

**PEDECIBA**  
**AREA BIOLOGÍA**  
**TESIS DE MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
**OPCIÓN ECOLOGÍA**

**EVALUACIÓN DE LA GRANIVORÍA EN  
FRAGMENTOS DE UN BOSQUE NATIVO  
(Canelones - Uruguay)**

**Rossana Daniella Bresciano D'Angelis**

**Integración del Tribunal:**  
**Lic. Eduardo Marchesi, Presidente**  
**Dr. Alejandro Brazeiro, Vocal**  
**Dra. Claudia Rodríguez, Vocal**

**Orientadores de la Tesis:**  
**Dra. Alice Altesor y Dr. Javier A. Simonetti**

*Dedicada a Claudio, Valentina y Juan Manuel*

## AGRADECIMIENTOS

A los directivos y funcionarios del Club Banco Hipotecario por permitirme realizar el estudio en el predio. En especial al Ing. Agr. Pablo Zanetta por su apoyo e información aportada.

A mis orientadores Alice y Javier por su apoyo y asesoramiento.

A todos los compañeros de la Unidad de Sistemas Ambientales. A Rodolfo Pedocchi, Gabriela Cruz y Carmen Figarola por su ayuda en el campo y en la preparación de las semillas.

A Beatriz Costa y Federico Haretche, de Facultad de Ciencias por su colaboración y asesoramiento en la identificación de plantas y actividad de campo.

A los bachilleres Pablo, Cecilia, Florencia, Rocío, Paula Altesor y Karen, de Facultad de Ciencias por su ayuda en la instalación del experimento

A Alejandro Schipilov por su asesoramiento en el uso del GPS y posterior procesamiento de los datos.

A Mónica Cadenazzi y Oscar Bentancur por su asesoramiento en el procesamiento estadístico.

A mi familia, a mi padre por oficiar de chofer y planillero, a mi madre por estar siempre.

## APOYOS FINANCIEROS

Programa de Recursos Humanos, CSIC: Pasantía U. de Chile (octubre 1999)

Programa de Recursos Humanos, Beca de Posgrado en Uruguay - CSIC (marzo 2001)

Programa 720, Dirección General de Relaciones y Cooperación, Universidad de la República (marzo 2002).

Programa de Desarrollo de Ciencias Básicas (Peduciba) - Beca de Maestría (agosto 2002)

INDICE	
<b>1) RESUMEN</b>	<b>6</b>
<b>2) INTRODUCCIÓN</b>	<b>7</b>
<b>3) OBJETIVOS</b>	<b>12</b>
3.1) OBJETIVO GENERAL .....	12
3.2) OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....	12
<b>4) HIPÓTESIS Y PREDICCIONES</b>	<b>13</b>
<b>5) MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>14</b>
5.1) SITIO DE ESTUDIO .....	14
5.2) DISEÑO EXPERIMENTAL .....	15
5.2.1) <i>Granivoría</i> .....	15
5.2.2) <i>Vegetación</i> .....	17
5.3) CARACTERÍSTICAS DE LAS ESPECIES VEGETALES .....	18
<b>6) ANÁLISIS DE LOS DATOS</b>	<b>18</b>
6.1) GRANIVORÍA .....	18
6.2) VEGETACIÓN .....	19
<b>7) RESULTADOS</b>	<b>19</b>
7.1) GRANIVORÍA .....	19
7.1.1) <i>Granivoría en fragmentos</i> .....	19
Efecto del tamaño de fragmento sobre la granivoría .....	19
Efecto de la especie de semilla sobre la granivoría .....	20
Efecto del tipo de consumidor sobre la granivoría .....	21
7.1.2) <i>Granivoría en fragmentos y matrices</i> .....	23
Efecto del sitio sobre la granivoría .....	23
Efecto de la especie de semilla sobre la granivoría .....	24
Efecto del tipo de consumidor sobre la granivoría .....	25
7.1.3) <i>Granivoría en bordes, centro y matrices</i> .....	27
Efecto de la ubicación sobre la granivoría .....	27
Efecto de la especie de semilla sobre la granivoría .....	28
Efecto del tipo de consumidor sobre la granivoría .....	29
Efecto de la ubicación sobre la granivoría de semillas nativas y exóticas según el tipo de consumidor .....	30
7.2) VEGETACIÓN .....	32
<b>8) DISCUSIÓN</b>	<b>37</b>
Efecto del tamaño de los fragmentos .....	37
Efecto del tipo de semilla .....	37
Efecto del tipo de consumidor .....	38
Matrices y efecto borde .....	39
Reclutamiento .....	40
<b>9) CONCLUSIONES</b>	<b>42</b>
<b>10) REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>43</b>

## 1) RESUMEN

El bosque psamófilo de la costa uruguaya ha sido fragmentado a consecuencia de diversas actividades humanas. Las matrices circundantes de los fragmentos presentan diversos usos, como por ejemplo, la forestación con especies exóticas y la ganadería. La granivoría podría afectar el mantenimiento de estos fragmentos al modificar el reclutamiento de plantas. El presente estudio se realizó en el kilómetro 70 (ruta Interbalnearia) del Depto. de Canelones, en un sitio que ofrecía condiciones para realizar un experimento natural al representar un bosque fragmentado, con bosquetes de distintos tamaños y separados por matrices diferentes. Las predicciones para este trabajo fueron que en fragmentos de menor tamaño aumenta la granivoría y que las semillas nativas son más consumidas que las exóticas. Se evaluó la granivoría de semillas nativas (*Celtis tala*) y exóticas (*Pinus pinaster*) en tratamientos de exclusiones (de aves y roedores) y en tratamientos de control en cuatro fragmentos de distinto tamaño y en las matrices que los rodean (pradera, plantación de *Pinus pinaster* y plantación de *Fraxinus pensylvanica*). Asimismo se cuantificó el reclutamiento de plántulas en los fragmentos y matrices respectivas.

Los resultados obtenidos no mostraron diferencias entre las especies consumidas ni entre los distintos tamaños de fragmento. Sin embargo, las matrices registraron diferencias en el consumo de semillas, siendo la matriz de fresno la que presentó el menor consumo para ambas semillas en todo el período de estudio y la matriz de pino fue la que presentó una alta granivoría. Ésta fue producida por la actividad de los invertebrados sobre semillas de pino durante las primeras dos semanas. En general, los vertebrados fueron los principales consumidores. No hubo reclutamiento de *Celtis tala* y *Pinus pinaster* en matrices mientras que en los fragmentos sólo hubo reclutamiento de *Celtis tala*; sin embargo, el alto consumo de las semillas en los fragmentos y el efecto diferencial de las matrices, sugeriría una baja probabilidad de reclutamiento y expansión de los fragmentos del bosque.

## 2) INTRODUCCIÓN

La fragmentación ocurre cuando la superficie de un hábitat continuo es reducida y transformada en un conjunto de parches aislados entre sí por una matriz de hábitats diferentes del original (Wilcove *et al.* 1986). En general, la fragmentación modifica significativamente la composición, estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Saunders *et al.* 1991, Bustamante & Grez 1995; Murcia 1995). Una de las principales causas de la fragmentación es el cambio en los patrones de uso de la tierra. Anualmente, millones de hectáreas de bosques templados y tropicales son sustituidos por cultivos forestales, campos agrícolas y pastizales para ganadería (Schellas & Greenberg 1996; Vitousek *et al.* 1997). Esto constituye una amenaza para la biodiversidad a nivel mundial (Myers 1988) al determinar entre otros, cambios en la composición y abundancia de las especies que sobreviven en los fragmentos comparado con el hábitat original (Noss & Csuti 1994; Santos & Tellería 1994; Didham *et al.* 1996, Grez *et al.* 1997; Groves & Willis 1999). Los fragmentos más pequeños son más afectados por la matriz que los contiene que aquellos de mayor tamaño (Forman & Godron 1986; Lord & Norton 1990). Por otra parte las características propias de la matriz pueden incidir sobre las interacciones biológicas en que participan las especies (Santos & Tellería 1993). En particular, la granivoría puede alterarse como consecuencia de cambios locales en la composición y abundancia de las especies de granívoros remanentes en los fragmentos (Reichman 1979; Fahrig & Grez 1996; Katz *et al.* 2001).

En bosques templados en España y Chile, la fragmentación conlleva un aumento de la granivoría (Santos & Tellería 1994; Donoso *et al.* 2003). Por una parte, los fragmentos pueden presentar mayor granivoría por el ingreso de los consumidores provenientes de la matriz (Andrén & Angelstam 1988), o debido a la generación de un efecto “multitud” o apiñamiento de los organismos dentro de los fragmentos, como consecuencia de la reducción del hábitat (Debinsky & Holt 2000). Por el contrario, existen evidencias que en fragmentos pequeños de bosques tropicales, el consumo de semillas tiende a disminuir comparado con el bosque continuo (Rico 2000). Por lo tanto, la fragmentación afecta la granivoría dependiendo del tipo de ambiente y con ello puede modificar la dinámica de la regeneración y composición futura del bosque (Santos & Tellería 1994; Simonetti *et al.* 2001).

Los pequeños mamíferos y las aves serían los granívoros más importantes en bosques templados (Hulme & Benkman 2000). La mayoría de estos granívoros son

generalistas en su dieta (Whelan *et al.* 1991; Sallabanks & Courtney 1992), así como también en el uso del hábitat. Estas características los habilita a utilizar por igual los fragmentos y la matriz (Rolstand 1991; Santos & Tellería 1998), como ocurre con los roedores, que provienen de las matrices y tienden a aumentar sus incursiones en los fragmentos (Burkey 1993), incrementando el consumo de semillas en los mismos. Esta característica les otorga más probabilidades de sobrevivir en las nuevas condiciones de los hábitats fragmentados, debido a que serían menos afectados por la fragmentación (Lord & Norton 1990).

Las características de las semillas también podrían incidir sobre las consecuencias de la granivoría en ambientes fragmentados, pues los granívoros pueden mostrar preferencias por ciertas especies, lo cual aumentaría su tasa de depredación o por el contrario, la mortalidad podría reducirse, cambiando con ello las probabilidades de sobrevivencia y posterior reclutamiento (Santos & Tellería 1994, 1997; Donoso *et al.* 2003; Katz *et al.* 2001; Khurana *et al.* 2001). En este sentido, semillas de especies exóticas tienden a tener menos depredadores que las semillas de especies nativas, lo que les conferiría ventajas en el reclutamiento (Keane & Crawley 2002), aumentando la posibilidad de convertirse en especies invasoras y dominar una determinada vegetación (Laurance *et al.* 1998).

La consecuencia directa de la granivoría es el cambio de la densidad y distribución de las semillas en el suelo, lo que se relaciona con una reducción en el reclutamiento de las especies residentes en los fragmentos (Reichman 1979; Wilcove *et al.* 1986; Sallabanks & Courtney 1992; Santos & Tellería 1994; Turner & Corlett 1996). La preferencia de consumo por semillas nativas sobre semillas exóticas podría modificar la estructura de la comunidad vegetal original.

La matriz constituye un factor de gran influencia sobre los fragmentos (Santos & Tellería 1993) y sus efectos dependerán de su grado de perturbación. A mayor perturbación resultará más hostil para las poblaciones de los fragmentos, mientras que aquella con menor alteración puede inclusive funcionar como hábitat alternativo para los organismos (Debinsky & Holt 2000). El tamaño de los fragmentos también determinará el grado de influencia de las matrices sobre los mismos, de manera que fragmentos de tamaño menor serán afectados en su totalidad por la matriz que los contiene (Santos & Tellería 1993), mientras que en aquellos de mayor tamaño el efecto será fundamentalmente en los bordes. El "efecto borde", constituido por un conjunto de procesos asociados al aumento de la relación perímetro/área, determina un cambio en

las condiciones abióticas y bióticas en los bordes (Saunders *et al.* 1991; Murcia 1995). Los efectos abióticos involucran cambios en las condiciones ambientales que son el resultado de la proximidad de una matriz con estructura distinta (humedad, luminosidad, viento, etc.). Los efectos bióticos pueden ser directos, involucrando cambios en la abundancia y distribución de las especies, causados por las condiciones físicas del borde e indirectos, mediante cambios en las interacciones de las especies (depredación, parasitismo, competencia, herbivoría, polinización y dispersión) (Murcia 1995). Cuando los fragmentos son grandes conservan áreas centrales que no son afectadas por las nuevas condiciones creadas por el proceso de fragmentación (Saunders *et al.* 1991), manteniendo las mismas las condiciones "originales" del bosque antes de la fragmentación.

En estudios realizados en regiones tropicales, la granivoría fue mayor en el interior de los fragmentos (Burkey 1993), mientras que en la zona mediterránea en Chile central el consumo de semillas disminuyó hacia el interior de los fragmentos (Bresciano *et al.* 1999). En relación con este segundo ejemplo, la presión de consumo de semillas en los bordes de los fragmentos puede ser comparable con la ocurrida en las matrices adyacentes, debido probablemente, a la incidencia de granívoros provenientes de las matrices que se introducen en los fragmentos (Andrén & Angelstam 1988). A medida que se incrementa la distancia hacia el interior de los fragmentos, el consumo de semillas decrece. En el caso de fragmentos pequeños toda su superficie se vería igualmente afectada por los consumidores de semillas (Santos & Tellería 1993).

Además de la presión de consumo diferencial por parte de los granívoros como consecuencia de la fragmentación, la historia del uso de las matrices también incidirá sobre la dinámica en los fragmentos (Huston 1994).

La forestación con especies comerciales exóticas es un ejemplo claro de un cambio en la historia de uso del suelo, generándose una nueva matriz desde la cual se dispersan los propágulos de la especie exótica hacia los fragmentos de bosque nativo (Richardson 1996; Higgins *et al.* 1999). Al contar con menos depredadores que las semillas nativas, las semillas de la especie exótica tendrían menor presión de consumo en general (Cronk & Fuller 1995; Carrere 2001; Keane & Crawley 2002). Este factor sumado al incremento de la granivoría de semillas nativas en los fragmentos de menor tamaño (Santos & Tellería 1994; Donoso *et al.* 2003) determinará que la composición de los fragmentos cambie por un menor reclutamiento de especies nativas y un aumento de la abundancia de la especie invasora (Laurance *et al.* 1998). A largo plazo es de

esperar que la comunidad original sea sustituida por la especie invasora, de tal forma que no haya posibilidad de recuperación de la vegetación original (Simonetti *et al.* 2001, Bustamante *et al.* 2003).

Si bien los efectos de la fragmentación sobre la granivoría han sido documentados (Reichman 1979; Santos & Tellería 1994, 1997; Didham *et al.* 1996; Fahrig & Grez 1996; Rico 2000; Katz *et al.* 2001; Simonetti *et al.* 2001; Donoso *et al.* 2003), no se ha evaluado el efecto de la fragmentación sobre la depredación de semillas nativas y exóticas y las consecuencias sobre el proceso de invasión.

En Uruguay se han producido cambios en los ecosistemas naturales como consecuencia de la actividad humana. El turismo, la minería y fundamentalmente la actividad agrícola y la forestación, han determinado la fragmentación de numerosos ecosistemas naturales (FMAM/PUND/DINAMA/MVOTMA 1999). Como ejemplos se destacan la pradera, que ha sido transformada por años de uso agrícola, ganadero (Altesor *et al.* 1998) y más recientemente forestal; el bosque serrano y el ribereño por quemados, talas y efecto del pastoreo (Del Puerto 1987) y los bosques y matorrales psamófilos por la urbanización y forestación (Alonso & Basagoda 1999; Campo *et al.* 1999).

Los bosques y matorrales psamófilos son comunidades vegetales características de campos de dunas del litoral platense y atlántico, desde Colonia hasta la frontera con Brasil (Alonso & Basagoda 1999; Carrere 2001). Están constituidos por árboles, arbustos, cactáceas, enredaderas y epífitas, la mayoría de ellas de amplia distribución en serranías o bosques ribereños del sur del país, pero constituyendo una asociación y localización única. (Alonso & Basagoda 1999). Las especies características de estas comunidades son *Celtis tala*, *Scutia buxifolia*, *Rapanea laetevirens*, *Cereus uruguayanus*, *Opuntia arechavaletae*, *Ephedra tweediana*, entre otras (Alonso & Basagoda 1999).

En la actualidad, se encuentran áreas remanentes de vegetación psamófila en los Departamentos de Canelones, Maldonado y Rocha (Figura 1), de una distribución original más amplia donde constituía el componente leñoso de la cadena de médanos litorales. En el departamento de Rocha se halla un relicto de extensión importante con escasa perturbación, pese a registrarse problemas de invasión con especies cultivadas. Sin embargo, en el departamento de Canelones, como consecuencia de la urbanización, esta comunidad vegetal ha sufrido una pérdida considerable de riqueza específica, contando con 39 especies de las 68 registradas para toda la región, así como una severa

fragmentación (Alonso & Basagoda 1999). Debido a que no existe un marco legal nacional que proteja específicamente este ecosistema, sumado a una localización geográfica en áreas conflictivas por el uso del suelo, los problemas de conservación son aún más importantes (Evia & Gudynas 1999).



Figura 1. Distribución del bosque y matorral psamófilo (C: Canelones, M: Maldonado, R: Rocha) (Alonso & Basagoda 2002).

A partir de la década de 1950 se inició un plan de forestación destinada a la producción maderera que se desarrolla hasta la actualidad. La forestación en Uruguay ha cobrado auge con la Ley de Prioridad Forestal (Nº 15.939), alcanzando 563.337 ha (4% de la superficie del país), siendo el género *Eucalyptus* el más plantado hasta el momento. Según los proyectos de empresas forestales, el género *Pinus* incrementará su superficie en el futuro (GCP/RLA/133/EC). La forestación data de muchos años antes. Desde principios del siglo XIX una de las especies más utilizadas para la forestación costera fue *Pinus pinaster* (Pino marítimo), por su gran adaptación a los suelos arcillosos y arenosos con cierta humedad. El objetivo inicial era “fijar” las dunas móviles (Menéndez & Quinteros 1932), sumado a la visión de “mejorar” las cualidades de nuestros bosques nativos, mediante la mezcla con especies exóticas, en sitios donde la densidad era baja y en los bordes de los bosques nativos, bajo el precepto de “defender los ambientes forestales y mejoramiento de los montes” (López & Cussac 1943).

La información disponible a nivel nacional del estado de los bosques con relación a la competencia con especies exóticas es de carácter anecdótico (GCP/RLA/133/EC). En este sentido, Carrere (2001) establece que existe una agresiva

invasión de árboles y arbustos, que resultan beneficiados de no contar con depredadores nativos. Si consideramos las características invasoras del género *Pinus*, catalogado como uno de los más problemáticos a nivel del hemisferio sur (Richardson 1996), junto con el proceso de fragmentación que registran los bosques, el efecto sinérgico de ambos factores determinaría probablemente la desaparición de la vegetación costera por la invasión y dominancia de pino en los fragmentos remanentes. Esta dominancia estaría causada por la granivoría preferencial de semillas nativas. Asimismo, los fragmentos de menor tamaño tendrán una mayor presión de consumo debido a un incremento en la abundancia de consumidores provenientes de las matrices (Donoso *et al.* 2003) y en el caso de fragmentos de mayor tamaño, debería esperarse un consumo de semillas mayor en los bordes que en el centro.

En este contexto, se evaluó la granivoría de semillas de una especie nativa (*Celtis tala*) y una especie invasora (*Pinus pinaster*) en un bosque psamófilo fragmentado, mediante un experimento natural, donde se seleccionaron bosquetes de diferente tamaño, rodeados por matrices distintas. Se evaluó la granivoría para ambos tipos de semillas en cuatro tamaños de fragmento, el efecto borde en el fragmento de mayor tamaño, así como el consumo en las matrices. Esto permitió analizar el potencial de invasión de los fragmentos. En este sentido, si el pino es invasor, esperaríamos encontrar una mayor proporción de plántulas de esta especie en el total de plántulas, en relación a la proporción que conforman los pinos adultos dentro de la vegetación arbórea de cada fragmento.

### **3) OBJETIVOS**

#### **3.1) Objetivo general**

- Evaluar la granivoría de semillas nativas y exóticas y sus consecuencias sobre el reclutamiento de plántulas en un bosque psamófilo fragmentado.

-

#### **3.2) Objetivos específicos**

- Evaluar la granivoría de una especie nativa y una exótica en función de distintos tamaños de fragmentos.

- Evaluar el efecto borde sobre la granivoría de semillas de una especie nativa y una exótica.
- Evaluar el reclutamiento de plántulas de una especie nativa y una exótica en función de distintos tamaños de fragmentos.
- Determinar la composición y abundancia de árboles y arbustos y de reclutamiento en los fragmentos y matrices respectivas.
- Estimar la importancia relativa de la granivoría producida por vertebrados e invertebrados.

#### **4) HIPÓTESIS y PREDICCIONES**

La granivoría y el reclutamiento de plántulas en un bosque fragmentado son afectados por el tamaño de los parches.

Se evaluaron las siguientes predicciones:

- 1<sup>ra</sup> Predicción

La granivoría será mayor cuando disminuye el tamaño de los fragmentos.

- 2<sup>da</sup> Predicción

La granivoría será mayor en los bordes de los fragmentos y disminuirá hacia el centro del fragmento.

- 3<sup>ra</sup> Predicción

El consumo de semillas exóticas será menor que el de semillas nativas.

- 4<sup>ta</sup> Predicción

La relación entre el N° de plántulas/N° de adultos de pinos será mayor que dicho cociente para las otras especies de la comunidad.

## 5) MATERIALES Y MÉTODOS

### 5.1) Sitio de estudio

El estudio fue realizado en el período comprendido entre mayo de 2002 y enero de 2003, en un bosque ubicado sobre el Arroyo Coronilla, en el kilómetro 70 de ruta Interbalnearia, Departamento de Canelones (34°47'06.2" S, 55°31'31.8" O) (Figura 2). El sitio comprende un fragmento de bosque de 3,5 ha con características psamófilas, bordeando el curso de agua y fragmentos de tamaños variables desde 0.1 ha a fragmentos constituidos por un solo individuo. El fragmento mayor se encuentra rodeado parcialmente por una plantación de *Pinus pinaster* (pino marítimo), instalada entre los años 1940 y 1950 (Zanetta 2004), sobre arenosoles hacia el oeste y contiguo a un matorral psamófilo de escasa densidad, que constituyen lo que se denominará matriz de pino y de *Fraxinus pensylvanica* (fresno americano), que data de la década de 1950 (Zanetta 2004), sobre suelos hidromórficos hacia el este, que constituye la matriz de fresno. Los otros parches se encuentran ubicados en una matriz de pradera con actividad ganadera.

El sitio fue elegido ya que ofrecía las condiciones para realizar un experimento natural, al reproducir la situación de un bosque fragmentado, donde los bosquetes fueron considerados los fragmentos de menor tamaño, aislados por matrices distintas.

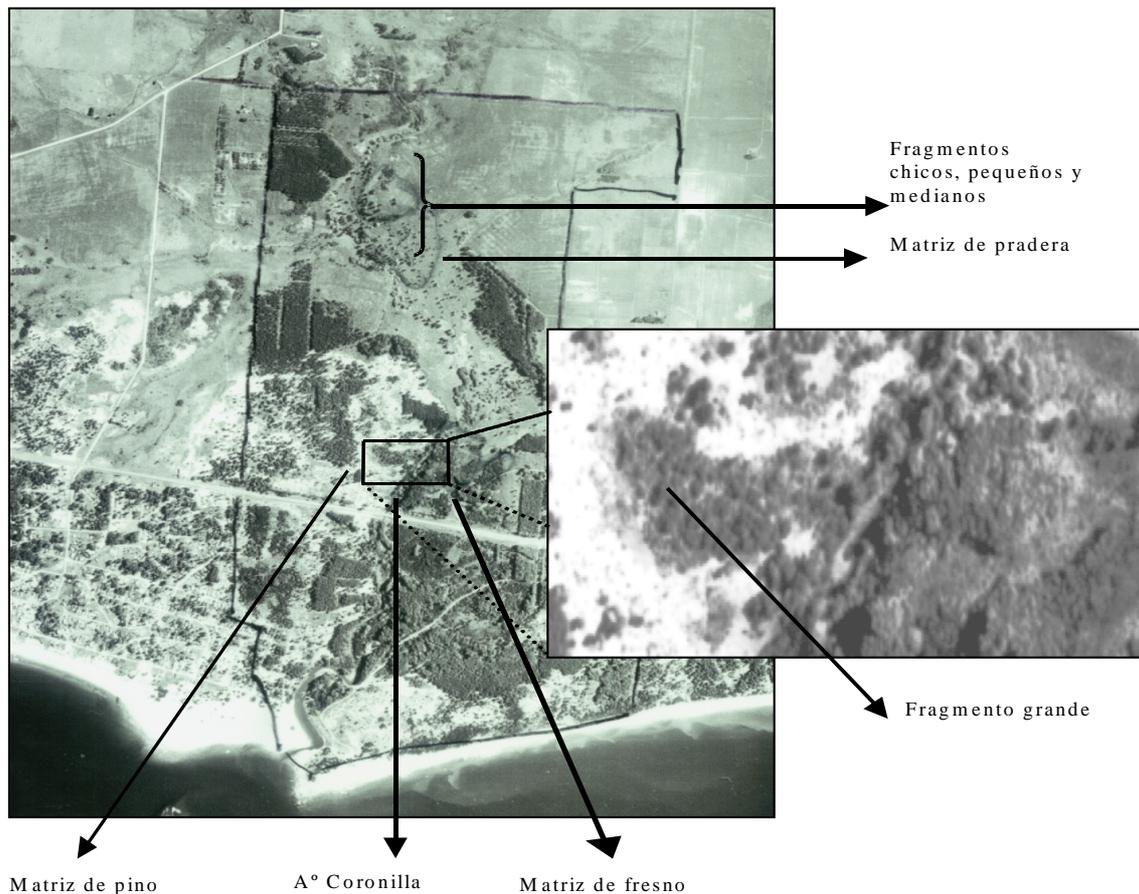


Figura 2. Foto aérea de sitio de estudio, en el Depto. de Canelones, con las ubicaciones de los distintos fragmentos y matrices.

## 5.2) Diseño experimental

### 5.2.1) Granivoría

La granivoría se evaluó sobre semillas de *Celtis tala* Gillies ex Planch. (Ulmaceae), especie nativa característica de este bosque que se encuentra presente en la mayoría de los fragmentos, y de la especie exótica *Pinus pinaster* Aiton (Coniferae), que ha sido cultivada en el sitio y es una de las principales especies forestales de la región.

Para evaluar el efecto del tamaño de los fragmentos sobre la granivoría de *Celtis tala* y de *Pinus pinaster* se instalaron unidades experimentales en cada fragmento y su matriz (Tabla 1). Cada unidad experimental constó de una exclusión y su respectivo control, ambos con 10 semillas de *Celtis tala* y 10 semillas de *Pinus pinaster* cada uno.

Las exclusiones se realizaron para evaluar la importancia relativa de los vertebrados e invertebrados en la remoción de semillas. Las mismas se construyeron

con una malla de hierro galvanizado de abertura hexagonal de 3/4”, con el fin de evitar el acceso de los vertebrados (Figura 3). Los controles consistieron en la oferta de semillas de ambas especies sin malla protectora, con acceso a vertebrados e invertebrados. Las semillas de cada especie estaban contenidas en bandejas de plástico semi-enterradas, de manera de quedar ubicadas a nivel del suelo. Cada bandeja fue perforada en el fondo para lograr el drenaje en caso de lluvias.



Figura 3. Tratamiento de exclusión para vertebrados

A fin de evaluar el comportamiento de los granívoros en el centro y bordes del fragmento grande, se identificó el centro geométrico mediante Sistema de Georeferenciamiento Posicional (GPS) y se instalaron unidades experimentales en las tres ubicaciones centro, borde hacia la matriz de fresno ( $\text{borde}_{fr}$ ), borde hacia la matriz de pino: ( $\text{borde}_{pi}$ ) (Figura 4).

Tabla 1.- Distribución de las unidades muestrales por fragmento y matriz.

	Fragmento Grande (1)*	Fragmento Mediano (2)*	Fragmento Pequeño (5)*	Fragmento Chico(10)*	Matrices de Fragmento grande**	Matriz de fragmentos pequeño a chico***
	3,5 ha	0,1 ha	100 m <sup>2</sup>	1 individuo		
Número de unidades muestrales	30	5	2	1	10	10

\* número de fragmentos por tamaño

\*\* matriz de *Pino pinaster* y matriz de *Fraxinus pensylvanica*

\*\*\* matriz de pradera

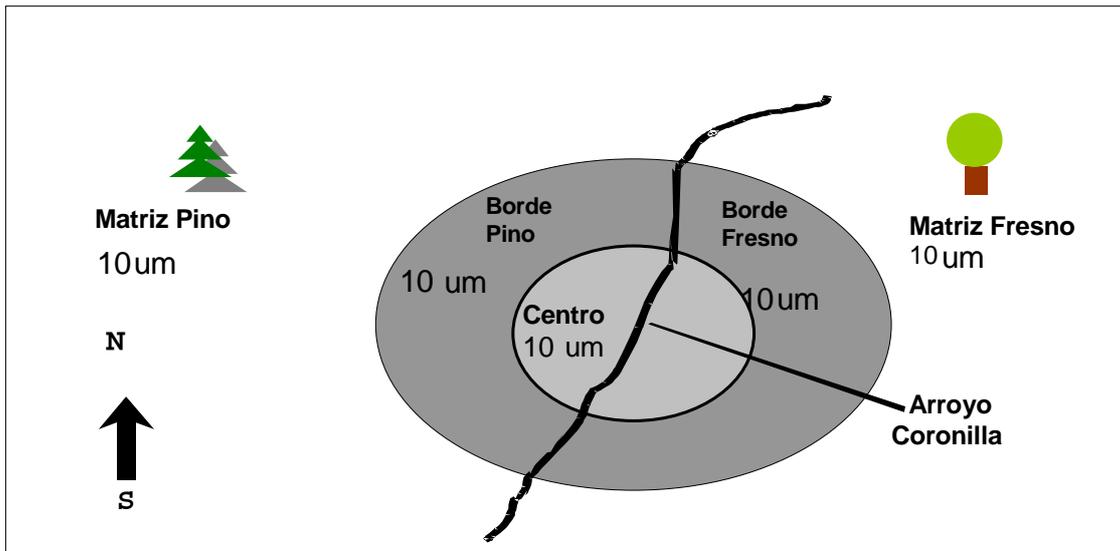


Figura 4. Ubicaciones de las unidades muestrales en el fragmento grande (bordes y centro) y sus matrices.

Las semillas de *Celtis tala* y *Pinus pinaster* fueron adquiridas en la Dirección Forestal, Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca y el Semillero Municipal, de la Intendencia Municipal de Montevideo. Las mismas fueron marcadas con un punto de tintura blanca para identificarlas entre las restantes semillas que estuvieran en los sitios de estudio. La remoción de las semillas se evaluó de mayo a junio de 2002 a los 7, 13, 25, 43 y 56 días de la instalación. Se consideraron como semillas depredadas las ausentes y las que presentaron algún signo de haber sido consumidas parcialmente.

### 5.2.2) Vegetación

Para determinar las características de la vegetación y el reclutamiento, tanto en los fragmentos y matrices, se evaluó la composición y abundancia de árboles y arbustos y sus plántulas. En los fragmentos y matrices se muestrearon plántulas en transectos con un ancho de 2 metros y un largo máximo de 30 metros (según el tamaño del fragmento). Para el relevamiento de individuos adultos de árboles y arbustos se registraron todos los ejemplares ubicados dentro del transecto. Se consideraron plántulas aquellos individuos de hasta 50 cm de altura, se relevó su abundancia en cuadros de 1 m<sup>2</sup> distribuidos metro por metro, en los fragmentos y sus matrices respectivas (Figura 5). Debido a dificultades en identificar *Celtis tala* de *Celtis iguanaea*, en particular en el caso de las plántulas, las mismas se consideraron a nivel de género.

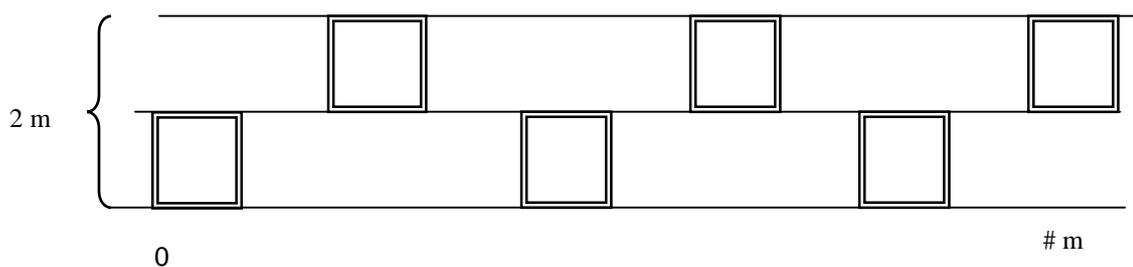


Figura 5. Transecto con cuadros de  $1\text{m}^2$  donde se registraron individuos adultos y plántulas de árboles y arbustos respectivamente en cada sitio.

### 5.3) Características de las especies vegetales

*Celtis tala* es un árbol de 4 a 12 m de altura, monoico, de follaje caducifolio. El fruto es una drupa ovoide, de 1 a 1,5 cm de diámetro, de color anaranjado y contiene una sola semilla de 0,5 cm de largo. Florece de octubre a febrero y fructifica de febrero a junio. Las semillas presentan letargo interno y la dispersión es zoocórica (Lahitte *et al.* 1999).

*Pinus pinaster* es un árbol que alcanza hasta 30 m de altura, monoico, de follaje perennifolio. El fruto es un cono, de color castaño de 10 a 20 cm de largo. Florece en primavera y fructifica en otoño. Las semillas son aladas, de 0,8 cm de largo y su dispersión es anemocórica (Catalan 1977).

## 6) ANÁLISIS DE LOS DATOS

### 6.1) Granivoría

Las diferencias en consumo de semillas fue evaluada mediante un análisis de varianza de medidas repetidas, donde el tamaño de parche, sitio (matrices), ubicación (bordes – centro), tipo de semillas (nativa - exótica) y tipo de consumidor (vertebrados - invertebrados) fueron los factores y la media del número de semillas consumidas fue la variable respuesta.

Previo al análisis, se realizó una transformación de los datos mediante raíz cuadrada ( $x + 0,5$ ), con el objetivo de normalizar la distribución y estabilizar las varianzas. Debido a que los datos no presentaron esfericidad (igualdad de varianzas de las diferencias entre los niveles del factor), se usó el ajuste de probabilidades de

Greenhouse–Geisser. Los efectos significativos fueron analizados mediante la prueba de comparaciones múltiples (Tukey).

El modelo lineal general fue  $\mu + \tau_i + \delta_j + S_k + E_l + T_m + \varepsilon_{ij}$ , donde:

$\mu$  = media general,  $\tau_i$  = tamaño de parche,  $\delta_j$  = sitio,  $S_k$  = tipo de semilla,

$E_l$  = tipo de consumidor,  $T_m$  = tiempo,  $\varepsilon_{ij}$  = error de muestreo

Para comparar la granivoría en matrices y fragmento (independientemente del tamaño de los fragmentos), se realizó un Anova de medidas repetidas, para lo cual éstos se agruparon y fueron considerados como uno solo. Los efectos significativos fueron analizados mediante prueba de comparaciones múltiples (Tukey).

## 6.2) Vegetación

Para el análisis de los datos de vegetación, se realizaron regresiones no-paramétricas (correlación de Spearman) entre las abundancias de individuos adultos y de plántulas de los fragmentos grande, mediano y pequeño, así como análisis de varianza no-paramétrico (Kruskal - Wallis) para comparar las densidades de las plántulas y riqueza entre sitios.

## 7) RESULTADOS

### 7.1) Granivoría

#### 7.1.1) Granivoría en fragmentos

##### *Efecto del tamaño de fragmento sobre la granivoría*

La granivoría total, considerando las semillas de tala y pino en forma conjunta, no difirió entre los fragmentos de distinto tamaño ( $F = 0.83$ ,  $p = 0.48$ ). Si bien el consumo fue menor durante la primera semana en el fragmento chico comparado con los fragmentos mediano y grande (39% vs. 66% de semillas consumidas, Tukey  $p < 0.001$ ), a partir del día 13 el consumo fue similar en todos los sitios (Tabla 2, Figura 6).

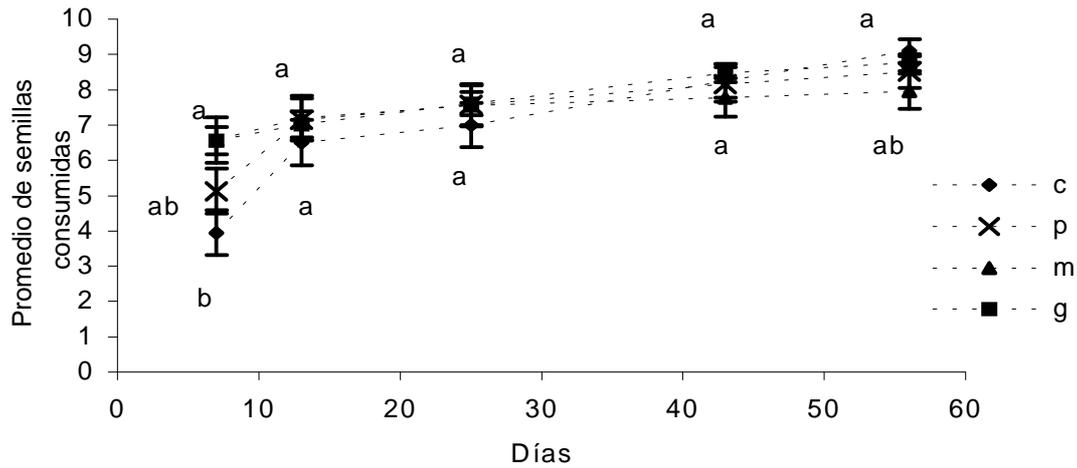


Figura 6. Granivoría de semillas (media  $\pm$  ee) de tala y pino en forma conjunta, en cada tamaño de fragmento (c = chico, p = pequeño, m = mediano, g = grande) durante todo el período de estudio. Letras distintas representan diferencias significativas.

*Efecto de la especie de semilla sobre la granivoría*

La granivoría de semillas de tala y pino, independientemente del tamaño del fragmento, no registró diferencias, alcanzando el 87% de semillas consumidas para tala y el 84% para pino a los 56 días (Tabla 1, Figura 7).

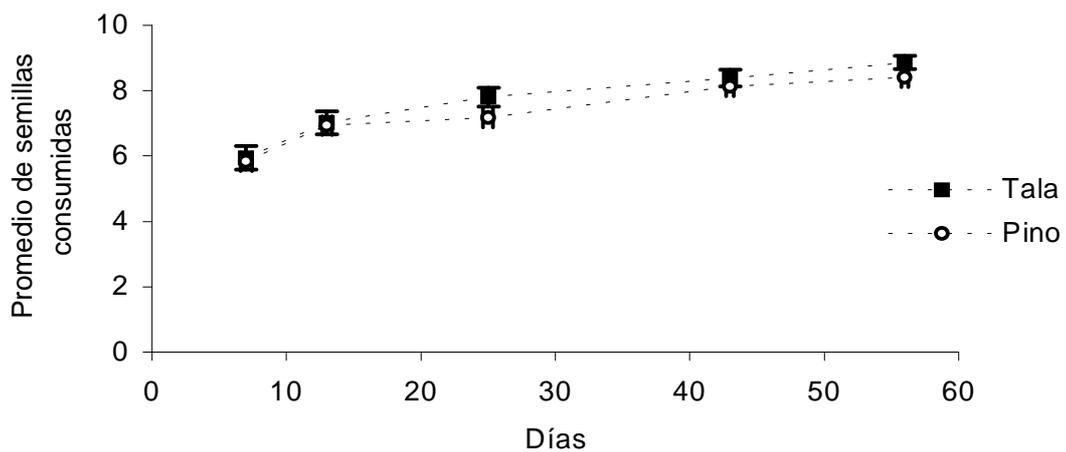


Figura 7. Granivoría de semillas (media  $\pm$  ee) de tala y pino en los fragmentos.

No se registró efecto de interacción entre tamaños de fragmento y especie de semilla consumida (Tabla 2). La granivoría de semillas nativas fue inicialmente menor en el fragmento chico (Tukey  $p = 0.04$ ), pero a partir de los 13 días el consumo se iguala a los restantes fragmentos. También la granivoría de semillas exóticas fue menor en el fragmento chico en la primer semana de estudio (Tukey  $p = 0.03$ ), en cambio, a los 56 días el consumo fue significativamente mayor que en el fragmento mediano (Tukey  $p < 0.05$ ) (Figura 8).

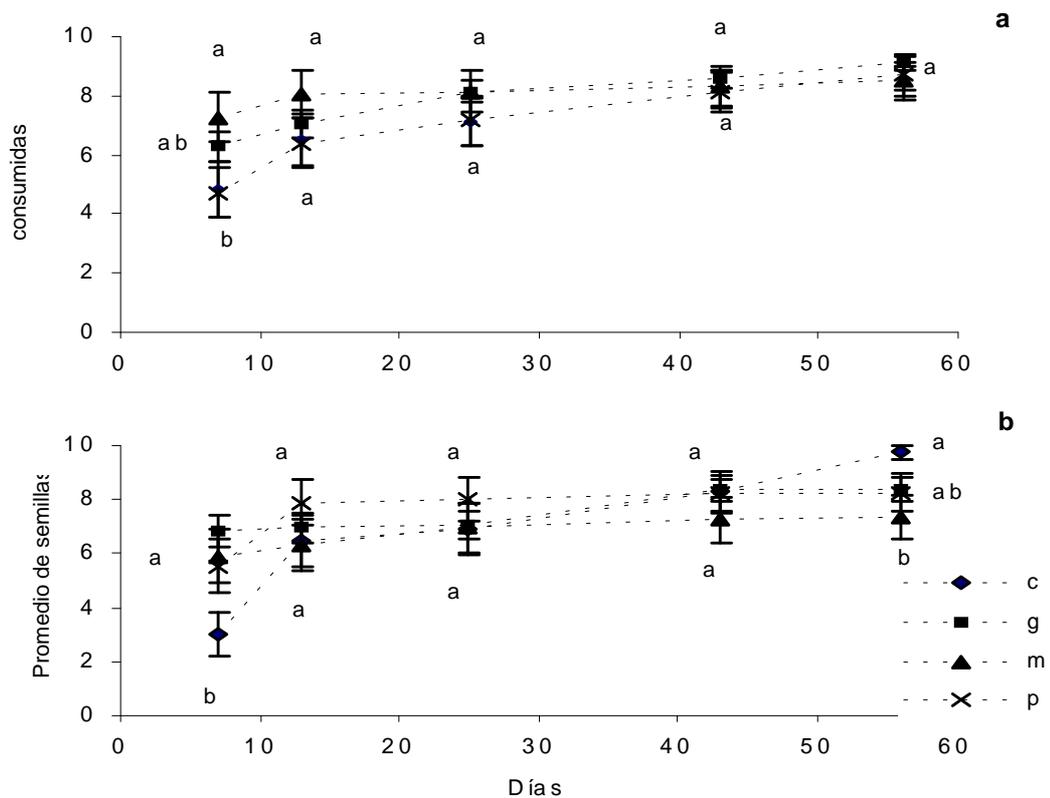


Figura 8. Granivoría de semillas (media  $\pm$  ee) de tala (a) y pino (b) en cada tamaño de fragmento (c = chico, p = pequeño, m = mediano, g = grande). Letras distintas representan diferencias significativas

#### *Efecto del tipo de consumidor sobre la granivoría*

La granivoría en los controles fue significativamente mayor que en las exclusiones durante todo el período de estudio (ANOVA  $F = 129.30$ ,  $p < 0.01$ ), independientemente del tamaño del fragmento. A los 56 días las semillas en los controles fueron consumidas 1,4 veces más que en las exclusiones (Figura 9).

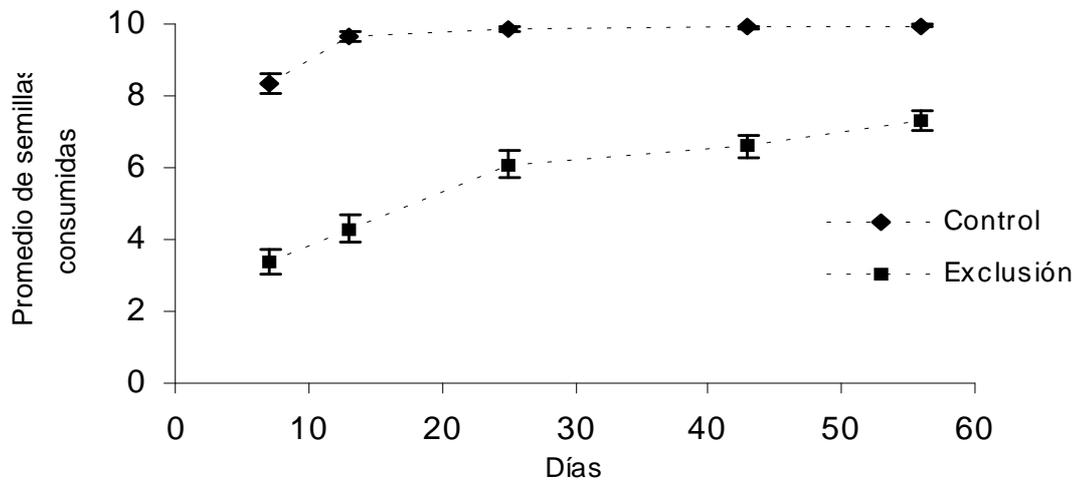


Figura 9. Consumo de semillas (media  $\pm$  ee) en los tratamientos de control y exclusión de vertebrados, difiriendo significativamente durante todo el período de estudio.

No hubo efecto de interacción entre el tamaño de los fragmentos y tipo de granívoro ( $F = 0.39$ ,  $p = 076$ ; Tabla 2), por lo cual el patrón de consumo en las exclusiones y controles fue consistente en los cuatro fragmentos. La granivoría en los controles fue inicialmente menor en el fragmento chico que en el fragmento grande (53% vs. 94% de semillas removidas, Tukey  $p < 0,05$ ), igualándose a partir de los 13 días para todos los fragmentos (Figura 10).

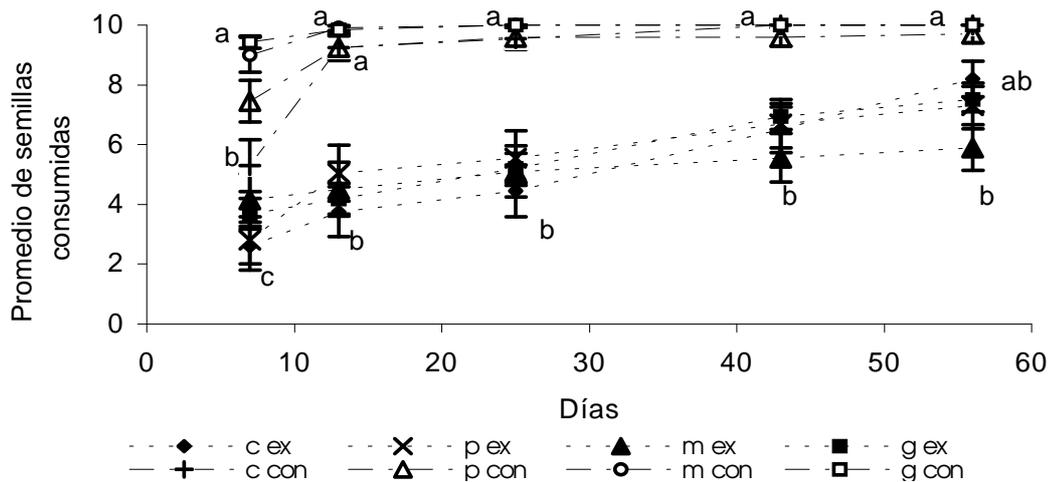


Figura 10. Granivoría en los tratamientos de control (con) y exclusión (ex) (media  $\pm$  ee) en cada tamaño de fragmento en función del tiempo (c = chico, p = pequeño, m = mediano, g = grande). Letras diferentes representan diferencias significativas.

Tabla 2. Análisis de varianza con medidas repetidas para los factores tamaño de fragmento, especie, exclusión, tiempo y sus interacciones para la granivoría de semillas de Tala y Pino.

Factores	g.l.	C.M.	F	P	
Tamaño fragmento	3	1,05	0,83	0,48	
Especie	1	2,06	1,64	0,20	
Exclusión	1	162,85	129,13	<0.01	
Tamaño fragmento*Especie	3	1,18	0,94	0,42	
Tamaño fragmento*Exclusión	3	0,49	0,39	0,76	
Especie*Exclusión	1	2,91	2,31	0,13	
Tamaño fragmento*Especie*Exclusión	3	1,13	0,89	0,45	
					Ajuste p > F
					G – G
Tiempo	5	134,95	829,88	<0.01	<0.01
Tiempo*Tamaño fragmento	15	0,81	4,98	<0.01	<0.01
Tiempo*Especie	5	0,14	0,88	0,49	0,45
Tiempo*Exclusión	5	9,27	57,03	<0.01	<0.01
Tiempo*Especie*Exclusión	5	0,26	1,63	0,15	0,28
Tiempo*Tamaño fragmento*Exclusión	15	0,31	1,920	0,02	0,05
Tiempo*Tamaño fragmento*Especie	15	0,37	2,28	0,00	0,02
Tiempo*Tamaño fragmento*Especie*Exclusión	15	0,34	2,07	0,01	0,03

G – G: Greenhouse Geisser € 0.58

### 7.1.2) Granivoría en fragmentos y matrices

Como no se registraron diferencias en la granivoría entre fragmentos, éstos se agruparon (promediando el consumo de semillas, como réplicas) y se comparó con la granivoría ocurrida en las matrices.

#### *Efecto del sitio sobre la granivoría*

La granivoría de ambas semillas en conjunto varía según el sitio de estudio ( $F = 8.2, p < 0.01$ ). El consumo de semillas fue menor en la matriz de fresno en comparación con los otros sitios, durante todo el período de estudio (Tukey  $p < 0.01$ ) (Figura 11).

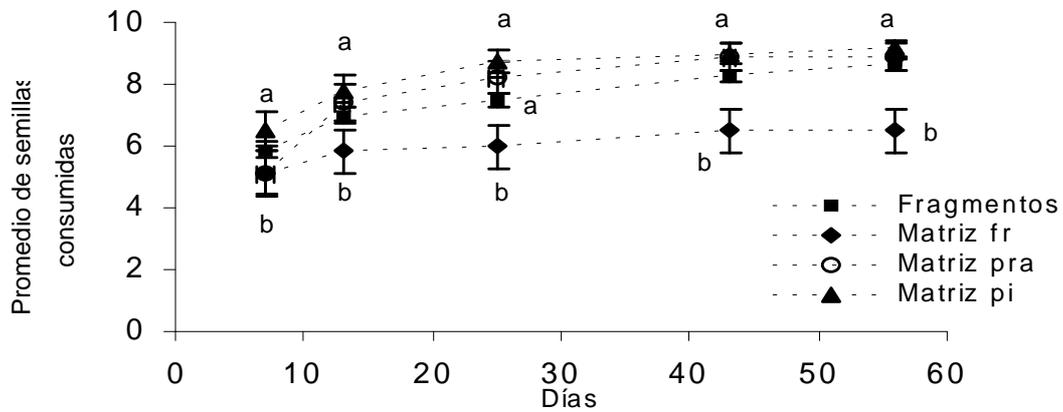


Figura 11. Granivoría en función del tiempo para las matrices (fr = fresno, pra = pradera, pi = pino) y fragmento (en conjunto) (media  $\pm$  ee). Letras distintas representan diferencias significativas

#### *Efecto de la especie de semilla sobre la granivoría*

La granivoría de semillas nativas y exóticas no presentó diferencias entre los sitios de estudio, siguiendo el mismo patrón de consumo registrado previamente en los fragmentos (Tabla 3). En la matriz de fresno el consumo de semillas nativas y exóticas fue significativamente menor que en los restantes sitios, a partir del día 13 (Tukey  $p < 0.05$ ) (Figura 12).

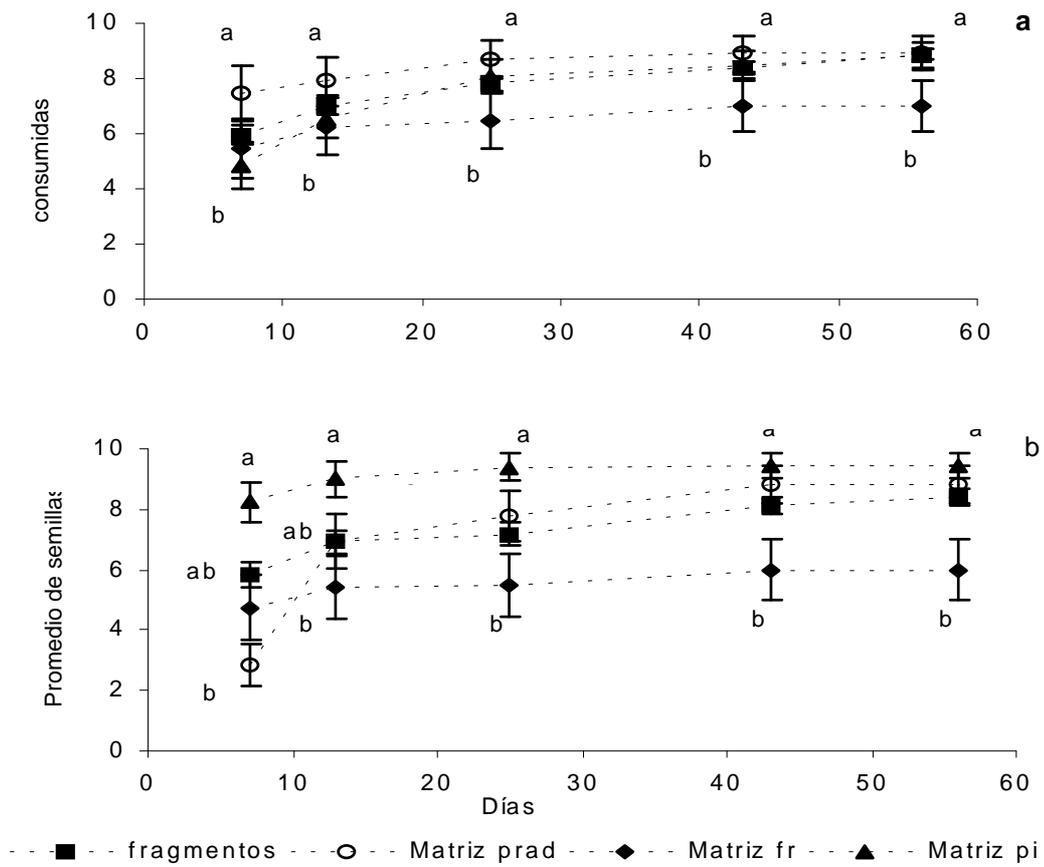


Figura 12. Granivoría de semillas ( $\pm$  media ee) de tala (a) y pino (b) en las matrices (pra= pradera,, fr= fresno, pi=pino) y fragmento en función del tiempo. Letras distintas representan diferencias significativas.

#### *Efecto del tipo de consumidor sobre la granivoría*

La granivoría en los controles fue significativamente mayor que en las exclusiones en todo el período de estudio, independientemente del sitio (Tabla 3, Figura 13). Asimismo se registró interacción entre el sitio y el tipo de exclusiones ( $F = 11.4$ ,  $p < 0.01$ ). El consumo de semillas en los controles sólo difirió al inicio del estudio para la matriz de pradera (Tukey  $p = 0.02$ ), alcanzando posteriormente valores similares al de los restantes sitios de estudio (Figura 14 a). La granivoría de semillas excluidas fue menor en la matriz de fresno durante todo el período de estudio, alcanzando a los 56 días el 30% de semillas consumidas por invertebrados, mientras que en los restantes sitios casi se triplicó este consumo (Tukey  $p < 0,05$ ) (Figura 14 b).

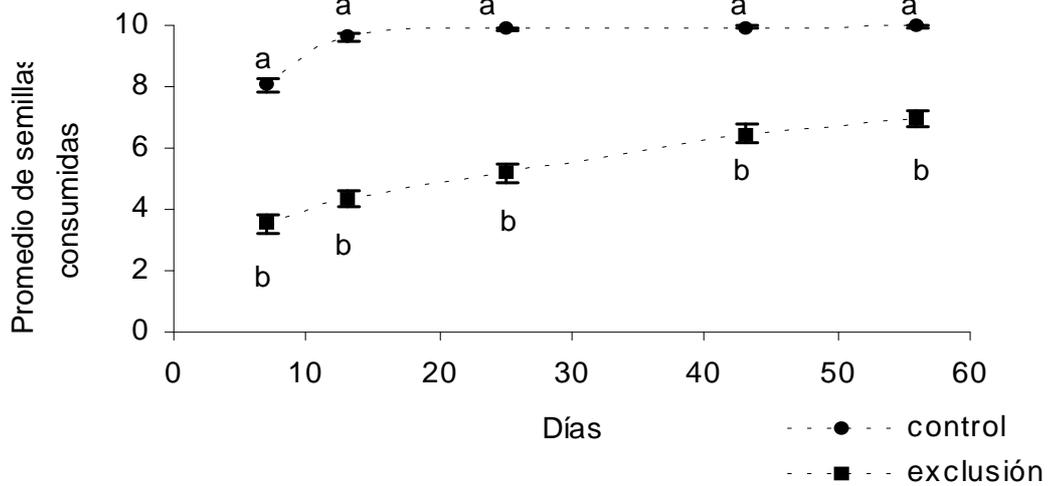


Figura 13. Granivoría de semillas (media  $\pm$  ee) en los tratamientos de control y exclusión, independientemente del sitio (matrices y fragmento), con un consumo significativamente mayor en los controles durante todo el estudio

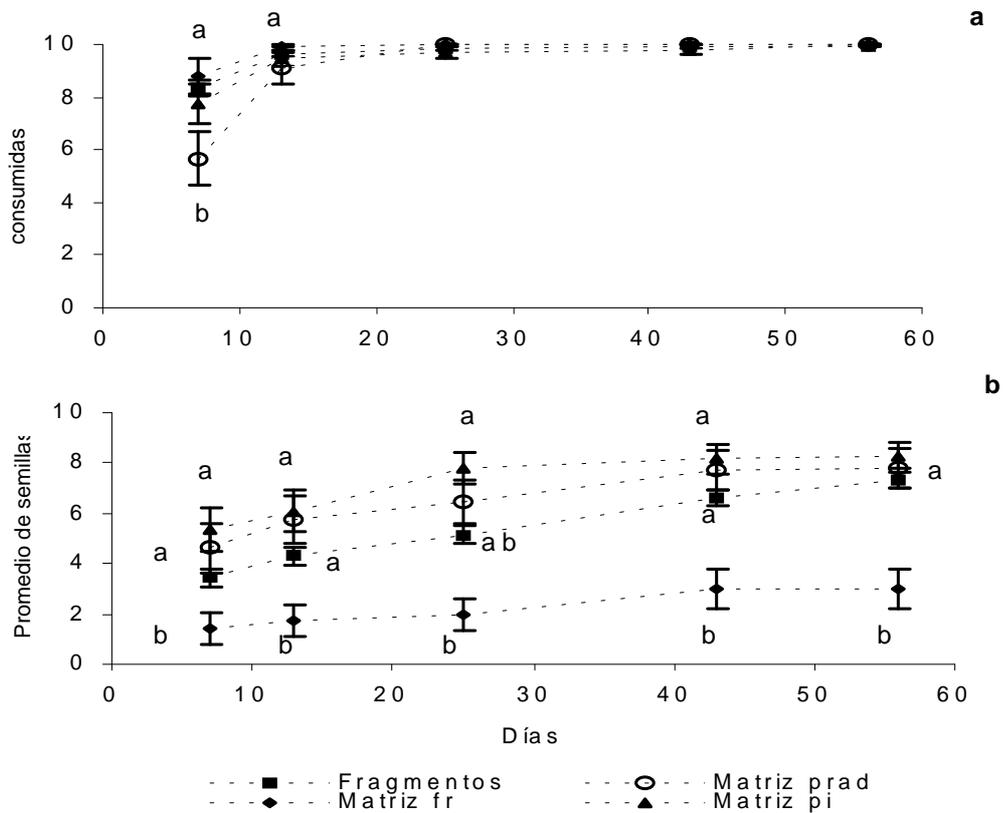


Figura 14. Consumo de semillas en el tratamiento de control (a) y en el tratamiento de exclusión (b) en los fragmentos y matrices (prad = pradera, fr = fresno, pi = pino) (media  $\pm$  ee). Letras distintas representan diferencias significativas.

Tabla 3: Análisis de varianza con medidas repetidas para las matrices (pradera, fresno y pino), fragmentos (en conjunto), especie, exclusión, tiempo y sus interacciones para la granivoría de semillas de Tala y Pino.

Factores	g.l.	C.M.	F	P	
Sitio	3	13.55	8.17	<0.01	
Especie	1	0.57	0.35	0.56	
Exclusión	1	203.77	122.79	<0.01	
Sitio*Especie	3	3.73	2.25	0.08	
Sitio*Exclusión	3	18.98	11.43	<0.01	
Especie*Exclusión	1	0.29	0.18	0.67	
Sitio*Especie*Exclusión	3	1.66	1	0.39	
					Ajuste p > F
					G – G
Tiempo	4	11.71	78.29	<0.01	<0.01
Tiempo*Sitio	12	0.33	2.18	0.01	<0.01
Tiempo*Especie	4	0.09	0.65	0.63	0.63
Tiempo*Exclusión	4	1.42	9.50	<0.01	0.01
Tiempo*Especie*Exclusión	4	0.20	1.35	0.25	0.25
Tiempo*Sitio*Exclusión	12	0.41	2.71	0.01	0.01
Tiempo*Sitio*Especie	12	0.66	4.43	<0.01	<0.01
Tiempo*Sitio*Especie*Exclusión	12	0.14	0.96	0.48	0.48

G – G  $\epsilon = 0.54$

### 7.1.3) Granivoría en bordes, centro y matrices

Para evaluar si existe efecto de la ubicación dentro del fragmento grande sobre la granivoría, se analizó el consumo en los bordes hacia la matriz de fresno y pino ( $\text{borde}_{fr}$  y  $\text{borde}_{pi}$ ) y el centro así como en las matrices respectivas.

#### *Efecto de la ubicación sobre la granivoría*

El  $\text{borde}_{pi}$  y la matriz de pino registraron el mayor consumo de semillas nativas y exóticas en conjunto durante todo el período de estudio, difiriendo de la matriz de fresno, que registró el menor consumo (Tukey  $p < 0,01$ ) (Tabla 4, Figura 15).

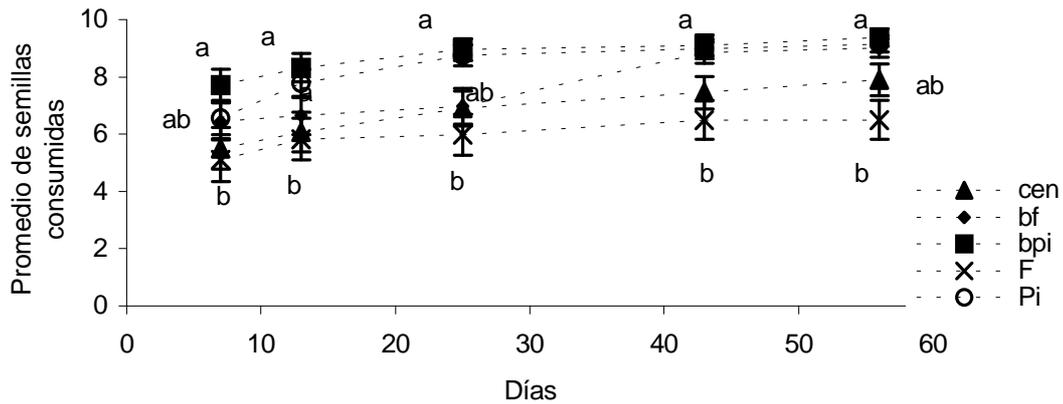


Figura 15. Granivoría de semillas (media  $\pm$  ee) (tala y pino en conjunto) en las distintas ubicaciones (cen = centro, bf = borde fresno, bpi = borde pino, F = matriz fresno, Pi = matriz pino) durante todo el período de estudio. Letras distintas representan diferencias significativas.

#### *Efecto de la especie de semilla sobre la granivoría*

Al igual que lo ocurrido cuando se comparó la granivoría en los cuatro tamaños de fragmentos y las matrices, no se registraron diferencias significativas en el consumo de semillas de tala y pino para todas las ubicaciones en su conjunto (Tabla 4). Sin embargo, al considerar el efecto de interacción de la ubicación y tipo de semillas, se registró que en el centro las semillas nativas fueron mas consumidas que las semillas exóticas (Tukey  $p = 0,004$ ). En el borde<sub>pi</sub> el consumo de semillas exóticas fue superior al de semillas nativas (Tukey  $p = 0,004$ ).

El patrón de consumo de las semillas nativas en las distintas ubicaciones fue similar, durante todo el período de estudio (Figura 16 a). En cambio, el consumo de semillas exóticas difirió entre las ubicaciones. La matriz de fresno y el centro registraron el menor consumo de semillas exóticas, difiriendo durante todo el período de estudio de la matriz de pino y el borde<sub>pi</sub> que alcanzaron entre el 90% y el 100% de semillas consumidas en las dos primeras semanas de estudio (Tukey  $p < 0.01$ ) (Figura 16 b).

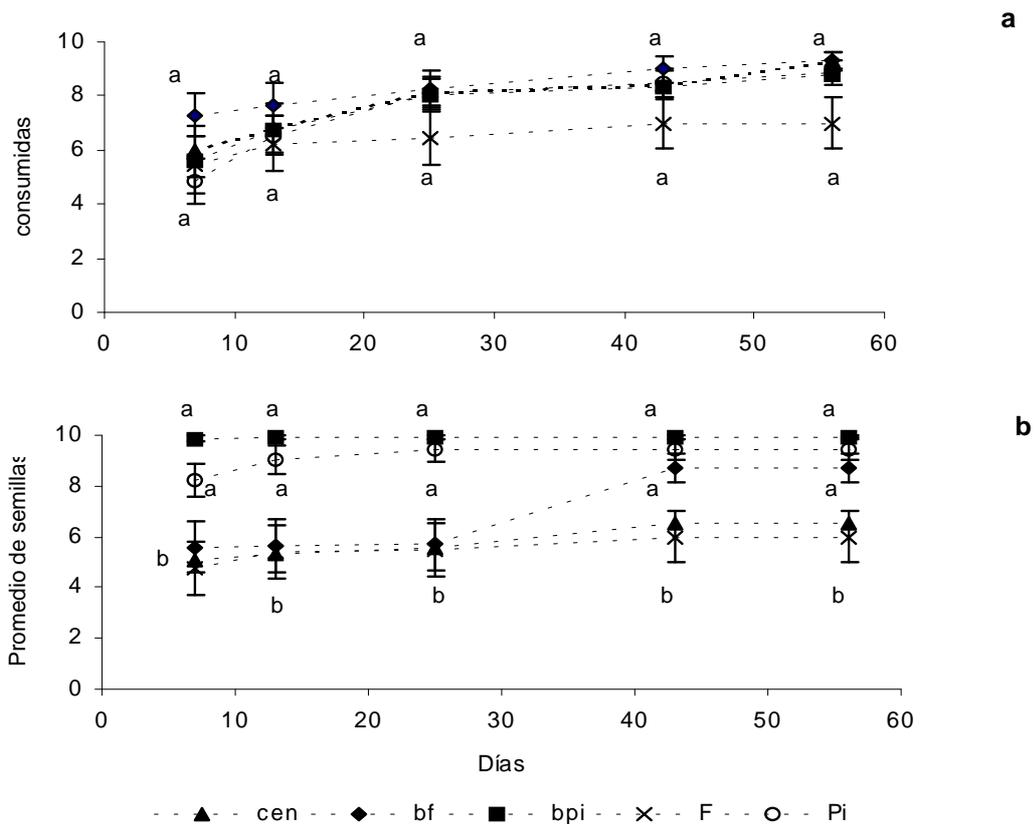


Figura 16. Granivoría de semillas (media  $\pm$  ee). de tala (a) y pino (b) según la ubicación en borde (bf = borde fescue, bpi = borde pino), centro (cen) y matrices respectivas (F = fescue, Pi = pino). Letras distintas representan diferencias significativas.

### *Efecto del tipo de consumidor sobre la granivoría*

La granivoría en el tratamiento de control difirió del tratamiento de exclusión (Tukey  $p < 0,05$ ) (Tabla 4). En los controles el consumo de semillas no difirió entre sitios durante todo el período de estudio (Figura 17 a). En cambio, en las exclusiones el consumo en la matriz de fescue fue significativamente menor que en los restantes sitios durante todo el período de estudio. El mayor consumo de semillas excluidas se registró en el borde<sub>pi</sub> y la matriz de pino. A los 56 días la granivoría de invertebrados alcanzó en el borde<sub>pi</sub> el 88% y el 83% en la matriz de pino (Figura 17 b).

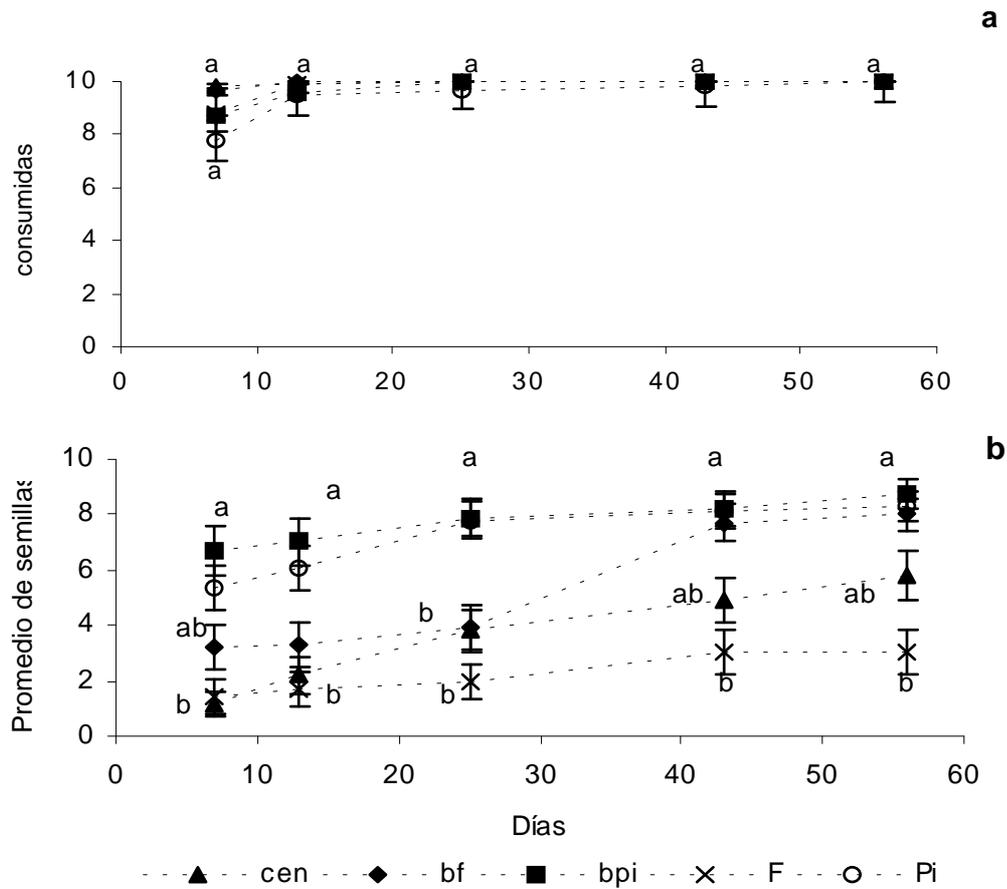


Figura 17. Efecto de la ubicación (bf =borde fresno, bpi= borde pino, cen=centro, F= matriz fresno, Pi= matriz pino) sobre la granivoría de semillas (media  $\pm$  ee) en tratamientos de control (a) y exclusión para vertebrados (b). Letras distintas representan diferencias significativas.

*Efecto de la ubicación sobre la granivoría de semillas nativas y exóticas según el tipo de consumidor*

Se comprobó efecto de interacción entre la ubicación (centro, borde y matrices) con el tipo de semilla y de consumidor ( $F = 8.1$ ,  $p < 0.01$ , Tabla 4). La matriz de fresno registró el menor consumo de semillas nativas en exclusiones, difiriendo del resto de las ubicaciones durante todo el período de estudio (Tukey  $p < 0.01$ ) (Figura 18 a). Por su parte, la granivoría de semillas exóticas en los tratamientos de exclusiones en el borde<sub>pi</sub> y la matriz de pino fue significativamente mayor que en los restantes sitios (Tukey  $p < 0,01$ ) durante todo el período de estudio (Figura 18 b).

En la primer semana de estudio, los vertebrados fueron los principales consumidores en el centro, borde<sub>fr</sub> y matriz de fresno. En cambio en el borde<sub>pi</sub> y matriz de pino, los invertebrados consumieron 97% y 76% promedio, respectivamente, de las semillas de pino disponibles. Hacia el final del estudio (56 días), se mantuvo la tendencia de mayor consumo de semillas de pino en el borde<sub>pi</sub> y matriz de pino (98% y 89% de semillas consumidas) y se agrega el borde<sub>fr</sub> que alcanzó el 74% de semillas consumidas. Sólo en el centro del fragmento, las semillas nativas fueron preferidas sobre las exóticas (Tukey  $p < 0,01$ ) (Figura 18).

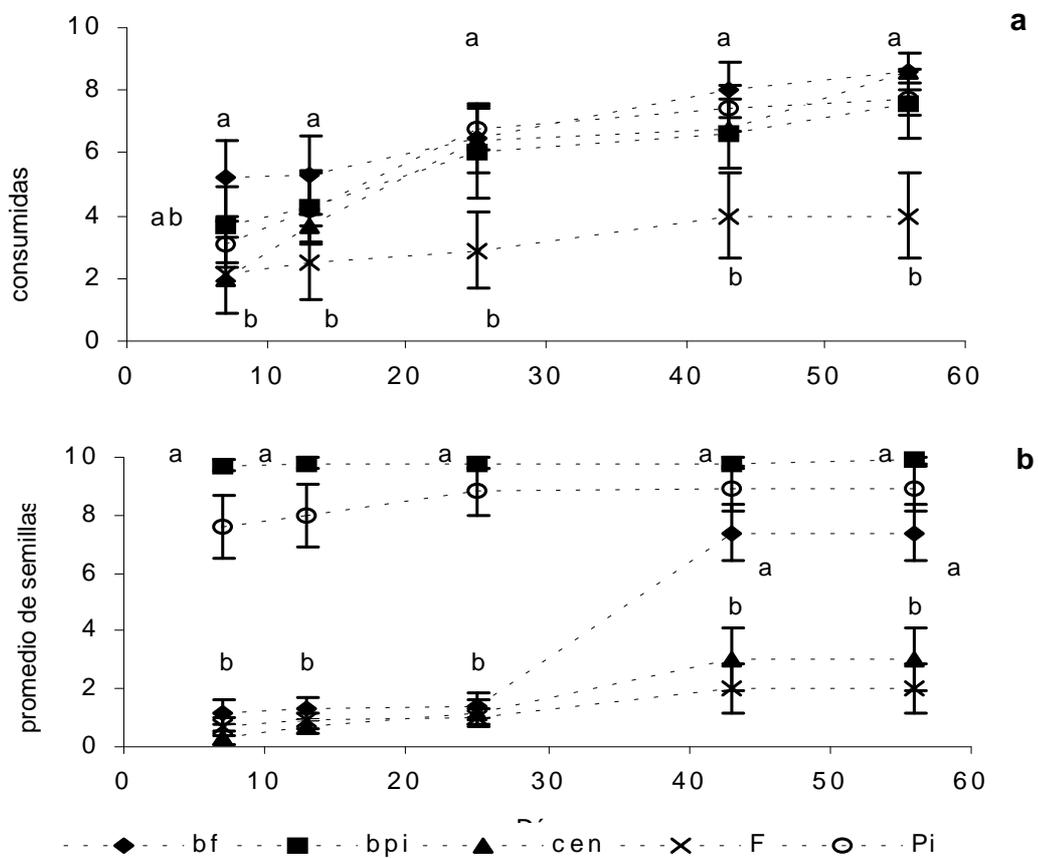


Figura 18. Consumo de semillas (media  $\pm$  ee). de tala (a) y pino (b) por invertebrados en la ubicación del fragmento grande (bf =borde fresno, bpi = borde pino, cen = centro) y sus matrices respectivas (F= fresno, Pi= pino) Letras distintas representan diferencias significativas.

Tabla 4. Análisis de varianza con medidas repetidas para los bordes, centro y matrices pino y fresno, especie, exclusión, tiempo y sus interacciones para la granivoría de semillas de Tala y Pino.

Factores	g.l.	C.M.	F	P	
Ubicación	4	12,65	17,745	<0,01	
Especie	1	0,33	0,463	0,49	
Exclusión	1	213,31	299,147	<0,01	
Especie*Exclusión	1	2,24	3,140	0,08	
Ubicación*Exclusión	4	14,96	20,981	<0,01	
Ubicación*Especie	4	8,23	11,544	<0,01	
Ubicación*Especie*Exclusión	4	5,79	8,116	<0,01	
					Ajuste p< F G-G
Tiempo	5	136,82	1258,90	<0,01	<0,01
Tiempo*Ubicación	20	0,77	7,11	<0,01	<0,01
Tiempo*Especie	5	0,71	6,57	<0,01	<0,05
Tiempo*Exclusión	5	11,65	107,20	<0,01	0,01
Tiempo*Especie*Exclusión	5	0,25	2,31	0,04	0,01
Tiempo*Ubicación*Exclusión	20	1,06	9,72	<0,01	0,01
Tiempo*Ubicación*Especie	20	0,64	5,88	<0,01	0,01
Tiempo*Ubicación*Especie*Exclusión	20	0,43	3,98	<0,01	0,01

G - G  $\epsilon = 0,58$

## 7.2) Vegetación

No se registró reclutamiento de *Pinus pinaster* en los fragmentos, mientras que la especie *Celtis tala* se encontró en los tres tamaños fragmentos (Tabla 5). No se registraron diferencias significativas en la abundancia total de plántulas entre los tres fragmentos (Figura 19), sin embargo la riqueza de especies difirió entre fragmentos, donde el fragmento grande presentó el mayor número de especies, mientras que el mediano registró la menor riqueza (Kruskal - Wallis  $H = 10.86$   $p = 0,03$ ) (Figura 20).

En relación con la composición específica en los fragmentos, la especie nativa dominante entre plántulas fue *Rapanea laetevirens* (canelón) para los tres fragmentos, además de *Scutia buxifolia* (coronilla) y *Celtis spp.* (tala) que están presentes en todos.

El fragmento grande y el pequeño registraron reclutamiento de exóticas, con dominancia de *Fraxinus pensylvanica* (fresno) en el grande y *Pyracantha coccinea* (Pyracantha) en el pequeño. En el fragmento mediano no se registró reclutamiento de exóticas (Tabla 5, Figura 21).

En relación con los árboles y arbustos adultos, no se registró la presencia de pino en ninguno de los fragmentos. Las especies nativas *Celtis spp.* (tala), *Scutia buxifolia*

(coronilla) y *Rapanea laetevirens* (canelón) están presentes en los tres fragmentos, con dominancia de *Celtis spp.* en el mediano y *Scutia buxifolia* (coronilla) en el pequeño. En el fragmento grande *Fraxinus pensylvanica* (fresno) es la especie exótica más abundante, mientras que *Pyracantha coccinea* lo es en el pequeño. Al igual que para el reclutamiento, no se encontraron especies exóticas en el fragmento mediano.

En las matrices no se encontraron plántulas de pino, mientras que sólo se registró una plántula de tala en la matriz de fresno. En relación con el reclutamiento de otras especies, se diferenciaron entre sí y con los fragmentos, ya que en la matriz de pino sólo se encontraron dos plántulas y en la pradera ninguna, mientras que la matriz de fresno presentó un reclutamiento similar al de los fragmentos, con dominancia de *Fraxinus pensylvanica* (Kruskal - Wallis  $H = 111.54$ ,  $p < 0.05$ ) (Tabla 5, Figura 19) .

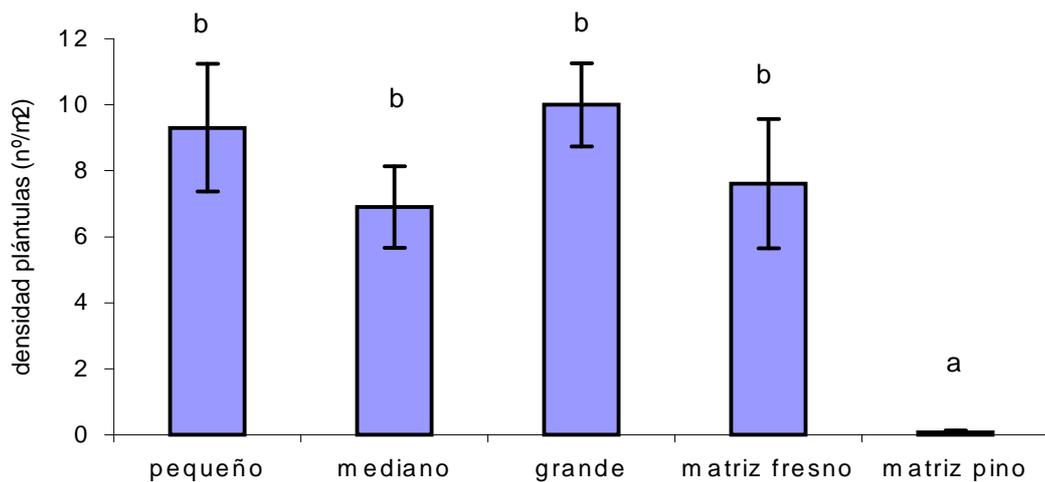


Figura 19. Densidad de plántulas ( $N^{\circ} /m^2$ ) ( $\pm ee$ ) en los sitios de estudio. Letras distintas simbolizan diferencias significativas.

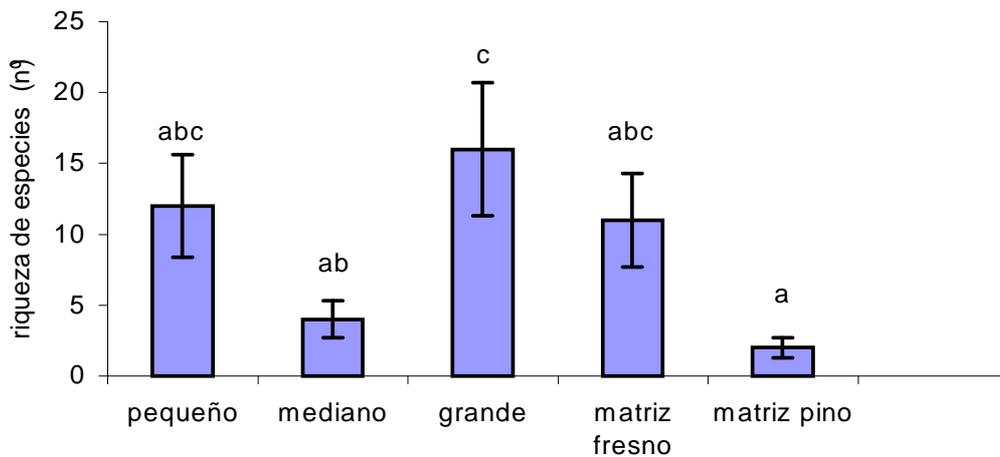


Figura 20. Riqueza de especies (plántulas) ( $\pm$  ee) en los sitios de estudio. Letras distintas simbolizan diferencias significativas.

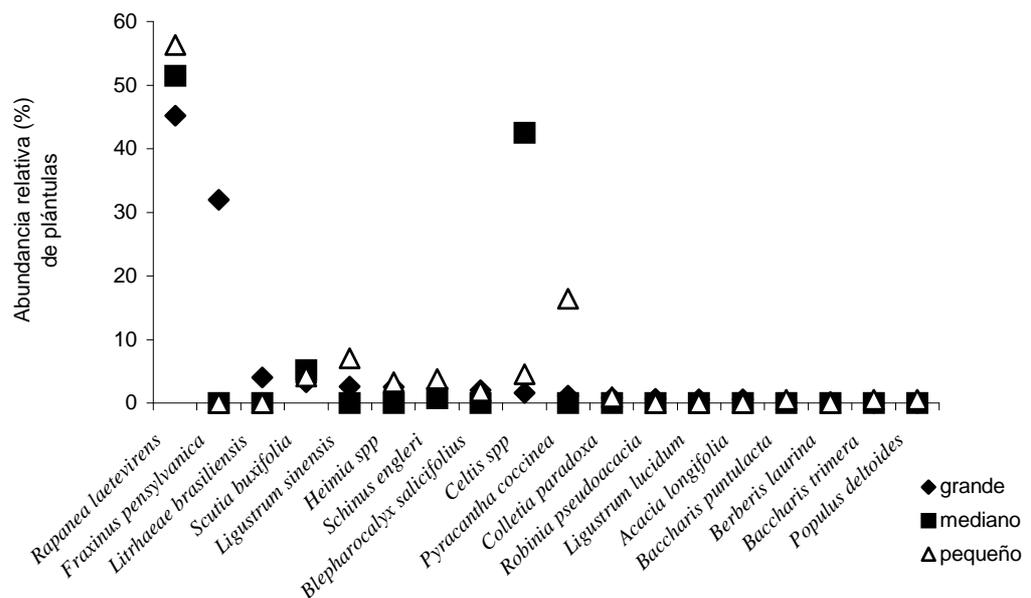


Figura 21. Abundancia relativa de plántulas (%) para cada especie en los tres fragmentos.

En cuanto a los individuos adultos en las matrices, al igual que en los fragmentos, no se registraron ejemplares de pino. Con excepción de la matriz de fresno, donde existe una dominancia de *Fraxinus pensylvanica*, en las restantes matrices

predominan especies arbustivas nativas, como es el caso de *Schinus engleri* (molle) en la matriz de pino y *Eupatorium spp.* en la pradera (Tabla 5).

En la figura 22 se grafica la abundancia relativa de plántulas y adultos de cada especie para cada tamaño de fragmento. En el fragmento grande, se registró correlación positiva entre la abundancia relativa de plántulas con la de adultos de todas las especies relevadas ( $r_s = 0.57$ ,  $p < 0.005$ ), mientras en los fragmentos mediano como en los fragmentos pequeño no se registró correlación (mediano  $r_s = 0.24$ ,  $p = 0.65$ ; pequeño  $r_s = 0.2$ ,  $p = 0.43$ ).

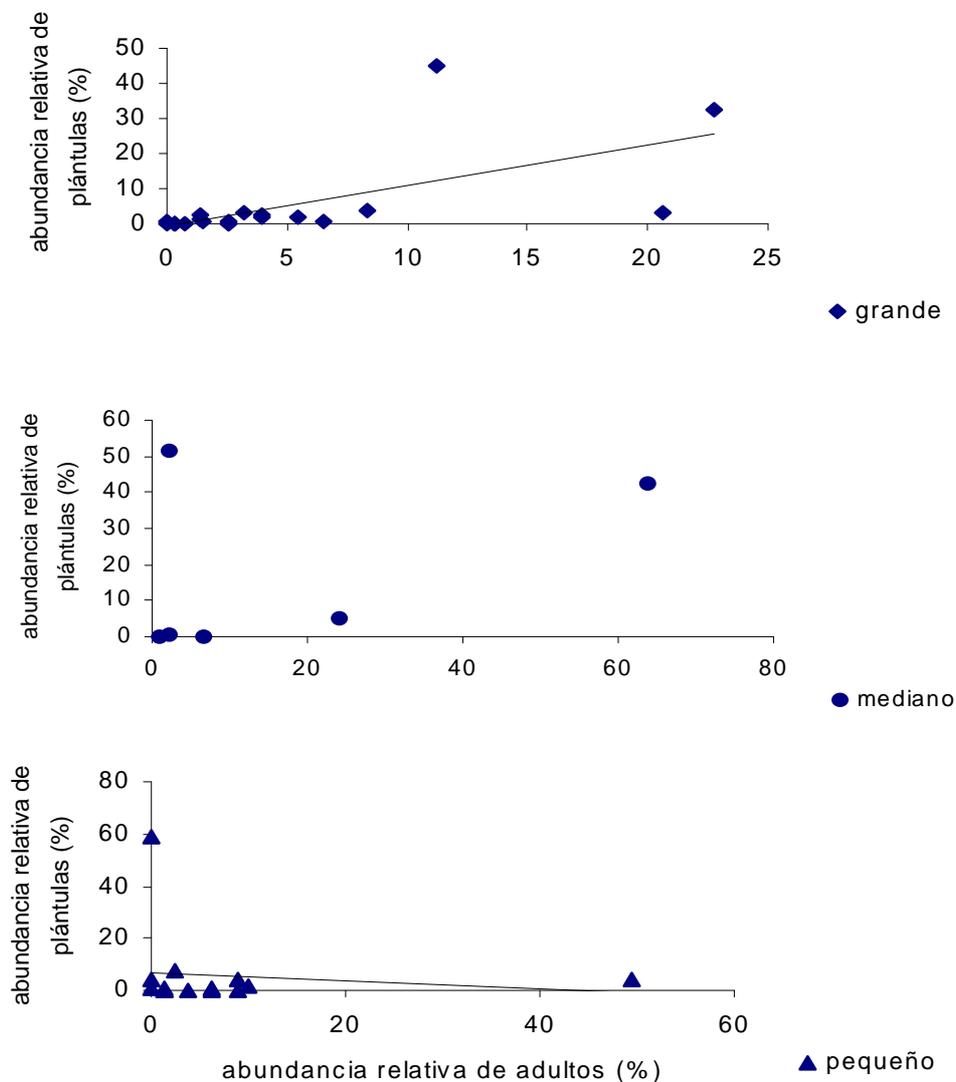


Figura 22. Correlación de rangos de Spearman entre la abundancia relativa (%) de adultos y plántulas de las especies para los fragmentos grande (a), mediano (b) y pequeño (c).

Además de las especies listadas en la Tabla 5, si bien no aparecieron en las unidades de muestreo, también estaban presentes *Ephedra tweediana* (gimnosperma nativa) y ejemplares del género *Opuntia* y *Cereus* tanto en la matriz de pino dentro del matorral psamófilo, como en el fragmento grande, todas éstas representativas de este matorral.

Tabla 5. Abundancias relativas (%) de las especies arbóreas y arbustivas (adultos y plántulas) y riqueza para especies nativas y exóticas en los fragmentos de bosque y las matrices.

Especies Nativas	Grande		Mediano		Pequeño		Matriz Fresno		Matriz Pino		Matriz Pradera	
	Adulto	Plántula	Adulto	Plántula	Adulto	Plántula	Adulto	Plántula	Adulto	Plántula	Adulto	Plántula
<i>Baccharidastrum argutum</i>	0	0	0	0	0	0	1,4	0	0	0	0	0
<i>Baccharis dracunculifolia</i>	0	0	0	0	0	0,0	0	0	6,9	0	0	0
<i>Baccharis punctulacta</i>	2,5	0,1	0	0	0	0,5	0	0	0	0	0	0
<i>Baccharis spicata</i>	0,4	0	0	0	0	0,0	1,4	0	0	0	0	0
<i>Baccharis trimera</i>	0,4	0	0	0	6,3	0,5	9,9	0	0	0	0	0
<i>Berberis laurina</i>	0	0,1	0	0	0	0,0	0,0	0	0	0	0	0
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	12,3	2	0	0	3,8	1,9	2,8	0,4	0	50	0	0
<i>Celtis spp</i>	5,4	1,6	63,7	42,5	10,1	4,5	0,0	0,4	0	0	0	0
<i>Colletia paradoxa</i>	6,5	0,9	6,6	0,0	8,9	0,9	23,9	0,0	6,9	0	7,1	0
<i>Eupatorium buniifolium</i>	0,4	0	0	0,0	6,3	0,0	8,5	0,4	6,9	0	92,9	0
<i>Heimia spp</i>	3,3	2,5	0	0,0	0	3,3	9,9	0,4	0	0	0	0
<i>Lantana spp</i>	0,7	0	0	0,0	0	0	0,0	0,0	0	0	0	0
<i>Litreae brasiliensis</i>	0	4	0	0,0	0	0	1,4	0,4	0	0	0	0
<i>Phytolacca dioica</i>	0	0	1,1	0,0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rapanea laetevirens</i>	11,2	45,2	2,2	51,5	1,3	56,3	1,4	6	0	0	0	0
<i>Schinus engleri</i>	4,0	2,3	2,2	0,8	0,0	3,8	2,8	0	79,3	50	0	0
<i>Scutia buxifolia</i>	20,6	3,3	24,2	5,2	49,4	4,2	19,7	3	0	0	0	0
<b>Total nativas</b>	<b>67,5</b>	<b>62,0</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>86,1</b>	<b>75,8</b>	<b>81,7</b>	<b>11,1</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>0</b>
<b>Riqueza (n° spp)</b>	<b>12</b>	<b>10</b>	<b>6</b>	<b>4</b>	<b>7</b>	<b>9</b>	<b>11</b>	<b>7</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>0</b>
Especies Exóticas												<b>0</b>
<i>Acacia longifolia</i>	0	0,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fraxinus pensylvanica</i>	22,7	32,0	0	0	0	0	15,4	83,7	0	0	0	0
<i>Gledithsia triacanthos</i>	0	0	0	0	1,3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ligustrum lucidum</i>	1,5	0,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ligustrum sinensis</i>	1,4	2,6	0	0	1,3	7,0	1,4	0,0	0	0	0	0
<i>Pyracantha angustifolia</i>	0,4	0	0	0	2,5	0	1,4	1,7	0	0	0	0
<i>Pyracantha coccinea</i>	1,4	1,2	0	0	8,9	16,4	0	3,0	0	0	0	0
<i>Populus deltoides</i>	0	0,0	0	0	0	0,5	0	0	0	0	0	0
<i>Robinia pseudoacacia</i>	2,5	0,7	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
<i>Solanum glaucophyllum</i>	2,5	0,0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Total exóticas</b>	<b>32,6</b>	<b>37,6</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>13,9</b>	<b>23,9</b>	<b>18,2</b>	<b>88,8</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<b>Riqueza (n° spp)</b>	<b>7</b>	<b>6</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>4</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>

## 8) DISCUSIÓN

Los fragmentos de bosque están sujetos a un alto consumo de semillas desde las dos primeras semanas, independientemente del tamaño de los mismos, así como del tipo de semilla consumida. Además, la granivoría es producida principalmente por vertebrados tanto en los fragmentos como en las matrices. Las matrices con plantaciones forestales afectan de manera diferente el consumo de semillas en los bordes del fragmento grande.

### *Efecto del tamaño de los fragmentos*

La granivoría fue alta y no difirió entre los cuatro tamaños de fragmento. Esto permite sugerir que los fragmentos escogidos para el estudio estarían incluidos en un mismo rango de tamaño. En estudios realizados en zonas templadas, se demostró que la granivoría era mayor en fragmentos entre 0,2 ha y 16 ha, mientras que en áreas boscosas de más de 100 ha el consumo disminuía (Santos & Tellería 1994; Donoso *et al* 2003), se evidencia un umbral mínimo de tamaño por debajo del cual la granivoría aumenta. En base a estas comparaciones, puede sugerirse que el fragmento mayor (3,5 ha) no sería lo suficientemente grande para generar diferencias en la conducta de los granívoros. Un posible mecanismo que estaría explicando este alto consumo de semillas en todos los fragmentos es la influencia que ejercen las matrices sobre ellos. En este sentido, cuanto más reducido el tamaño de los fragmentos, mayores serán los efectos de los factores externos, entonces, si la granivoría es elevada en las matrices, afectará a los fragmentos, ya que los granívoros utilizarán ambos hábitats para alimentarse (Saunders *et al.* 1991). Estos resultados constituyen una alerta sobre las probabilidades de conservación y/o recuperación de los fragmentos, cuando éstos no alcanzan un tamaño por lo menos 30 veces mayor que el del fragmento grande del presente estudio.

### *Efecto del tipo de semilla*

El consumo similar de las semillas de tala y pino permite sugerir que los granívoros son de dieta generalista, como ocurre en su mayoría, con los granívoros post – dispersión (Nilson 2000). Este resultado contradice la tercera predicción planteada, en relación a la preferencia de semillas nativas sobre las exóticas, como argumenta la hipótesis de ausencia de depredadores de las especies invasoras (Sallabanks & Courtney 1992; Cronk & Fuller 1995) y concuerda con lo obtenido por Katz *et al.* (2001), que

registró tasas de consumo similares para una especie nativa (*Populus deltoides*) y una exótica invasora (*Elaeagnus angustifolia*) en ambientes riparios. Es importante profundizar en los mecanismos subyacentes que explican esta conducta, ya que los granívoros generalistas tienen la capacidad de tolerar perturbaciones, como es en este caso la actividad agrícola de cultivo con especies exóticas (plantación de *Pinus pinaster* y de *Fraxinus pensylvanica*). Esta capacidad les permite utilizar fuentes alternativas de alimento tanto en los fragmentos como en las matrices modificadas, de manera de asegurar su sobrevivencia. En cambio, los organismos especialistas probablemente sean más susceptibles a la fragmentación, que disminuye la disponibilidad de microhabitats en los fragmentos y la generación de nuevas condiciones ambientales en las matrices. Asimismo, el elevado consumo de ambos tipos de semillas podría estar indicando que la oferta de semillas en los fragmentos es escasa en relación a la demanda de los granívoros, por lo tanto éstos consumirían todas las semillas disponibles (incluidas las exóticas). En este sentido, es importante considerar la época del año en que se realizó el estudio, en la que probablemente la disponibilidad de semillas provenientes de árboles y arbustos en los sitios fuera menor que en primavera y verano.

#### *Efecto del tipo de consumidor*

Los vertebrados resultaron los consumidores más importantes, con una alta tasa de granivoría durante las dos primeras semanas, patrón de consumo que concuerda con los observados en estudios realizados por Whelan *et al.* (1991). Si bien no se cuenta con evidencia directa de la identidad de los granívoros, al no realizarse muestreos específicos para identificarlos, se observaron heces de roedores dentro de algunas bandejas y marcas de consumo en los sitios de estudio (restos de cáscaras abiertas por el eje mayor o semillas con mordeduras). Estos registros permiten inferir que los vertebrados están constituidos principalmente por roedores (Katz *et al.* 2001), lo cual es coincidente con estudios realizados en ambientes templados (Whelan *et al.* 1991; Kollman 2000). En general estos mamíferos de pequeño tamaño son generalistas en el uso de habitats, así como en sus dietas. Las especies que se citan para estos ambientes en Uruguay son *Oligoryzomys flavencens* (ratón colilargo chico) y *Oligoryzomys delticola* (ratón colilargo grande) (González 2001).

El otro grupo de vertebrados de importancia en el consumo de semillas podría estar constituido por aves. Estos organismos al igual que los primeros, pueden ser

generalistas en el uso de habitats, y por lo tanto estar presentes tanto en las matrices como en los fragmentos (Santos & Tellería 1994, Donoso *et al.* 2003).

Sin embargo, es destacable la remoción por invertebrados, los cuales presentaron un patrón de consumo diferente a los vertebrados. Con excepción de la matriz de pino y borde de pino donde la granivoría fue del orden del 90% durante las dos primeras semanas, en los restantes sitios la remoción de semillas fue más lenta y menor. Esto permite sugerir que sólo aquellas semillas que no alcanzan a ser consumidas por vertebrados quedan disponibles para los invertebrados (Whelan *et al.* 1991). Además un factor que debe considerarse para evaluar estos resultados es la temperatura, ya que estos organismos son ectotermos, por lo tanto su actividad sería menor durante otoño e invierno (período en que se realizó el estudio).

Asimismo se evidenció una preferencia por las semillas de pino (2,5 veces mayor que para tala) por parte de los invertebrados asociados a la matriz de pino y el borde del fragmento hacia esa matriz, mientras que las semillas nativas fueron removidas lentamente, al ser utilizadas probablemente como alimento alternativo cuando disminuye la oferta de las exóticas. Entonces, los ambientes con cultivos de pinos promoverían la presencia de invertebrados, probablemente hormigas, las cuales presentarían una conducta de preferencia por semillas exóticas, que constituyen una oferta de alimento casi permanente en el sitio.

### *Matrices y efecto borde*

En la matriz de pradera así como en los fragmentos mediano y pequeño, contenidos en ella, los granívoros estarían utilizando los recursos disponibles por igual, mostrando la alta permeabilidad de los sitios a su acceso, así como una gran plasticidad de estos organismos en el uso de los ambientes (Rolstand 1991; Whelan *et al.* 1991, Santos & Tellería 1993; Bustamante & Vásquez 1995; Kollmann 2000). Esta matriz no resultaría hostil para los organismos, debido a que los efectos de la ganadería sobre la pradera probablemente sean menores en comparación con la forestación con especies exóticas, por lo tanto tendría menor impacto sobre la fauna local.

En el caso de las matrices con cultivo de especies forestales, estos habitats pueden officiar como sitios inhóspitos o como alternativa para algunos organismos (Bierregaard *et al.* 1992). En este estudio la matriz de pino se corresponde a un ambiente donde la actividad de los granívoros es importante, debida fundamentalmente a los invertebrados. En el caso de la matriz de fresno el consumo de semillas nativas y

exóticas fue particularmente bajo, debido probablemente a una menor abundancia de organismos, en particular de invertebrados. Esto pudo deberse a que el suelo permaneció parcialmente inundado durante el período de estudio, lo cual estaría afectando la presencia de estos organismos en el sitio.

Asimismo, se comprobó parcialmente la predicción acerca del aumento de la granivoría en los bordes del fragmento grande, ya que en el borde hacia la matriz de pino se registró el mayor consumo de semillas, similar a lo ocurrido en la matriz. En cambio, el borde hacia la plantación de fresno presentó menor consumo de semillas, al igual que la matriz de fresno hasta los 25 días, luego de los cuales la granivoría en el borde de fresno se volvió similar al resto de los sitios. Este resultado estaría evidenciando la importancia de evaluar a largo plazo este efecto, ya que a medida que transcurre el tiempo, el efecto borde puede desaparecer o acentuarse. Si bien no se registró el mismo patrón de consumo en los dos bordes del fragmento grande, se evidencia (en particular durante las primeras semanas de estudio) la influencia de las matrices. Probablemente el consumo de semillas similar en el centro y los bordes hacia el final del estudio, responda a una ausencia de verdadero "centro", por lo cual los granívoros perciben al fragmento en su conjunto como borde, como consecuencia de su reducida superficie.

### *Reclutamiento*

La ausencia de individuos adultos y plántulas de *Pinus pinaster* en los fragmentos mediano, pequeño y la matriz de pradera, se debería en primera instancia a la ausencia de fuente de propágulos cercana, ya que el área cultivada con esta especie se encuentra por lo menos a 2 km. de distancia. Sin embargo, si hubiese fuentes de semillas en el sitio o cercanas a él, se sugiere que la probabilidad de éxito en la colonización también sería baja, debido a una elevada mortalidad de las mismas, como consecuencia de su consumo. Asimismo, en la matriz de pradera la competencia de las plántulas con el tapiz herbáceo (fundamentalmente gramíneas) (Miriti 1998), junto a la herbivoría y el pisoteo producidos por el ganado, serían otros factores bióticos que controlarían el éxito en el reclutamiento. En el caso de la matriz de pino, la matriz de fresno y el fragmento grande, también la alta granivoría estaría afectando el reclutamiento de pino (Katz *et al.* 2001), junto a otros factores alineados (Feinsinger 2003). En este sentido, en el fragmento grande la cobertura vegetal generaría un sombreado relativamente uniforme, por lo que el factor luz actuaría como limitante para

que las plántulas prosperen, en el caso que las semillas sobrevivieran a los granívoros y germinaran (Richardson & Higgins 1998). En la matriz de pino el estrés hídrico (por la escasa retención del agua en el suelo arenoso), como la herbivoría pueden ser otros posibles factores coadyuvantes en la ausencia de plántulas. En cambio, es destacable en la matriz de fresno el reclutamiento exitoso de la especie exótica *Fraxinus pensylvanica*, que permite inferir el potencial generador de cambio de esta matriz.

Pese a estos resultados obtenidos mediante el muestreo de la vegetación, debe destacarse que se observaron ejemplares adultos de pino en el borde del fragmento grande (hacia la matriz de pino) así como juveniles en la matriz de pino.

En relación al reclutamiento de otras especies, no hay un patrón común para los tres tamaños de fragmento. La evidencia sugiere que la estructura específica de los fragmentos pequeño y mediano en el futuro no es previsible, ya que no se constató una correlación entre la abundancia relativa de adultos y plántulas. En cambio esto no parece ocurrir en el fragmento grande, donde la abundancia de plántulas se correlaciona positivamente con la de los adultos, lo que permite predecir que la composición será similar a la actual. Debe destacarse el alto reclutamiento de fresno en el fragmento grande, que permitiría pronosticar un escenario donde el fresno se convierta en la especie dominante en este sitio.

En síntesis los fragmentos de bosque están afectados por una intensa granivoría producida por consumidores generalistas, tolerantes a ambientes perturbados tanto por la reducción del área de los fragmentos como del uso forestal de las matrices. Si bien el consumo de semillas puede ser un factor que coadyuve, junto a otros no evaluados, a evitar o disminuir el riesgo de colonización de *Pinus pinaster*, también estaría disminuyendo las probabilidades de expansión del bosque hacia las matrices si esto ocurriera con las otras especies nativas. Asimismo, el importante reclutamiento de especies exóticas (en especial fresno) en el fragmento grande, estaría sugiriendo el cambio en la composición de especies, lo que aumentaría el riesgo de conservación del bosque.

## 9) CONCLUSIONES

- A partir de los resultados obtenidos en el presente estudio, se evidenciaría que los remanentes del bosque están sometidos a una actividad de consumo por granívoros generalistas dentro y fuera de los fragmentos.
- Los efectos del tipo de matriz dependieron de sus características, en relación al uso agrícola que presentaban. Las matrices con cultivos forestales afectaron en forma diferencial las interacciones bióticas de granivoría, particularmente la matriz de pino, donde los principales consumidores fueron invertebrados.
- El escaso conocimiento sobre la historia natural en los sistemas naturales es un factor limitante que deberá ser levantado antes que los cambios producidos por la intervención humana sean irreversibles. En este sentido en este sitio sería necesario seguir investigando sobre aspectos como la disponibilidad de semillas en el sitio y la variación estacional en su producción así como la evaluación del éxito en el establecimiento de plántulas nativas y exóticas, entre otros.

## 10) REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alonso, E.; M.J. Basagoda 1999 Los bosques y los matorrales psamófilos en el litoral platense y atlántico del Uruguay. Comunicaciones Botánicas, Museo de Historia Natural de Montevideo 113: 1-12

Alonso, E.; M.J. Basagoda 2002 La vegetación costera del SE uruguayo: ambientes y biodiversidad. Documentos de divulgación, Museo Nacional de Historia Natural y Antropología N° 5.

Altesor, A.; E. Di Landro; H. May; E. Ezcurra 1998 Long term species change in a Uruguayan grassland. Journal of Vegetation Science 9: 173-180.

Andrén, H.; P. Angelstam 1988 Elevated predation rates as an edge effect in habitat islands: experimental evidence. Ecology 69: 544-547

Bierregaard, R., T.E. Lovejoy; V. Kapos; A.A. dos Santos; R.W. Hutchings 1992 The biological dynamics of tropical rainforest fragments. BioScience 42: 859-866.

Bresciano, D.; J.A. Simonetti; A.A. Grez 1999 Edge effects in a mediterranean woodland of central Chile. Journal of Mediterranean Ecology 1: 35-40.

Burkey, T.V. 1993 Edge effects in seed and egg predation at two Neotropical rainforest sites. Biological Conservation 77: 139-143.

Bustamante, R.; A.A. Grez 1995 Consecuencias ecológicas de la fragmentación del hábitat. Ambiente & Desarrollo 11: 58-63.

Bustamante, R.; R.A. Vasquez 1995 Granivoría en *Cryptocarya Alba* (Mol.) Looser (Lauraceae): los efectos del tipo de hábitat y la densidad de semillas. Revista Chilena de Historia Natural 68: 117-122.

Bustamante, R.; I.A. Serey; S.T.A. Pickett 2003 Forest fragmentation, plant regeneration and invasión processes across edges in Central Chile. En Bradshaw, G.A., P.A. Marquet (eds.) How landscape changes. Human disturbance and ecosystem fragmentation in the Americas, Springer - Verlag, New York 145-160

Campo, J.; A. Bacigalupe; B. Costa; G. Pistone 1999 Conservación y restauración del matorral psamófilo. Documentos de Trabajo - N° 20. Facultad de Ciencias, Universidad de la República & PROBIDES, Montevideo.

Carrere, R. 2001 Monte Indígena. Mucho más que un conjunto de árboles. Ediciones de Brecha, Nordan–Comunidad, Montevideo.

Catalán, G. 1977 Semillas de árboles y arbustos forestales. Ministerio de Agricultura, Instituto nacional para la conservación de la naturaleza, Madrid Monografía 17.

GCP/RLA/133/EC Información y análisis para el manejo forestal sostenible integrando esfuerzos nacionales e internacionales en 13 países en América Latina.

<http://www.rlc.fao-org/proyecto/rla133ec/RfYcUT> (ingreso 08/12/03).

Cronk, O.; J.L. Fuller 1995 Plantas invasoras: la amenaza para los ecosistemas naturales. Nordan, Montevideo 15-32.

Debinsky, D.M.; R.D. Holt 2000 A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* 14: 342-355.

Del Puerto, O. 1987 La extensión de las comunidades arbóreas primitivas en el Uruguay. Notas Técnicas N° 1. Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Montevideo.

Didham, R.; J. Ghazoul; N. Stork; A. Davis 1996 Insect in fragmented forest: a funcional approach. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 255-260.

Donoso, D.S.; A.A. Grez; J.A. Simonetti 2003 Effect of forest fragmentation on the granivory of differently sized seeds. *Biological Conservation* 115: 63-70.

Evia, G; E.Gudynas 1999 Ecología del paisaje en Uruguay. Aportes para la conservación de la diversidad biológica. AECl, Junta de Andalucía, MVOTMA 127-136.

Fahrig, L.; A.A Grez 1996 Population spatial structure, human - caused landscape changes and specie survival. Revista Chilena de Historia Natural 69: 5-13.

Feinsinger, P. 2003 El diseño de estudios de campo para la conservación de la biodiversidad. FAN, Santa Cruz de la Sierra 31 - 34

FMAM/PUND/DINAMA/MVOTMA 1999 Propuesta de estrategia nacional para la conservación y uso sostenible de la diversidad biológica del Uruguay. Proyecto URU/96/G 31, Montevideo p. 63.

Forman, R.T.T.; M. Godron 1986 Landscape Ecology. Wiley, New York 25-26.

González, E. 2001 Introducción al estudio de los mamíferos. Vida Silvestre, Montevideo.

Grez A.A., R.O. Bustamante; J.A. Simonetti; L. Fahrig 1997 Landscape ecology and habitat fragmentation: the case of the ruil forest in Chile. In Salinas - Chavez, E & Middleton,J. (eds.) Landscape ecology as a tool for sustainable development in Latin America <http://www.brocku.ca/epi/lebk/lebk.html> (ingreso 08/12/03).

Groves, R.; A. Willis 1999 Environmental weeds and loss of native plant biodiversity: some Australian examples. Australian Journal of Environmental Management 6: 164-171.

Higgins, S.; D. Richardson; R. Cowling; T. Trinder Smith 1999 Predicting the landscape-scale distribution of alien plants and their threat to plant diversity. Conservation Biology 13 : 303-313.

Hulme, P.E.; C.W. Benkman 2000 Granivory. En Herrera, C.M.; O. Pellmyr (eds.) Plant – animal interactions. Blackwell Science, Oxford. Chapter 5.

<http://banchory.ceh.ac.uk-staffdetails-personal> pages/hulme/HulmeBenkman.pdf  
(ingreso 27/08/03).

Huston, M.A. 1994 Case studies: endemism and invasions. En Huston, M.A. (ed.) Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press 304-339.

Katz, G.; J.M. Friedman; S. Beatty 2001 Effects of physical disturbance and granivory on establishment of native and alien riparian trees in Colorado, USA. Diversity and Distribution 7: 1-4.

Keane, R. M.; M.J. Crawley 2002 Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. Trends in Ecology & Evolution 17: 164-170.

Kollman, J. 2000 Dispersal of fleshy – fruited species: a matter of spatial scale?. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 3: 29-51.

Khurana, E.; J.S. Singh; E. Khurana 2001 Ecology of tree seed and seedlings: implications for tropical forest conservation and restoration. Current Science 80: 748-757.

Lahitte, H.B.; J.A. Hurrell; M.P. Haloua; L.S. Jankwski; M.J. Belgrado 1999 Árboles rioplatenses. Árboles nativos y naturalizados del Delta del Paraná, Isla Martín García y ribera platense. L.O.L.A., Bs.As. 300 pp.

Laurance, W.F.; L.V. Ferreira; J.M. Rankin-De Merona; S.G. Laurance; R.W. Hutchings; T.E. Lovejoy 1998 Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. Conservation Biology 12: 460-464.

Lopez, E.D.; C.M. Cussac 1943 Arboles forestales en el Uruguay y problemas afines. Imprenta Mercant, Montevideo.

Lord, J.; D. Norton 1990 Scale and spatial concept of fragmentation. *Conservation Biology* 4: 197-202.

Menéndez, P.; M. Quinteros 1932 Estudio de los pinares del este del Uruguay (Primera comunicación). *Revista de la Facultad de Agronomía, Universidad de la República (Uruguay)* 6: 235-250.

Miriti, M. N. 1998 Regeneração florestal em pastagens abandonadas na Amazonia central: competição, predação e dispersão de sementes, en *Floresta Amazonica: Dinâmica, Regeneração e Manejo*. C.Gascon; P. Montinho (eds.) INPA, Manaus 179-190.

Murcia, C. 1995 Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 2: 58-62.

Myers, N. 1988 Tropical forest and their species: going, going...? En E. O. Wilson; F. M. Peter (eds.) *Biodiversity*. National Academy Press, Washington D.C. 28-35.

Nilson, M.E. 2000 The effects of post-dispersal seed predation on plant populations, with emphasis on boreal forest. Introductory research essay in animal ecology. *Journal of animal ecology*. SW, Umea. Nº 18.

Noss R. F.; B. Csuti, 1994 Habitat fragmentation. En Meffe G.K.; C.R. Carroll (eds.) *Principles of conservation biology*. Sinauer, Sunderland 237-264.

Reichman, O.J. 1979 Desert granivore foraging and its impact on seed densities and distributions. *Ecology* 60: 1085-1092.

Richardson, D.M. 1996 Forestry trees and invasive aliens. *Conservation Biology* 12: 18-26.

Richardson, D.M.; S.I. Higgins 1998 Pines as invaders in the southern hemisphere. En Richardson, D.M. (ed.) *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge 450-473.

Rico, A. 2000 Efecto de la fragmentación sobre la remoción de semillas de diferente tamaño en un bosque tropical, Beni - Bolivia. Tesis de grado Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias Puras y Naturales, Universidad Mayor de San Andrés. La Paz, Bolivia.

Rolstand, J. 1991 Consequences of forest fragmentation for the dynamics of birds populations: conceptual issues and the evidence. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 149-163.

Sallabanks, R.; S.P. Courtney 1992 Frugivory, seed predation and insect-vertebrate interactions. *Annual Review Entomology* 37: 377-400

Santos, T.; J. Tellería 1993 Fragmentación forestal y conservación de la fauna. *Ecosistemas* 4: 34-35.

\_\_\_\_\_ 1994 Influence of forest fragmentation on seed consumption and dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera*. *Biological Conservation* 70: 129-134

\_\_\_\_\_ 1997 Vertebrate predation on Holm Oak, *Quercus ilex*, acorns in a fragmented habitat: effects on seedling recruitment. *Forest Ecology and Management* 98: 181-187.

\_\_\_\_\_ 1998 Conclusiones aplicadas y medidas recomendadas. En O.A. Parques Nacionales (Ed.) Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los vertebrados en las mesetas ibéricas. Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Ministerio de Medio Ambiente, Colección técnica 117-120

Saunders, D; R.J. Hobbs; C.R. Margules 1991 Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18-31.

Schellas, J.; R. Greenberg 1996 The value of forest patches. En J. Schellas & R. Greenberg (eds.) *Forest patches in tropical landscapes*. Island Press, Whashington, DC xv -xxxvi

Simonetti, J.A.; M. Moraes; R.O. Bustamante; A.A. Grez 2001 Regeneración de bosques tropicales fragmentados del Beni. En Mostacedo, B.; T.S. Fredericksen (eds.) Regeneración natural y silvicultura en los bosques tropicales de Bolivia. Bolfor, Santa Cruz 139-155.

Turner, M.; R.T. Corlett 1996 The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 330-333.

Vitousek, P.; H. Mooney; J. Lubchenco; J. Melillo 1997 Human dominant of Earth's ecosystems. *Science* 277: 494-509.

Whelan, C.J; M.F. Willson; Ch.A. Tuma; I. Souza - Pinto 1991 Spatial and temporal patterns of postdispersal seed predation. *Canadian Journal of Botany* 69: 428-436.

Wilcove, D.; C. Mc. Lellan; A. Dobson 1986 Habitat fragmentation in the temperate zone. En Soulé, M. (ed.) *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer, Sunderland: 237-256.

Zanetta, P. 2004 Comunicación personal.

Zar, J.H. 1996 *Biostatistical Analysis*. 3ª edición. Prentice-Hall, New Jersey.