre la diversidad de Uruguay. Hace foco en los efectos mediados por la sustitución de ecosistemas naturales (principalmente pastizales), por plantaciones forestales.

ISBN: 978-9974-0-1993-5



9 789974 019935