



Patrones y controles regionales de la fragmentación de pastizales naturales en Uruguay

Ana Laura Mello^{1,2,*} , Felipe Lezama¹ , Santiago Baeza¹

(1) Departamento de Sistemas Ambientales, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Av. Gral. Eugenio Garzón 780, 12900, Montevideo, Uruguay.

(2) Dirección Nacional de Biodiversidad y Servicios Ecosistémicos, Ministerio de Ambiente. Galicia 1133, Montevideo, Uruguay.

* Autora de correspondencia: A. Mello [ana.mello@ambiente.gub.uy]

> Recibido el 26 de febrero de 2023 - Aceptado el 20 de junio de 2023

Como citar: Mello, A.L., Lezama, F., Baeza, S. 2023. Patrones y controles regionales de la fragmentación de pastizales naturales en Uruguay. *Ecosistemas* 32(2): 2534. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2534>

Patrones y controles regionales de la fragmentación de pastizales naturales en Uruguay

Resumen: El reemplazo y fragmentación de ecosistemas debido a los procesos de expansión e intensificación agrícola son las mayores amenazas a la biodiversidad y servicios ecosistémicos en las Américas. En Uruguay los pastizales son los ecosistemas más transformados, pero su fragmentación ha sido escasamente estudiada. El objetivo de este trabajo fue caracterizar la fragmentación en las principales regiones de pastizales de Uruguay, identificar los sitios más fragmentados, y los controles que explican dicha fragmentación. A partir de mapas de coberturas del suelo se calcularon cinco métricas de fragmentación y se desarrollaron modelos de regresión lineal múltiple para analizar la relación entre la fragmentación y un conjunto de variables ambientales y antrópicas. La proporción de pastizales varió entre 40 a 75.8% en función de la región, y el grado de fragmentación difirió entre éstas. Las regiones con mayor proporción de pastizales presentaron mayores tamaños efectivos de malla y tamaños promedio de parches. El número y los factores que controlan la fragmentación también variaron entre regiones. Los modelos de regresión lineal múltiple muestran que entre un 36 y un 46% de la variabilidad en la fragmentación puede ser explicada por un conjunto de factores asociados con el establecimiento de cultivos agrícolas y forestales. Estos resultados aportan información clave para el diseño de políticas de conservación de pastizales en Uruguay.

Palabras clave: cambio en el uso del suelo; conservación de la biodiversidad; ecosistemas amenazados; América del Sur

Regional patterns and controls of natural grassland fragmentation in Uruguay

Abstract: The replacement and fragmentation of ecosystems due to agricultural expansion and intensification processes are the greatest threats to biodiversity and ecosystem services in the Americas. In Uruguay, grasslands are the most transformed ecosystems, but their fragmentation has been scarcely studied. The objective of this work was to characterize the fragmentation in the main grassland regions of Uruguay, identify the most fragmented sites, and the controls that explain such fragmentation. Five fragmentation metrics were calculated from land cover maps and multiple linear regression models were developed to analyze the relationship between fragmentation and a set of environmental and anthropic variables. The proportion of grasslands varied between 40 and 75.8% depending on the region, and the degree of fragmentation differed between them. The regions with the highest proportion of grasslands had higher effective mesh sizes and average patch sizes. The number and factors controlling fragmentation also varied between regions. Multiple linear regression models show that between 36 and 46% of the variability in fragmentation can be explained by a set of factors associated with the establishment of agricultural and forest crops. These results provide key information for the design of grassland conservation policies in Uruguay.

Keywords: land use change; biodiversity conservation; threatened ecosystems; South America

Introducción

Los cambios en la cobertura y el uso del suelo, el incremento de la concentración de dióxido de carbono en la atmósfera, y las alteraciones del ciclo biogeoquímico del nitrógeno, son parte de los procesos que componen el cambio global (Vitousek 1994). A su vez, los cambios en el uso del suelo como la extensión de tierras de cultivo sustituyendo la vegetación natural, son uno de los principales factores de degradación de la tierra, pérdida de biodiversidad, y servicios ecosistémicos en todo el mundo, afectando negativamente el bienestar humano. En los últimos 50 años la superficie de la tierra se ha transformado como en ninguna otra época, un 75% de esta superficie presenta modificaciones sustanciales, y un tercio es utilizada para cultivos agrícolas o pastoreo (IPBES 2018a, 2019).

La fragmentación de ecosistemas es una de las consecuencias generadas por el cambio en el uso del suelo. Este proceso consiste en la división del ecosistema en parches más pequeños y aislados, separados por la matriz de cobertura transformada. La pérdida de área, el incremento del aislamiento, y la mayor exposición a los cambios en el uso del suelo a lo largo del borde de los parches, inician cambios a largo plazo en la estructura, composición, y funcionamiento de los ecosistemas que conducen a la reducción de la riqueza de especies y la degradación de funciones como la retención de carbono, la productividad y la polinización (Haddad et al. 2015). La fragmentación puede afectar la relación entre biodiversidad y funcionamiento ecosistémico, ya sea debido a la alteración de la composición de especies, o mediante la modificación de las condiciones ambientales (Liu et al. 2018).

A su vez, la fragmentación de los ecosistemas puede ser también generada por causas naturales a diferentes escalas espaciales y temporales, desde fuerzas geológicas y el cambio climático a disturbios naturales puntuales. Sin embargo, los efectos de la fragmentación natural o antrópica son diferentes. Mientras la primera genera una estructura del paisaje compleja a la que las especies se han adaptado, la segunda produce paisajes simplificados con bordes abruptos donde los hábitats naturales remanentes quedan insertos en una matriz altamente transformada e inadecuada para muchas especies (Mullu 2016; Fahrig 2017).

Los pastizales templados son uno de los biomas más extensos ocupando cerca del 8% de la superficie terrestre. Si bien los pastizales en general son reemplazados por cultivos agrícolas o por el avance de la urbanización en todo el mundo (Wang et al. 2009; Roch y Jaeger 2014; Salazar et al. 2015; Dogaru et al. 2019), los pastizales templados son considerados los ecosistemas más alterados y amenazados del planeta en la mayoría de los continentes. Globalmente, cerca del 41% de los pastizales templados han sido convertidos a usos agrícolas, otro 7.5% a plantaciones forestales, y otro 6% han sido urbanizados, entre otras modificaciones (White et al. 2000). Sin embargo, a pesar de encontrarse entre los ecosistemas más amenazados del mundo, los análisis de su fragmentación, los factores que la determinan, y las consecuencias sobre su biodiversidad y funcionamiento ecosistémico son escasos (Bardgett et al. 2021).

La transformación de los ecosistemas debido a los procesos de expansión e intensificación agrícola son las mayores amenazas directas a la biodiversidad y los servicios ecosistémicos en la región de las Américas (IPBES 2018b). Entre éstos, los pastizales templados de América del Sur, conocidos como pastizales del Río de la Plata (Soriano et al. 1991), son uno de los más amenazados, donde signos de degradación están apareciendo aún en aquellos más conservados (Henwood 2010; Hoekstra et al. 2005). Estos pastizales representan una de las mayores extensiones de estos ecosistemas en el mundo, y albergan 4864 especies de plantas vasculares pertenecientes a 194 familias, siendo el 8% endémicas (Andrade et al. 2018). Sin embargo, es una de las regiones del mundo con las mayores tasas de cambio de cobertura y uso del suelo en los tiempos recientes debido principalmente al avance de la frontera agrícola, con un incremento de la superficie cultivada de 23% entre 2000 y 2015 (Baeza y Paruelo 2020). Los antecedentes para la región del Río de la Plata muestran que el grado de fragmentación de los pastizales varía entre las distintas subzonas estudiadas, pero en todos los casos se encuentra determinada por factores climáticos y edáficos asociados a las condiciones que favorecen el desarrollo de cultivos agrícolas (Baldi et al. 2006; Demaria et al. 2008; Ríos et al. 2022).

A partir del año 2000 y hasta el presente, Uruguay experimenta importantes cambios en la cobertura y uso del suelo como consecuencia de la expansión e intensificación de los cultivos agrícolas y forestales (Baeza y Paruelo 2018, 2020; Song et al. 2021; Baeza et al. 2022), con una pérdida neta de pastizales de 0.9 millones de hectáreas entre 2001 y 2018 (10% de la superficie remanente al año 2001) (Baeza et al. 2022). Si bien los pastizales continúan siendo el ecosistema dominante, éstos han sido claramente los más afectados por estas transformaciones. Asimismo, si bien se cuenta con una cartografía de comunidades de pastizal actualizada (Baeza et al. 2019), tanto el grado de fragmentación de estos ecosistemas, así como las consecuencias derivadas de ésta, sólo ha sido objeto de análisis parciales en algunos sitios puntuales del país, y con diferentes técnicas (Baeza et al. 2010; Tiscornia et al. 2014; Brazeiro et al. 2018; Rama et al. 2018; Botto et al. 2020; Ríos et al. 2022).

El objetivo de este trabajo es caracterizar el grado de fragmentación en las principales regiones de pastizales naturales de Uruguay, y analizar cuáles son los controles que determinan dicha fragmentación. De esta forma se buscó responder: i) ¿cómo los cambios en el uso del suelo afectan el tamaño y la configuración

de los ecosistemas de pastizal?, ii) ¿dónde se encuentran las zonas más fragmentadas?, iii) y ¿cómo varían los controles de la fragmentación entre la escala nacional y regional, y entre las diferentes regiones estudiadas?

Métodos

El área de estudio abarcó cuatro regiones geomorfológicas de Uruguay descritas por Panario (1988), abarcando 13.3 millones de hectáreas, lo que representa el 75% del total de la superficie del país, y se corresponden con grandes regiones de actividad ganadera sobre pastizales naturales: Centro Sur (CS), Sierras y Lomadas (SL), Cuesta Basáltica (CB), y Cuenca Sedimentaria del Noreste (CSN). La precipitación anual media varía entre 1100 y 1300 mm anuales, y la temperatura media anual se ubica entre los 16°C en el sureste y los 19°C en el norte. La ganadería, agricultura, y forestación se desarrollan en todas las regiones con diferente magnitud e intensidad (MGAP 2015).

Los pastizales naturales son los ecosistemas predominantes en Uruguay y en la mayoría de las regiones analizadas, presentando una importante heterogeneidad. Lezama et al. (2019) han identificado 5 comunidades y 14 subcomunidades de pastizales naturales en las cuatro regiones geomorfológicas estudiadas. Estas comunidades se encuentran determinadas por la topografía, geología, y suelos, y han sido cartografiadas junto con el resto de los usos/coberturas del suelo mediante clasificaciones supervisadas de imágenes Landsat con una resolución de 30 x 30 metros (Baeza et al. 2019).

Para caracterizar el grado de fragmentación de los pastizales y posteriormente identificar sus posibles controles, las cuatro regiones geomorfológicas analizadas fueron divididas en 1895 celdas de 10 x 10 Km. Estas celdas permiten caracterizar el grado de fragmentación de las diferentes regiones captando su variabilidad espacial con mayor nivel de detalle e identificar variaciones en sus posibles controles. Además, este tamaño es comparable a unidades de paisajes en trabajos previos sobre fragmentación en pastizales (Baldi et al. 2006; Ríos et al. 2022).

En primer lugar, para cada unidad de paisaje se calcularon cinco métricas que describen la composición y configuración del paisaje. A nivel de clase, estas métricas representan la cantidad y distribución del tipo de parche focal y pueden utilizarse como indicadores de la fragmentación (McGarigal y Marks 1995). La proporción del paisaje (PP) es una medida fundamental sobre la composición del paisaje, e informa sobre la pérdida de hábitat. A su vez, el número (NP) y tamaño medio de parches (TMP) son también métricas de relevancia dado que su progresiva reducción, al igual que la pérdida de hábitat, son un aspecto clave del proceso de fragmentación. Por otra parte, se incluyeron el tamaño efectivo de malla (TEM) y el índice de división (ID). Estas dos métricas propuestas por Jaeger (2000), tienen la ventaja de presentar un comportamiento consistente durante todas las fases del proceso de fragmentación. Asimismo, su cálculo se deriva de la distribución acumulativa de tamaños de parche, esto las hace insensibles a la omisión o adición de parches muy pequeños, y permite caracterizar el grado de división de un paisaje independientemente de su tamaño (McGarigal y Marks 1995) (Tabla 1).

El cálculo de las métricas de fragmentación se basó en la cartografía de coberturas del suelo elaborada por Baeza et al. (2019). Para simplificar el análisis, se recategorizaron las clases de uso/coertura original en un conjunto de clases menor (Tabla 2). A los efectos del análisis de fragmentación, cada uso del suelo constituyó una clase. Para todos los cálculos se utilizó el software QGIS y la extensión LeCos (Jung 2016). Las 1895 unidades de paisaje se distribuyeron de la siguiente manera: Centro Sur 338, Sierras y Lomadas 453, Basalto 627, y Cuenca Sedimentaria del Noreste 477. Las comparaciones de NP, TMP, TEM e ID entre regiones se realizaron a través de un análisis de varianza de un factor.

Tabla 1. Métricas seleccionadas para describir el grado de fragmentación de los pastizales (a_{ij} = superficie de parches de pastizal; A = superficie total de la unidad de paisaje).

Table 1. Selected metrics to describe the degree of grassland fragmentation (a_{ij} = area of grassland patches; A = total area of the landscape unit).

Métrica	Abreviación	Descripción	Fórmula
Proporción del paisaje	PP	Proporción del paisaje ocupada por la clase	$PP = \frac{\sum_{j=1}^n a_{ij}(100)}{A}$
Número de parches	NP	Número de parches de la clase en el paisaje	$NP = n_j$
Tamaño medio de parches	TMP		$TMP = \frac{\sum_{j=1}^n a_{ij} \left(\frac{1}{10.000} \right)}{n_j}$
Tamaño efectivo de malla	TEM	El tamaño de las áreas cuando el paisaje es dividido en S áreas (todas del mismo tamaño) con el mismo grado de división del paisaje	$TEM = \frac{1}{At} \sum_{i=1}^n A_i^2$
Índice de división	ID	El número de parches que se obtiene cuando se divide todo el paisaje en parches de igual tamaño de forma tal que la configuración resultante tiene el mismo grado de división que el paisaje original	$S = \frac{At^2}{\sum_{i=1}^n A_i^2}$

Tabla 2. Usos del suelo originales y su reclasificación en la cartografía utilizada para calcular las métricas de fragmentación.

Table 2. Original land uses and their reclassification in the cartography used to calculate the fragmentation metrics.

Clasificación original	Descripción	Reclasificación
Pastizales densos	Pastizales con fisonomía densa, cobertura vegetal próxima al 100%, la presencia de rocosidad y pedregosidad en superficie ocurre raramente	Pastizales
Pastizales ralos	Pastizales con fisonomía rala, cobertura vegetal baja, y presencia frecuente de rocas en superficie	Pastizales
Monte	Formaciones boscosas	Bosque nativo
Agua	Cuerpos de agua permanente	Agua
Urbano	Centros poblados y sus áreas de influencia	Urbano
Forestación	Plantaciones comerciales de los géneros <i>Pinus</i> y <i>Eucalyptus</i>	Forestación
Cultivo invierno	Zonas cultivadas entre los meses de invierno	Cultivos
Cultivo verano	Zonas cultivadas entre los meses de verano	Cultivos
Doble cultivo	Zonas cultivadas durante todo el año	Cultivos

En segunda instancia, y para analizar cuáles son los factores que se encuentran controlando el grado de fragmentación de los pastizales a escala de país y región, obtenido a partir de las métricas ya señaladas, se recopiló una amplia base de datos que reúne información climática, edáfica, de uso/cobertura del suelo, y grado de influencia antrópica (Tabla 2). Estas variables también fueron resumidas a nivel de las unidades de paisaje de 10 x 10 km usadas para caracterizar la fragmentación.

Se utilizaron 19 variables bioclimáticas generadas a partir de los valores mensuales de temperatura y precipitación (Hijmans et al. 2005) que fueron obtenidas de la base de WorldClim (<https://worldclim.org/>). Las variables edáficas drenaje, textura, profundidad del suelo e índice *Coneat*, fueron construidas a partir de la cartografía de suelos del Uruguay (MGAP 1976). Para cada categoría cualitativa de drenaje, textura, y profundidad del suelo, se asignó un valor en una escala de 0 a 5. Para cada celda de 10x10 km se obtuvo el valor promedio de cada variable a partir de la suma ponderada de la superficie que cada categoría ocupa en función de su valor en la escala. La otra variable utilizada vinculada a características edáficas fue el índice *Coneat* calculado como el promedio ponderado del índice para cada celda de la grilla. Este índice determina la aptitud de los suelos en función de su capacidad productiva en términos de carne bovina, ovina y lana en pie (MGAP 1979). Como media de la influencia humana en el paisaje se generaron cinco variables: densidad de población, distancia a centros poblados, densidad de caminos y rutas, y

superficie media de padrones. En términos del uso/cobertura del suelo, debido a que en Uruguay los pastizales naturales son reemplazados fundamentalmente por cultivos y forestación comercial, la cobertura de estas categorías fue excluida del análisis para evitar circularidad. En cambio, se incluyó la cobertura de bosques nativos para intentar captar la fragmentación de los pastizales de origen natural. Adicionalmente, a los efectos de captar procesos de autocorrelación espacial y agrupamientos en los procesos de fragmentación se incluyó en los análisis la latitud y longitud del centroide de cada celda.

A partir de la base de datos descripta se desarrollaron modelos de regresión lineal múltiple tomando el TEM como variable dependiente. Los modelos generados fueron del tipo *forward stepwise*, usando la probabilidad de F para definir la entrada o eliminación de las variables en los modelos. Las variables con niveles de significación de su valor de F menores a 0.05 entraron al modelo, y aquellas con valores mayores a 0.1 fueron eliminadas. Asimismo, para evitar incluir en un mismo modelo variables correlacionadas (multicolinealidad), se utilizó el factor de inflación de la varianza (FIV) y la tolerancia para las variables individuales. Las variables incluidas en los modelos presentaron un $FIV < 2$ y valores de tolerancia > 0.1 (Daoud 2017; Shrestha 2020). Todos los análisis se desarrollaron con el software SPSS (IBM). La Tabla 3 resume las variables incluidas en los modelos de regresión lineal múltiple, mientras que las variables utilizadas, pero no incluidas pueden consultarse en el la Tabla A1 del Apéndice.

Tabla 3. Variables incluidas en los modelos de regresión lineal múltiple por pasos.**Table 3.** Variables included in the stepwise multiple linear regression model.

Variable	Descripción	Abreviación	Fuente
Drenaje	nulo = 1; lento = 25; moderado = 50; rápido = 75, excesivo = 100	Dre	MGAP 1976
Textura	liviana = 1; media = 50; pesada = 100	Tex	MGAP 1976
Profundidad	superficial = 1; medio = 50; profundo = 100	Prof	MGAP 1976
Índice de productividad (CONEAT)	Valores promedio por unidad de paisaje	IC	MGAP 1976
Rango diario de temperatura	Promedio mensual (temperatura máxima - temperatura mínima)	RdT	WorldClim (Hijmans et al. 2005)
Temperatura mínima del mes más frío		Tmín+frío	WorldClim (Hijmans et al. 2005)
Temperatura del cuarto más seco		T+sec	WorldClim (Hijmans et al. 2005)
Temperatura del cuarto más húmedo		T+hum	WorldClim (Hijmans et al. 2005)
Precipitación del cuarto más seco		P+sec	WorldClim (Hijmans et al. 2005)
Precipitación del cuarto más frío		P+frío	WorldClim (Hijmans et al. 2005)
Superficie promedio de padrones	Superficie promedio de los padrones que tocan cada unidad de paisaje	SP	Observatorio Ambiental Nacional - Ministerio de Ambiente. Padronario rural
Bosque Nativo	Proporción de bosque nativo por unidad de paisaje	BN	Baeza et al. 2019
Latitud	Coordenadas en el eje Y del centroide de la unidad del paisaje	Lat	Elaboración propia con el software ArcGis
Longitud	Coordenadas en el eje X del centroide de la unidad del paisaje	Long	Elaboración propia con el software ArcGis

Resultados

La proporción de pastizales varió entre 40 a 75.8% (Tabla 4; Fig. 1), correspondiendo estos valores a las regiones Centro Sur y Cuesta Basáltica, respectivamente. La proporción de cultivos agrícolas y forestales también varía entre las regiones, evidenciando que los procesos de reemplazo de pastizales naturales varían también en función de la región. Centro Sur fue la región con mayor proporción de cultivos agrícolas con un 53%, siguiéndole la Cuenca Sedimentaria del Noreste con un 24%, la Cuesta Basáltica con 14%, y 10% la región de Sierras y Lomadas. Por otra parte, los cultivos forestales ocupan un 12% de la superficie en la Cuenca Sedimentaria del Noreste y Sierras y Lomadas, mientras que en el resto de las regiones no llegan al 1%.

El grado de fragmentación difirió entre las regiones estudiadas en términos de todas las métricas utilizadas. El número de parches fue mayor en Sierras y Lomadas y Cuenca Sedimentaria del Noreste ($F=121.24$; $p<0.001$), (Fig. 2A). El tamaño promedio de los parches fue significativamente mayor en la Cuesta Basáltica, mostrando valores similares en las restantes regiones ($F=53.37$; $p<0.001$) (Fig. 2B). El tamaño efectivo de malla promedio tuvo un mínimo de 735.76 y un máximo de 3348.89 hectáreas, y presentó diferencias significativas entre todas las regiones ($F=152.06$; $p<0.001$) (Fig. 2C). La Cuesta Basáltica y las Sierras y Lomadas presentaron los mayores valores promedio de tamaño efectivo de malla, 3349 y 2428 hectáreas respectivamente. El índice de división varió entre 11.36 y 621.98, siendo máximo en la región Centro Sur con diferencias significativas respecto al resto de las regiones ($F=26.94$; $p<0.001$) (Fig. 2D).

Todas las métricas coincidieron en indicar a la Cuesta Basáltica como la región menos fragmentada. Esta región presentó el menor número y el mayor tamaño promedio de parches, y a su vez, el mayor tamaño efectivo de malla y menor índice de división. Por otra parte, la región Centro Sur es la que presenta los mayores grados de fragmentación, lo que se expresa principalmente por sus bajos tamaños efectivos de malla y un elevado índice de división. A su vez, más allá de la comparación entre regiones, fue posible también identificar sitios más y menos fragmentados dentro de cada región (Fig. 3).

Factores que controlan la fragmentación

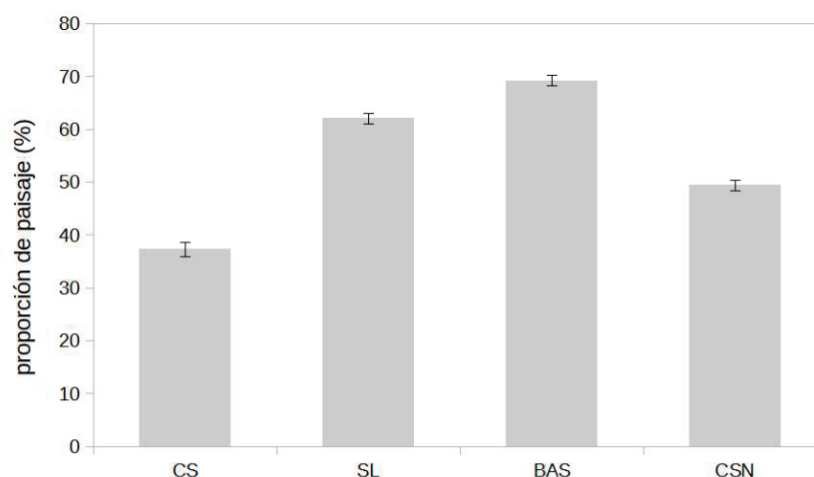
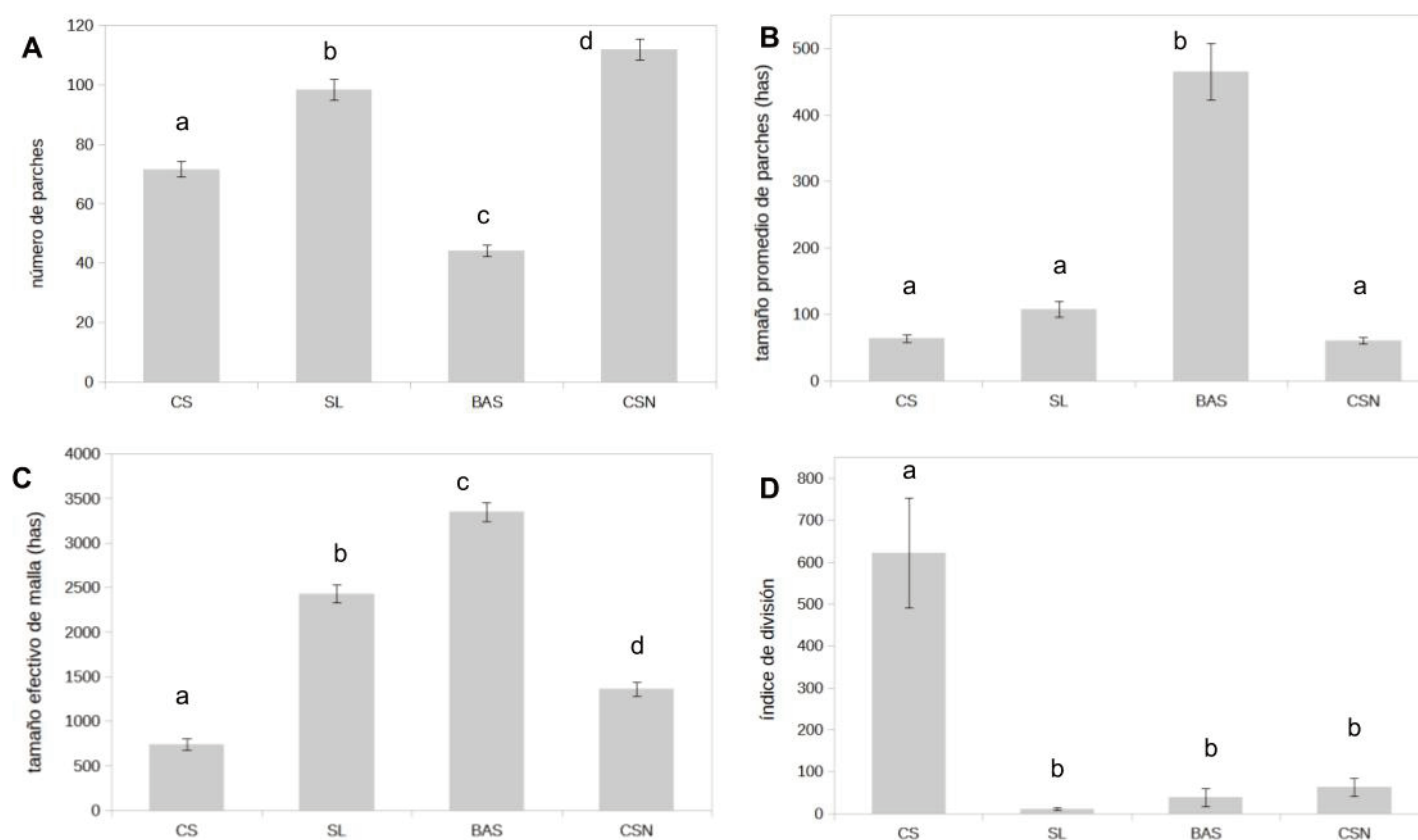
Los modelos de regresión lineal múltiple mostraron que entre un 35 y un 46% de la variabilidad en el grado de fragmentación, medido a través del tamaño efectivo de malla, puede ser explicada a partir de distintas variables ambientales y antrópicas, a escala país y de región (Tabla 5). Los coeficientes de determinación parcial (r^2p) muestran que a escala país la textura y profundidad del suelo, junto con la superficie de bosque nativo, son los factores explicativos más importantes, sin embargo, con excepción de la Cuesta Basáltica, estos controles no se expresan a escala regional. A su vez, la proporción de bosques nativos tiene una relación negativa con el TEM, explicando parcialmente la fragmentación tanto a nivel país como en todas las regiones analizadas. La superficie de padrones fue la única de cinco variables antrópicas analizadas, presente en los modelos.

En la región Centro-Sur, el gradiente longitudinal y latitudinal explican en mayor medida el grado de fragmentación de los pastizales en el Centro Sur, con un 22% y 9% respectivamente. La fragmentación disminuye de oeste a este, y de norte a sur. De la misma forma, la distribución de los suelos en la región también varía de oeste a este, correspondiendo los sitios más fragmentados con los suelos de mayor potencial agrícola. El drenaje del suelo y la superficie de bosque nativo explican también, pero en menor medida, el grado de fragmentación en esta región. Los sitios más fragmentados presentan mayores superficies de bosques nativos, y suelos con menor velocidad de drenaje.

Los factores climáticos fueron los más importantes en la región de SL. La temperatura mínima del mes más frío y la temperatura media del cuarto más húmedo son dos de los cuatro factores que explican la fragmentación de los pastizales de SL. Sin embargo, el peso relativo de la temperatura del mes más frío es mayor, llegando a explicar un 23% de la fragmentación contra un 3% de la temperatura media del cuarto más húmedo. La temperatura mínima del mes más frío mostró una relación negativa con el TEM, por tanto, el grado de fragmentación es menor en sitios con temperaturas mínimas más bajas ($\beta_{st} = -0.2$ y $r^2p = 0.23$). En Sierras y Lomadas la proporción de bosques nativos llega a explicar un 15% de la variabilidad del grado de fragmentación de los pastizales

Tabla 4. Proporción de paisaje (%) para todas las clases de uso por región geomorfológica.**Table 4.** Landscape proportion (%) for all use classes by geomorphological region.

	Superficie (has)	PP	NP
Centro Sur	881 645	40%	21 696
Cuenca Sedimentaria del Noreste	1 686 858	51%	49 927
Sierras y Lomadas	2 091 982	67%	41 266
Cuesta Basáltica	3 302 817	75%	25 471

**Figura 1.** Proporción de paisaje (porcentaje) para cuatro regiones geomorfológicas (unidad de paisaje de 10x10 kilómetros). CS=Centro Sur; SL= Sierras y Lomadas; BAS= Cuesta Basáltica; CSN=Cuenca Sedimentaria del Noreste.**Figure 1.** Landscape proportion (percentage) for four geomorphological regions (10x10 kilometer landscape unit). CS= South Central; SL= Eastern Hills; BAS= Basaltic; CSN=North Eastern Sedimentary Basin.**Figura 2.** Métricas de fragmentación para cuatro regiones geomorfológicas (unidad de paisaje 10x10 kilómetros). CS=Centro Sur; SL= Sierras y Lomadas; BAS= Cuesta Basáltica; CSN=Cuenca Sedimentaria del Noreste. **A)** Número de parches; **B)** Tamaño promedio de parches (hectáreas); **C)** Tamaño efectivo de malla en unidades de paisaje de 10x10 kilómetros; **D)** Índice de división. Las letras indican diferencias significativas entre grupos ($p < 0.001$).**Figure 2.** Fragmentation metrics for four geomorphological regions (10x10 kilometer landscape unit). CS= South Central; SL= Eastern Hills; BAS= Basaltic; CSN=North Eastern Sedimentary Basin. **A)** Number of patches; **B)** Average size of patches (hectares); **C)** Effective mesh size in landscape units of 10x10 kilometers; **D)** Index of division. Letters indicate significant differences between groups ($p < 0.001$).

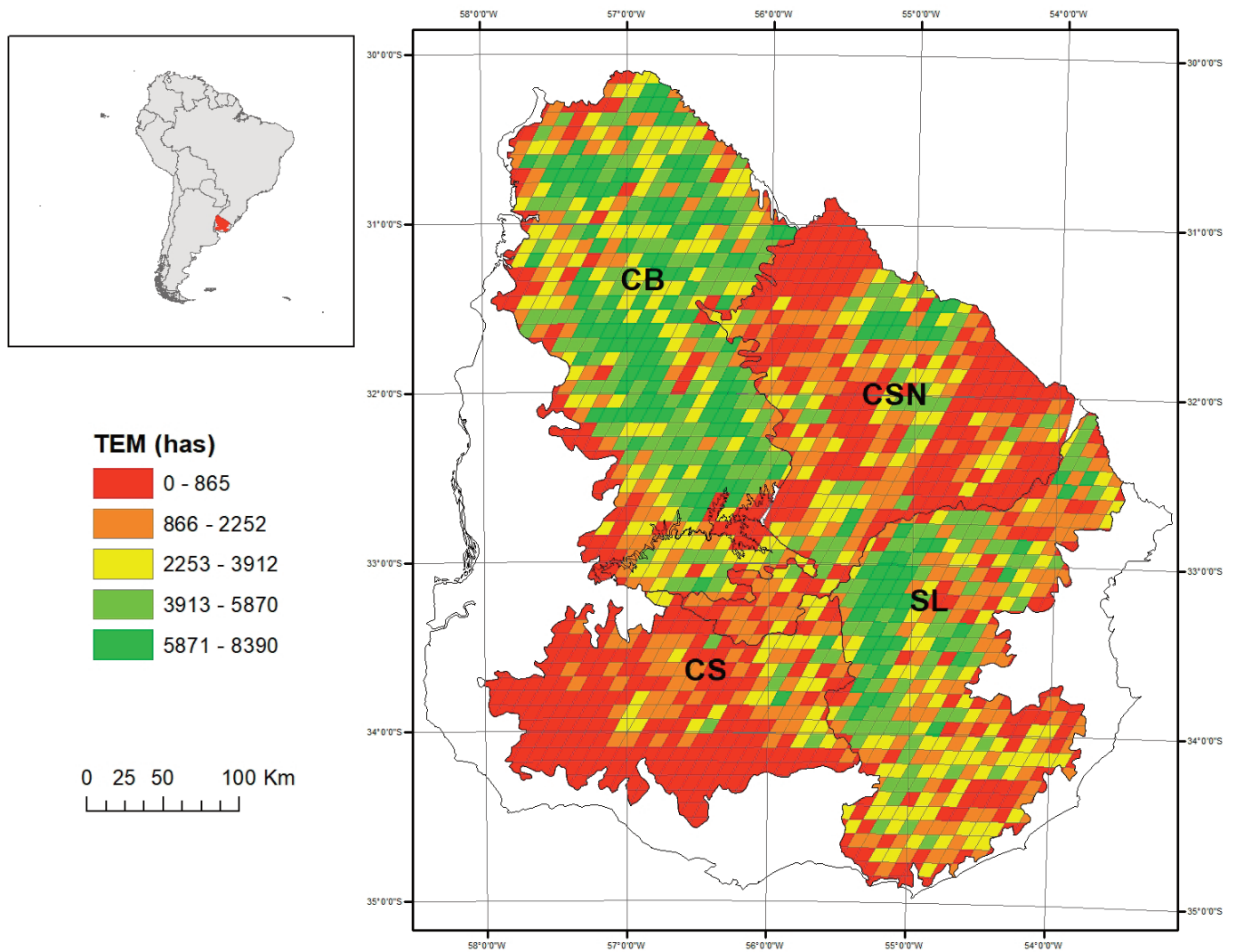


Figura 3. Tamaño efectivo de malla (hectáreas) en unidades de paisaje de 10x10 kilómetros. CS=Centro Sur; SL= Sierras y Lomadas; BAS= Cuesta Basáltica; CSN=Cuenca Sedimentaria del Noreste.

Figure 3. Effective mesh size (hectares) in 10x10 kilometer landscape units. CS= South Central; SL= Eastern Hills; BAS= Basaltic; CSN=North Eastern Sedimentary Basin.

Tabla 5. Modelos de regresión lineal múltiple para las regiones Centro Sur, Cuenca Sedimentaria del Noreste, Sierras y Lomadas, y Cuesta Basáltica. Para todos los casos la variable dependiente fue el tamaño efectivo de malla de los pastizales por unidad de paisaje (10x10km). β_{st} = coeficiente estandarizado beta; r^2p = R cuadro parcial; R^2 = R cuadrado. Long=longitud; Lat=latitud; Dre=drenaje del suelo; Tex=textura del suelo; Prof=profundidad del suelo; IC=Índice Coneat; RdT=rango diurno de temperatura; Tmín+frio=temperatura mínima del mes más frío; T+sec= temperatura del cuarto más seco; T+hum= temperatura del cuarto más húmedo; P+sec= precipitación del cuarto más seco; P+frio= precipitación del cuarto más frío; BN=proporción de bosque nativo; SP=superficie de padrón. $p<0.001$.

Table 5. Multiple linear regression models for the South Central, Eastern Hills, Basaltic, and North Eastern Sedimentary Basin regions. For all cases, the dependent variable was the effective mesh size of grasslands per landscape unit (10x10km). β_{st} = beta standardized coefficient; r^2p = partial R squared; r^2 = R squared. Long=longitude; lat=latitude; Dre=soil drainage; Tex=soil texture; Prof=soil depth; IC=Coneat Index; RdT=diurnal temperature range; Tmín+frio=minimum temperature of the coldest month; T+sec= temperature of the driest quarter; T+hum=temperature of the wettest quarter; P+sec= precipitation of the driest quarter; P+frio= precipitation of the coldest quarter; BN=proportion of native forest; SP=parcel area. $p<0.001$.

	Long	Lat	Dre	Tex	Prof	IC	RdT	Tmín+frio	T+sec	T+hum	P+sec	P+frio	BN	SP	R2
Uruguay	β_{st}		0.25	0.30	-0.29		0.23						-0.28		
	r^2p		0.05	0.10	0.09		0.05						0.06		0.36
Centro Sur	β_{st}	-0.51	-0.32	0.29									-0.19		
	r^2p	0.22	0.09	0.07									0.03		0.42
Sierras y Lomadas	β_{st}							-0.43		0.187			-0.37	-0.21	
	r^2p							0.23		0.03			0.149	0.04	0.46
Cuenca Sedimentaria del Noreste	β_{st}					0.36	0.30		0.29		0.22	-0.21	-0.24	-0.17	
	r^2p					0.13	0.06		0.028		0.028	0.04	0.04	27	0.35
Cuesta Basáltica	β_{st}			0.44	-0.26		0.28						-0.32		
	r^2p			0.134	0.09		0.07						0.06		0.36

($r^2p=0.149$). La superficie de padrones, si bien con un coeficiente de determinación parcial bajo, fue el tercer factor en importancia en esta región ($r^2p=0.041$).

El modelo de regresión múltiple para la CSN incluye siete factores siendo una variable edáfica la que determina principalmente el grado de fragmentación, el índice *Coneat* es control principal ($r^2p=0.13$), y muestra una relación positiva con el TEM, es decir que la fragmentación es menor en aquellos sitios con mayor índice *Coneat*. A su vez, cuatro variables climáticas explican en conjunto otro 16% de la fragmentación en esta región: rango diurno medio de temperatura, precipitación del cuarto más seco y más frío, y temperatura media del cuarto más seco. El modelo también incluyó como variables explicativas la superficie de bosque nativo y la superficie de padrones, al igual que en la región CS, los sitios más fragmentados presentan mayores superficies de bosques nativos, y menor superficie promedio de padrones.

De los cuatro factores que controlan el grado de fragmentación en la CB, dos son variables edáficas (textura y profundidad del suelo) y explican en conjunto un 22% de la variabilidad en la fragmentación (Tabla 5). El TEM tiene una relación positiva con la textura del suelo, pero negativa con su profundidad. Es decir que el grado de fragmentación es mayor en aquellos sitios con suelos más pesados y drenados, y profundos. Por otra parte, la superficie de bosque nativo es el tercer factor en importancia explicando un 6% de la fragmentación en esta región ($r^2p=0.06$). El modelo de regresión lineal múltiple incluyó también el rango diurno medio de temperatura como variable explicativa del grado de fragmentación en esta región.

Discusión

Este trabajo presenta por primera vez el grado de fragmentación de los pastizales naturales de las principales regiones ganaderas de Uruguay. Nuestros resultados muestran no sólo cómo varía la proporción de pastizales remanentes y su grado de fragmentación entre y dentro de las diferentes regiones del país, sino que también identifica sus principales controles a escala nacional y regional. Los resultados obtenidos muestran que las dos regiones más fragmentadas son aquellas que han perdido mayor proporción de pastizales como consecuencia del avance de la frontera agrícola – forestal. Los controles que explican el grado de fragmentación están asociados a las condiciones que limitan o favorecen el desarrollo de estas actividades.

A escala país, las variables edáficas textura, profundidad, y drenaje del suelo, asociadas a la aptitud agrícola, son los principales controles de la fragmentación, al igual que lo reportado en otros trabajos en Uruguay y Argentina (Baldi et al. 2006; Ríos et al. 2022). Esta actividad es una de las principales causantes del cambio en el uso del suelo y el reemplazo de pastizales en toda la región del Río de la Plata en los últimos 20 años (Baeza et al. 2022). Este patrón se observa también a escala regional, pero reflejado en relaciones con otras variables explicativas en algunos casos. Mientras que en la Cuesta Basáltica son también las variables edáficas la que explican la fragmentación, en la región Centro Sur, estas quedan parcialmente enmascaradas. Además del drenaje (también vinculado a la aptitud agrícola), los gradientes longitudinal y latitudinal son el principal control de la fragmentación. Estos gradientes coinciden con un gradiente de fertilidad del suelo, donde los suelos más fértiles del sur oeste de la región presentan las unidades de paisaje más fragmentadas. El motivo por el cual la profundidad y la textura no ingresaron a los modelos como variables explicativas probablemente esté vinculado a la escala de análisis, donde la cartografía de suelos 1:1000000 utilizada y/o, la grilla de 10x10 km utilizada en la descripción del paisaje, no permitieron captar la relación de las variables edáficas con las métricas de fragmentación. Un enmascaramiento similar de las variables edáficas asociado a la escala es reportado por Ríos et al. (2022) en las planicies del este de Uruguay. Por otro lado, en la Cuenca Sedimentaria del Noreste, una zona de amplio desarrollo forestal (Baeza y Paruelo 2020), las unidades de paisaje con

valores de índice de productividad ganadera (índice *Coneat*) más altos presentaron menor grado de fragmentación. Una posible explicación es que los suelos con valores de índice de productividad ganadera más bajos, que son marginales para otras actividades, se priorizan para cultivos forestales. Hay que tener en cuenta que la normativa nacional (Ley 15.939, Decreto 452/988) promueve el desarrollo de las plantaciones forestales en suelos con bajo índice *Coneat*. Por tanto, la forestación y la agricultura operan como factores de reemplazo de pastizales, pero dependiendo de la región lo hacen en los suelos más fértiles o marginales. Esta importancia relativa diferente de los controles de la fragmentación de pastizales asociado a diferentes actividades agropecuarias solo es percibida cuando analizamos los datos a escala regional.

En relación a los controles climáticos, a escala nacional el rango diurno de temperatura explica parte del grado de fragmentación siendo este menor en los sitios donde se registra mayor amplitud térmica diurna. Toranza (2022) encontró que existe una relación negativa entre el rango anual de temperatura y la presencia y cobertura de bosque serrano. De esta manera, podría haber un control indirecto sobre la fragmentación, es decir, mediado por su efecto sobre los bosques (ver más adelante). Esto también se observa en las regiones Cuesta Basáltica y Cuenca Sedimentaria del Noreste. A su vez, en el caso de la región de Sierras y Lomadas, la temperatura mínima del mes más frío fue la variable explicativa de mayor peso, siendo menor la fragmentación en los sitios con temperaturas más bajas. Si bien las temperaturas mínimas pueden determinar el ciclo de los cultivos (Corsi 1982), no existe evidencia de que este factor se encuentre actualmente limitando la expansión de los cultivos agrícolas o forestales en esta región. Es posible que este control esté alineado con otro factor que favorezca la conservación del pastizal, por ejemplo, la distancia al océano, puertos o rutas principales, aspectos logísticos vinculados al establecimiento de plantaciones forestales. El control indirecto sobre la fragmentación mediado por el efecto de la temperatura sobre los bosques también podría explicar este patrón. En la Cuenca Sedimentaria del Noreste, la precipitación del cuarto más seco y la precipitación del cuarto más frío explican el grado de fragmentación de pastizales, con una relación positiva y negativa respectivamente. Sin embargo, no hemos encontrado una explicación a esta relación, entendiendo que puede tratarse de controles indirectos o artefactos del modelo.

La superficie promedio de padrones explicó parte del grado de fragmentación en la Cuenca Sedimentaria del Noreste y en Sierras y Lomadas. Considerando el conjunto de las cuatro regiones estudiadas, la CSN y SL concentran aproximadamente el 75% de los cultivos forestales. Los datos del Censo Agropecuario del 2011 (MGAP 2011) indican que aproximadamente el 60% de los cultivos forestales corresponde a plantaciones de más de 1000 hectáreas, por tanto, parecería razonable asumir que los pastizales se encuentran menos fragmentados en establecimientos de menores superficies. Resultados similares fueron obtenidos en un análisis de fragmentación de pastizales en la región de las Planicies del Este, donde se encontró que los cultivos de arroz se desarrollan en los padrones de mayor tamaño (Ríos et al. 2022). Por otra parte, la densidad de población no explicó la fragmentación de pastizales en ninguna de las regiones. Si bien la agricultura y la forestación generan cambios demográficos, estos se dan en un contexto de baja densidad poblacional general (Riella y Ramírez 2008; Arbeletche y Gutierrez 2010). A su vez, la superficie de uso urbano que corresponde a los centros poblados es marginal en relación al total de la superficie estudiada (Baeza et al. 2019) por lo que, si bien este uso puede contribuir a la pérdida y fragmentación de pastizales, no es determinante a escala nacional ni regional. La evaluación de los factores que controlan el grado de fragmentación en las diferentes regiones podría completarse integrando variables sociales y económicas, por ejemplo, valor y modo de tenencia de la tierra, costos de servicios de siembra y cosecha, distancia a centros de acopio o plantas industriales. Sin embargo, parte de estas variables presentan la dificultad de no contar con datos disponibles a las escalas necesarias para ser incluidas en los análisis.

Tanto a escala de país como en todas las regiones estudiadas, la fragmentación también se encuentra determinada por la proporción de bosques nativos, lo que representa un control natural asociado a la heterogeneidad del paisaje. Su peso relativo difirió entre las regiones, siendo mayor en la región de Sierras y Lomas donde se localizan el 72% de los bosques serranos y quebradas del país (Toranza et al. 2019). Esta región, junto con la Cuenca Sedimentaria del Noreste, son las que poseen mayores superficies totales de bosques (8.2 y 8.8% respectivamente). Además de dar cuenta de la heterogeneidad estructural del paisaje, este resultado también pone de manifiesto la potencial interrelación e interdependencia entre bosques y pastizales. Toranza et al. (2019) encontraron que los bosques serranos y de quebradas presentan un importante grado de parchosidad, y que 44% de los parches posee un dosel con una cobertura de árboles menor al 50%, ubicándose en una zona de transición entre bosques y pastizales, representando estados alternativos que dependen de las interacciones entre clima, fuego, y la intensidad del pastoreo (Etchebarne y Brazeiro 2016). A diferencia de la fragmentación generada por el cambio en el uso del suelo, no se espera que la fragmentación que generan los bosques afecte negativamente la biodiversidad o el funcionamiento ecosistémico de los pastizales, dado que se considera como parte de la heterogeneidad ambiental natural y las especies han evolucionado de forma adaptativa bajo esa condición (Cheptou et al. 2017).

Comprender los factores forzantes de la fragmentación antropogénica es fundamental para mitigar sus consecuencias y generar políticas activas que contribuyan a la conservación de los pastizales. Conocer la variación espacial de éstos es clave para que los procesos de planificación de la conservación tengan en consideración que diferentes territorios necesitan diferentes abordajes. Este trabajo constituye un primer paso en ese sentido, no obstante, quedan abiertas nuevas interrogantes. En primer lugar, cabe preguntarse cómo la fragmentación afecta la composición y abundancia de las especies de pastizal, así como cuánto de este efecto estará determinado por la superficie de pastizales remanentes, y el tiempo transcurrido desde la fragmentación. Por otra parte, se hace necesario abordar los efectos de cada matriz en particular. El contexto de la fragmentación influenciará las interacciones entre los parches y el paisaje, a la vez que la calidad de la matriz determina la abundancia y composición de las especies entre los parches fragmentados (Mullu 2016). Dadas las diferencias estructurales y temporales de los cultivos agrícolas y forestales, cabe esperar que tanto la configuración espacial de los pastizales fragmentados, así como los efectos sobre su biodiversidad y funcionamiento ecosistémico varíen en función de si se encuentra en el contexto de una matriz agrícola o forestal.

En Uruguay, los objetivos de conservación de pastizales no se reflejan aun adecuadamente en la política pública. La falta de acción queda en evidencia por la limitada inclusión de mecanismos de protección en las estrategias de planificación local y regional, y en los bajos niveles de superficie protegida (Gorosabel et al. 2020). Nuestros resultados son un insumo relevante para avanzar hacia una propuesta que, como proponen Gorosabel et al. (2020) incluya la expansión de la superficie de pastizales protegidos bajo el Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Uruguay, la generación de incentivos para que propietarios privados conserven sus pastizales, y la regulación de los cambios de uso del suelo a través de la identificación de parches de pastizal prioritarios. Asimismo, se resalta la importancia de que las estrategias de conservación consideren la heterogeneidad del paisaje conformada por mosaicos de bosques y pastizales, particularmente en los paisajes sierras y quebradas.

Contribución de los autores

Ana Laura Mello: Análisis formal, Conceptualización, Investigación, Metodología, Redacción - borrador original, Redacción - revisión y edición, Visualización. Felipe Lezama:

Administración del proyecto, Adquisición de fondos, Conceptualización, Metodología, Redacción - revisión y edición, Supervisión. Santiago Baeza: Administración del proyecto, Adquisición de fondos, Conceptualización, Metodología, Redacción - revisión y edición, Supervisión

Agradecimientos

Proyecto ANII Innovagro Biodiversidad del campo natural en un contexto de la intensificación de la producción agropecuaria (148811). Proyecto CSIC I+D - Cambios estructurales en el paisaje agrario uruguayo y su efecto sobre la provisión de servicios ecosistémicos. Insumos para el proceso de ordenamiento territorial.

Referencias

- Andrade, B., Marchesi, E., Burkart, S., Setubal, R., Lezama, F., Perelman, S., Schneider, A., et al. 2018. Vascular plant species richness and distribution in the Río de la Plata grasslands. *Botanical Journal of the Linnean Society* 188(3):250-256
- Arbeletche, P., Gutiérrez, G. 2010. Crecimiento de la agricultura en Uruguay: exclusión social o integración económica en redes. *Pampa* N°6.
- Baeza, S., Paruelo, J.M. 2018. Spatial and temporal variation of human appropriation of net primary production in the Río de la Plata grasslands. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* 145: 238-249.
- Baeza, S., Paruelo, J.M. 2020. Land Use/Land Cover Change (2000–2014) in the Río de la Plata Grasslands: An Analysis Based on MODIS NDVI Time Series. *Remote Sensing* 12, 381.
- Baeza, S., Lezama, F., Piñeiro, G., Altesor, A., Paruelo, J.M. 2010. Spatial variability of above-ground net primary production in uruguayan grasslands: A remote sensing approach. *Applied Vegetation Science* 13: 72-85.
- Baeza, S., Rama, G., Lezama, F. 2019. Cartografía de los pastizales en las regiones geomorfológicas de Uruguay predominantemente ganaderas. Ampliación y actualización. En: Altesor, A., Ayala W., Paruelo, J.M. (Eds.), *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales II, Serie FPTA N° 69*, pp. 27-47. INIA, Montevideo, Uruguay.
- Baeza, S., Vélez-Martin, E., De Abelleira, D., Banchero, S., Gallego, F., Schirmbeck, J., Veron, S., et al. 2022. Two decades of land cover mapping in the Río de la Plata grassland region: The MapBiomass Pampa initiative. *Remote Sensing Applications: Society and Environment* 28: 100834.
- Baldi, G., Guerschman, J.P., Paruelo, J.M. 2006. Characterizing fragmentation in temperate South America grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 116: 197-208.
- Bardgett, R., Bullock, J., Lavorel, S., Manning, P., Schaffner, U., Ostle, N., Chomel, M., et al. 2021. Combating global grassland degradation. *Nature Reviews Earth and Environment* 2: 720–735.
- Botto, G., Becker, D., Lawrence, R., Plowright, R. 2020. Synergistic effects of grassland fragmentation and temperature on bovine rabies emergence. *EcoHealth* 17(2): 203–216.
- Brazeiro, A., Cravino, A., Fernández, P., Haretche, F. 2018. Forestación en pastizales de Uruguay: Efectos sobre la diversidad de aves y mamíferos a escala de rodal y de paisaje. *Ecosistemas* 27(3): 48-59.
- Cheptou, P.O., Hargreaves, A.L., Bonte, D., Jacquemyn, H. 2017. Adaptation to fragmentation: evolutionary dynamics driven by human influences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 372 (1712), 20160037.
- Corsi, W. 1982. *Regionalización agroclimática de Uruguay para cultivos. Miscelánea 40*. Centro de investigaciones agrícolas "Alberto Boerger". Ministerio de Ganadería, Agricultura, y Pesca de Uruguay. 28pp.
- Daoud, J. 2017. Multicollinearity and Regression Analysis. *Journal of Physics: Conference Series* 949 012009. <https://doi.org/10.1088/1742-6596/949/1/012009>
- Demaria, M., Aguado-Suárez, I., Steinaker, D. 2008. Reemplazo y fragmentación de pastizales pampeanos semiáridos en San Luis, Argentina. *Ecología Austral* 18: 55-70.
- Dogaru, D., Balteanu, D., Lupu, L. 2019. Drivers and dynamics of agricultural land fragmentation in the western part of the romanian plain. *Romanian Journal of Geography* 63 (2): 145-165.

- Etchebarne, V., Brazeiro, A. 2016. Effects of livestock exclusion in forests of Uruguay: Soil condition and tree regeneration. *Forest Ecology and Management* 362: 20-129.
- Fahrig, L. 2017. Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* 48: 1- 23.
- Gorosabel, A., Estigarribia, L., Lopes, L., Martinez, L., Martínez-Lanfranco, J.A., Adenle, A., Rivera-Rebella, C., et al. 2020. Insights for policy-based conservation strategies for the Río de la Plata Grasslands through the IPBES framework. *Biota Neotropica* 20(suppl. 1): e20190902.
- Haddad, N., Brudvig, L., Clobert, J., Davies, K., Gonzalez, A., Holt, R., Lovejoy, T., et al. 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Sciences Advances* 1(2). <https://doi.org/10.1126/sci-adv.1500052>
- Henwood, W. 2010. Toward a strategy for the conservation and protection of the world's temperate grasslands. *Great Plains Research* 20: 121-134
- Hijmans, R., Cameron, S., Parra, J., Jones, P., Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978
- Hoekstra, J.M., Boucher, T.M., Ricketts, T.H., Roberts, C. 2005. Confronting a biome crisis: Global disparities of habitat loss and protection. *Ecological Letters* 8:23-29.
- IPBES 2018a. *The IPBES assessment report on land degradation and restoration*. Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Bonn, Germany. 744 pages. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3237392>
- IPBES 2018b. *The IPBES regional assessment report on biodiversity and ecosystem services for the Americas*. Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Bonn, Germany. 656 pages. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3236252>
- IPBES 2019. *Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. IPBES secretariat, Bonn, Germany. 1148 pages. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3831673>
- Jaeger, J. 2000. Landscape division, splitting index, and effective mesh size: new measures of landscape fragmentation. *Landscape Ecology* 15: 115-130. 10. 034017.
- Jung, M. 2016. LecoS - A python plugin for automated landscape ecology analysis. *Ecological Informatics* 31 (2016) 18–21
- Lezama, F., Altesor, A., Pereira, M., Paruelo, J.M. 2019. Grasslands of Uruguay: classification based on vegetation plots. *Phytocoenology* 49 (3) 211–229. <https://doi.org/10.1127/phyto/2019/0215>
- Liu, J., Wilson, M., Hu, G., Liu, J., Wu, J., YuHow, M. 2018. Does habitat fragmentation affect the biodiversity and ecosystem functioning relationship? *Landscape Ecology* 33:341–352. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0620-5>
- McGarigal, K., Marks, B. 1995. *FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure*. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-351. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. Portland, OR, Estados Unidos. 122 pp.
- Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca (MGAP) 1976. *Carta de Reconocimiento de suelos del Uruguay*. Comisión Nacional de Estudio Agroeconómico de la Tierra. Montevideo, Uruguay. 83 pp.
- Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca (MGAP) 1979. *Índices de productividad grupos CONEAT*. Comisión Nacional de Estudio Agronómico de la Tierra. Montevideo, Uruguay. 167 pp.
- Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca (MGAP) 2011. *Censo General Agropecuario 2011. Resultados definitivos*. Estadísticas Agropecuarias - DIEA. 2011. Montevideo, Uruguay. 142 pp.
- Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca (MGAP) 2015. *Regiones Agropecuarias del Uruguay*. Estadísticas Agropecuarias - DIEA. Montevideo, Uruguay. 42 pp.
- Mullu, D. 2016. A review on the effect of habitat fragmentation on ecosystem. *Journal of Natural Sciences Research* 6 (15): 1:15.
- Panario, D. 1988. *Geomorfología del Uruguay*. Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay. 44 pp.
- Rama, G., Lezama, F., Baeza, S. 2018. Cambios recientes del uso del suelo en la Cuesta Basáltica del Uruguay. *Oecologia Australis* 22(3):210-223.
- Riella, A., Ramírez, J. 2008. Población rural y forestación: estudio de la dinámica poblacional de los territorios forestales en Uruguay. *Agrociencia* Vol XII (2): 85-98.
- Ríos, C., Lezama, F., Rama, G., Baldi, G., Baeza, S. 2022. Natural grassland remnants in dynamic agricultural landscapes: identifying drivers of fragmentation. *Perspectives in Ecology and Conservation* 20: 205-215
- Roch, L., Jaeger, J. 2014. Monitoring an ecosystem at risk: What is the degree of grassland fragmentation in the Canadian Prairies? *Environmental Monitoring Assessment*. <http://doi.org/10.1007/s10661-013-3557-9>
- Salazar, A., Baldi, G., Hirota, M., Syktus, J., McAlpine, C. 2015. Land use and land cover change impacts on the regional climate of non-Amazonian South America: A review. *Global and Planetary Change*. 128: 103–119. <http://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2015.02.009>
- Shrestha, N. 2020. Detecting Multicollinearity in Regression Analysis. *American Journal of Applied Mathematics and Statistics* 8: 39-42. <http://doi.org/10.12691/ajams-8-2-1>
- Song, X., Hansen, M., Potapov, P., Adusei, B., Pickering, J., Adami, M., et al. 2021. Massive soybean expansion in South America since 2000 and implications for conservation. *Nature Sustainability* 4 (9), 784–792.
- Soriano, A., León, R., Sala, O., Lavado, S., Deregibus, V., Cahupé, M., et al. 1991. Río de la Plata Grasslands. En: Coupland, R.T. (ed.), *Ecosystems of the World 8A, Natural Grasslands, Introduction and Western Hemisphere*, pp. 367–407. Elsevier, Nueva York, Estados Unidos.
- Tiscornia, G., Achkar, M., Brazeiro, A. 2014. Efectos de la intensificación agrícola sobre la estructura y diversidad del paisaje en la región sojera de Uruguay. *Ecología Austral* 24: 212-219.
- Toranza, C. 2022. *Distribución y diversidad del bosque serrano y de quebrada en Uruguay*. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas. Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.
- Toranza, C., Lucas, C., Ceroni, M. 2019. Spatial Distribution and Tree Cover of Hillside and Ravine Forests in Uruguay: the Challenges of Mapping Patchy Ecosystems. *Agrociencia Uruguay* 23(2):1-12
- Vitousek, P. 1994. Beyond Global Warming: Ecology and Global Change. *Ecology* 75 (7): 1861-1876.
- Wang, Z., Song, K., Zhang, B., Liu, D., Ren, C., Luo, L., Yang, T., et al. 2009. Shrinkage and fragmentation of grasslands in the West Songnen Plain, China. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 129: 315–324
- White, R., Murray, S., Rohweder, M. 2000. *Pilot Analysis of Global Ecosystems: Grassland Ecosystems*. World Resources Institute, Washington, DC. Estados Unidos.

Apéndice / Appendix

Tabla A1. Variables utilizadas pero no incluidas en los modelos de regresión lineal múltiple.

Table A1. Variables used but not included in multiple linear regression models.

Variable	Descripción	Fuente
Temperatura media anual		WordClim (Hijmans et al. 2005)
Isotermalidad		WordClim (Hijmans et al. 2005)
Estacionalidad de la temperatura		WordClim (Hijmans et al. 2005)
Máxima temperatura del mes más cálido		WordClim (Hijmans et al. 2005)
Rango anual de temperatura		WordClim (Hijmans et al. 2005)
Temperatura media del cuarto más cálido		WordClim (Hijmans et al. 2005)
Temperatura media del cuarto más frío		WordClim (Hijmans et al. 2005)
Precipitación anual		WordClim (Hijmans et al. 2005)
Precipitación del mes más húmedo		WordClim (Hijmans et al. 2005)
Precipitación del mes más seco		WordClim (Hijmans et al. 2005)
Estacionalidad de la precipitación		WordClim (Hijmans et al. 2005)
Precipitación del cuarto más húmedo		WordClim (Hijmans et al. 2005)
Precipitación del cuarto más cálido		WordClim (Hijmans et al. 2005)
Densidad de población	Valor promedio de cada unidad de paisaje	Instituto Nacional de Estadística. Censo de Población 2011
Distancia a centros poblados	Distancia hasta la localidad más cercana con más de 5000 habitantes a partir del centroide de cada unidad de paisaje	Elaboración propia a partir de datos del Instituto Nacional de Estadística. Censo de Población 2011
Densidad de caminos	Valor promedio de cada unidad de paisaje.	Elaboración propia a partir de datos del Ministerio de Transporte y Obras Públicas
Densidad de rutas	Corresponde a corredores internacionales, rutas primarias y secundarias	Elaboración propia a partir de datos del Ministerio de Transporte y Obras Públicas