

ECOTONO BOSQUE-PASTIZAL SERRANO: EFECTOS DEL GANADO EN LA EXPANSIÓN DEL BOSQUE



Patricia Nora Brussa Lafarge

Orientadores

Dr. Alejandro Brazeiro (Orientador)
MSc. Carolina Toranza (Co-orientadora)

Tribunal

Dra. Christine Lucas
Dra. Claudia Rodríguez

Laboratorio de ejecución: Grupo Biodiversidad y Ecología de la Conservación (BEC)

Facultad de Ciencias – Universidad de la República

Diciembre 2018

Agradecimientos

Este estudio fue financiado por el proyecto CSIC I+D “Efectos del ganado sobre la dinámica de los bosques de Uruguay: regeneración, sucesión y expansión”, dirigido por Alejandro Brazeiro, y por una pasantía de investigación otorgada por UNIQUE/DGF en el marco del Proyecto “Conservación de Bosque” a mi persona, bajo la tutoría de Alejandro Brazeiro.

Agradezco Al SNAP, en particular al director del Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos Daniel Erman por el apoyo antes y durante la salida de campo, quien fue nexo para conseguir permiso para ingresar al campo de Gaggero, a quién también le agradezco.

A PROBIDES, en particular a su director Dr. Gerardo Evia, al encargado del Parque Nacional San Miguel Juan Burla y al Guardaparque Víctor Diego, por brindarnos información sobre el Parque y facilitar el acceso y alojamiento en el área.

A Alejandro Civit y Rosa González, creadores del espacio Tao próximo a Aiguá, quienes nos permitieron trabajar en su campo, excluido al ganado, y nos dieron alojamiento. A Peter Abmayr, quien también muy amablemente nos permitió trabajar en su campo pastoreado lindero al de Alejandro y Rosa.

A mis orientadores, Alejandro Brazeiro y Carolina Toranza, por recibirme en el laboratorio, por ayudarme a elegir el tema de la tesina y por las correcciones que me han hecho, las cuales considero muy importantes para mi formación en investigación. También les agradezco por dejarme opinar, cuestionar y proponer ideas.

A Christine Lucas y Claudia Rodríguez, por aceptar ser miembros del tribunal y evaluar la tesina.

A mis compañeros del grupo Biodiversidad y Ecología de la conservación (BEC) y del Laboratorio Sistemática de Plantas Vasculares, Alejandra, Andrés, Alexandra, Pablo, Schaiani y Mauricio, por las buenas conversaciones y por generar un clima de trabajo sumamente agradable. En particular quiero agradecer a Federico Haretche, por compartir su conocimiento e interés por las plantas, además de bibliografía.

A todos mis amigos que tanto me han acompañado durante el proceso de realización de esta licenciatura y de la tesina. Los de FCIEN “Los Fósiles”, las de ballet “Churrascas”, mi profesora Ana Ibarra, los de la iglesia de la calle Espronceda. A Jenn, Jose, Gaby, Vale y a los “Cracks de la vida” Vito y Alan.

A mi hermano Gustavo y a mi padre por ayudarme con los relevamientos en Aiguá.

A los que siempre están para acompañarme y animarme: mi familia. Mi novio, mis hermanos y cuñados: Andy, Gaby, Gus, Edu, Dave, Lali y Meli. Y a mis padres, Isabel y Carlos, a quienes dedico este trabajo.

Y a Dios, por tener la oportunidad de aprender y formarme, rodeada de tantas personas inspiradoras.

Tabla de contenido

Resumen	1
INTRODUCCIÓN.....	2
Ecotonos bosque-pastizal	2
Bosques en expansión	3
Uruguay en contexto	4
Vínculos fitogeográficos y vegetación dominante.....	4
El clima y la vegetación dominante: una aparente contradicción.....	5
La ganadería	7
El bosque serrano	8
PREGUNTAS Y OBJETIVOS	9
Preguntas	9
Objetivos	9
METODOLOGÍA	10
Sitios de estudio.....	10
Aiguá	10
San Miguel.....	11
Quebrada de los Cuervos.....	12
Estimación de cambios en la cobertura boscosa.....	13
Relevamiento de campo: diseño de muestreo.....	17
Análisis de datos	18
RESULTADOS	19
Aiguá	19
Variación en la cobertura boscosa.....	19
Reclutamiento actual de árboles en el pastizal	19
Variables fisonómicas	21
Micrositios de reclutamiento.....	21
San Miguel.....	22
Variación en la cobertura boscosa.....	22
Reclutamiento actual de árboles en el pastizal	22
Variables fisonómicas	24
Micrositios de reclutamiento.....	24
Quebrada de los Cuervos.....	25
Variación en la cobertura boscosa.....	25
Reclutamiento actual de árboles en el pastizal	25
Variables fisonómicas	27

Micrositios de reclutamiento.....	27
DISCUSIÓN	28
Bosque serrano en expansión.....	28
Factores ligados al reclutamiento de juveniles arbóreos en el pastizal	30
Mecanismos de expansión de los bosques.....	31
CONCLUSIONES	33
BIBLIOGRAFÍA.....	34
ANEXO I: Imágenes tomadas en Aiguá	41
ANEXO II: Imágenes tomadas en San Miguel	43
ANEXO III: Imágenes tomadas en Quebrada de los Cuervos.....	45

Imagen de portada

Paisaje serrano próximo a la ciudad de Aiguá, Maldonado (©C.A. Brussa).

ECOTONO BOSQUE-PASTIZAL SERRANO: EFECTOS DEL GANADO EN LA EXPANSIÓN DEL BOSQUE

Resumen

Entender los procesos y mecanismos que determinan los patrones y la dinámica de los ecotonos ha sido un problema clásico para la Ecología. El pastoreo por ganado doméstico es considerado como uno de los mayores factores que regulan la transición entre bosque y pastizal. Si bien existen antecedentes de estudios donde se evaluaron efectos del ganado sobre pastizales y sobre bosques de Uruguay, hay pocos estudios que involucren áreas de transición entre bosques y pastizales. El objetivo general de este trabajo fue evaluar los efectos del ganado sobre la cobertura boscosa y el reclutamiento de especies arbóreas en ecotonos bosque-pastizal en paisajes serranos de Uruguay. Para ello se estudiaron tres sitios: Aiguá, Parque Nacional San Miguel y Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos, áreas con ecotonos bosque-pastizal con zonas sin actividad ganadera por más de 6 años y zonas cercanas pastoreadas. Se estimó la variación de la cobertura boscosa en los últimos 50 años comparando fotografías aéreas de 1966 con imágenes satelitales del 2016. En campo, en cada sitio se relevaron los juveniles arbóreos presentes en parcelas de 5x5 m distribuidas a lo largo de transectas dispuestas sobre el pastizal, perpendiculares al borde de parches de bosque, tanto en zonas pastoreadas como en zonas excluidas. Se observó que los bosques serranos estudiados se han expandido sobre los pastizales en los últimos 50 años, tanto en áreas de exclusión ganadera como en áreas pastoreadas, y que exclusiones ganaderas de más de 16 años favorecieron la expansión de bosques. Esta expansión posiblemente haya sido impulsada por la reducción de la tala de montes y la reducción de la carga ganadera ovina en el país, en un contexto climáticamente favorable para el desarrollo de bosques. Las condiciones ecológicas que permiten o favorecen el reclutamiento de árboles en pastizales varían entre áreas de exclusión y pastoreo. El ganado juega un importante papel regulador en los ecotonos serranos bosque-pastizal estudiados, limitando a las áreas abiertas de pastizal como micrositio de reclutamiento y desencadenando procesos donde rocas y arbustos facilitarían el reclutamiento de juveniles arbóreos por efectos percha y/o nodriza. La exclusión del ganado doméstico permite que juveniles arbóreos se establezcan en áreas abiertas de pastizal, donde la competencia con las herbáceas parece ser un mecanismo regulador. Se propone que la expansión por nucleación tendría especial importancia en lugares pastoreados y que difiere entre los sitios estudiados la importancia de la expansión por dinámica de borde. Este trabajo constituye un aporte para la comprensión de los procesos de expansión de los bosques en ambientes serranos uruguayos y los efectos que el ganado tiene sobre los mismos.

Palabras clave: árboles, arbustos, rocas, herbáceas, facilitación, competencia, *woody encroachment*, nucleación, dinámica de borde.

INTRODUCCIÓN

Ecotonos bosque-pastizal

Los ecotonos son áreas de transición entre comunidades, ecosistemas o regiones ecológicas diferentes. Entender los procesos y mecanismos que determinan los patrones y la dinámica de los ecotonos ha sido una problemática clásica para la Ecología, que ha generado importantes aportes al desarrollo de la teoría ecológica (Kark 2013).

La dinámica de los ecotonos entre ambientes dominados por leñosas y ambientes dominados por especies herbáceas, en general bosques y pastizales, está controlada por factores abióticos e interacciones bióticas que pueden ser positivas y/o negativas (Myster 2012). Los mecanismos propuestos que regulan los ecotonos entre bosques y pastizales, permitiendo la coexistencia de herbáceas y leñosas o bien la dominancia de un hábito sobre el otro, son variados y aun no del todo comprendidos. Esos mecanismos dependen de la escala de estudio. Por este motivo, estas zonas de transición son de especial interés para estudiar dinámicas de la vegetación a escala global, regional y local (e.g., Archer 1994, Bond 2005, Angassa y Oba 2010, Müller *et al.* 2012a, Blanco *et al.* 2014).

El clima es uno de los principales determinantes de la vegetación a escala global (Holdridge 1967, Walter 1964 y 1968 en Walter 1985, Whittaker 1975), existiendo una fuerte correlación entre la cobertura arbórea y las precipitaciones (Woodward 1987, Woodward *et al.* 2004, Sankaran *et al.* 2005, Hirota *et al.* 2011, Staver *et al.* 2011a). En las regiones templadas (10-20 °C) y secas (precipitación <800 mm) dominan los pastizales, mientras que en las regiones húmedas (precipitación >1000 mm), templadas, subtropicales y tropicales, los bosques suelen dominar (Walter 1964 y 1968 en Walter 1985, Whittaker 1975). Sin embargo, en algunas partes del mundo con climas suficientemente cálidos y húmedos como para soportar el desarrollo de bosques densos, los pastizales son el ecosistema dominante (Bond 2008).

De acuerdo a Hirota *et al.* (2011) los bosques, las sabanas y la vegetación abierta (e.g., pastizales) serían estados estables alternativos en zonas tropicales y subtropicales de África, Sudamérica y Australia, cuya probabilidad de ocurrencia varía con la pluviosidad media anual. Si bien los tres estados tienen sus mayores probabilidades de ocurrencia en diferentes rangos pluviométricos (i.e., vegetación abierta: <900 mm, sabana: 900-1800 mm y bosque: >1800 mm), en varios rangos, dos o incluso los tres estados, pueden ocurrir. El pasaje de un estado a otro en respuesta a cambios en el clima u otros factores, implica transiciones críticas en puntos de inflexión (Archer 1994, Staver *et al.* 2011b, Hirota *et al.* 2011). Considerando estos estados alternativos, un factor importante a destacar es el fuego, fuerte predictor de la distribución global de las sabanas (Lehmann *et al.* 2011, Staver *et al.* 2011b). Si bien el clima influye en la cobertura arbórea globalmente, a niveles intermedios de precipitación media anual (1000-2500 mm), en lugares que presentan una estación seca de menos de siete meses de duración, la cobertura arbórea es bimodal, siendo el fuego el que diferencia las sabanas de los bosques (Staver *et al.* 2011a, Staver *et al.* 2011b).

Múltiples factores intervienen en el desarrollo de las plantas y, en consecuencia, en las interacciones entre leñosas y herbáceas. De acuerdo a Walter (1985), pueden agruparse en cinco categorías: (1) temperatura, (2) disponibilidad del agua e hidratación, (3) intensidad de la luz y duración del día, (4) factores químicos (e.g., nutrientes o sustancias

tóxicas), (5) factores mecánicos (e.g., fuego, pisoteo y consumo por animales, viento). Todos estos, en última instancia, determinarán el aspecto del ecotono bosque-pastizal. Algunos ejemplos de factores que podrían estar afectando la interacción entre leñosas y herbáceas están ligados al cambio climático, como alteraciones en los regímenes de precipitaciones (Kulmatiski y Beard 2013) y el aumento del CO₂ (Bond y Midgley 2000, Polley *et al.* 2002). El fuego y la herbivoría son claros ejemplos de reguladores de estas interacciones (e.g., Higgins *et al.* 2000, Pillar 2003). Los efectos de estos factores mayores suelen ser modulados por factores locales de microescala, dando lugar a patrones espaciales de vegetación (Sankey 2012). La geología, el tipo de suelo, su textura y profundidad, las rocas y las plantas nodrizas, son ejemplos de factores locales (e.g., Brown 1994, Carlucci *et al.* 2011, Fujita y Mizuno 2015, Fujita 2016).

Bosques en expansión

La expansión del bosque sobre el pastizal depende en primera instancia del reclutamiento de especies arbóreas en áreas de pastizal. Este proceso ecológico, que incluye la dispersión y la germinación de semillas, así como la sobrevivencia y crecimiento de plántulas y juveniles, constituye un cuello de botella dentro del ciclo de vida de los árboles (Higgins *et al.* 2000, Bond 2008).

En varias partes del mundo se están observando actualmente procesos de expansión de matorrales y bosques nativos sobre sabanas y pastizales (Puyravaud 2003, Banfai y Bowman 2006, Silva *et al.* 2008). Este fenómeno es conocido como *woody encroachment*, que traducido sería “lignificación” o “invasión de leñosas” aunque el término hace referencia a especies nativas (e.g., Archer 1994, Van Auken 2009). Los mecanismos involucrados en este proceso ecológico y espacial aun no son completamente comprendidos (Archer *et al.* 1988, Pillar 2003, Sankey 2012) y seguramente dependan del contexto ecológico de cada sitio.

La expansión de los bosques puede darse de diferentes formas, por ejemplo, junto a los bordes de bosques continuos o de parches boscosos en áreas de pastizal, proceso conocido como dinámica de bordes (e.g., Oliveira y Pillar 2004), o bien a los saltos con individuos que se establecen en áreas abiertas (e.g., Duarte *et al.* 2006), y que pueden funcionar como núcleos para la colonización de otras especies arbóreas (Fujita 2016). Este último mecanismo es conocido como nucleación (Yarranton y Morrison 1974) y se puede explicar a través de dos procesos ecológicos: el efecto percha y la facilitación (Dos Santos *et al.* 2011).

Varios estudios han reportado el efecto de los arbustos y árboles como perchas y nodrizas (e.g., Callaway 1995, Holl 2002, Scarano 2002, Duarte *et al.* 2006, Carlucci *et al.* 2011, Fujita 2016). Otros estudios, en menor proporción, han propuesto que las rocas pueden tener efectos similares al de los arbustos (e.g., Smit *et al.* 2005, Carlucci *et al.* 2011, Fujita y Mizuno 2015). Esto se debe a que estructuras que sobresalen en el campo como las rocas y los arbustos, atraen a animales dispersores y aumentan la lluvia de semillas zoocóricas (Dos Santos *et al.* 2011). Adicionalmente, dichas perchas pueden también generar condiciones micro-ambientales favorables para el germinación de las semillas y el establecimiento de plántulas, por ejemplo, reduciendo la radiación solar y la evapotranspiración y generando condiciones de humedad y temperatura particulares, entre otros (ver Fujita 2016).

El pastoreo por ganado doméstico y el fuego son considerados como los mayores factores que regulan la expansión del bosque sobre el pastizal (Pillar y Quadros 1997, Bond 2005, Bond *et al.* 2005). Estudios realizados en Brasil y Argentina indican que la supresión de la actividad ganadera y de los fuegos incrementa la cobertura de arbustos y de árboles (Boldrini y Eggers 1996, Pillar y Quadros 1997, Oliveira y Pillar 2004, Chaneton *et al.* 2012), mientras que en otras partes del mundo, como en el oeste de Estados Unidos, se ha observado el efecto contrario (e.g., Archer 1994). Esto refleja que los efectos del fuego y del pastoreo son idiosincráticos y contexto-dependientes (Sankey 2012).

Uruguay en contexto

Vínculos fitogeográficos y vegetación dominante

Se han propuesto diferentes clasificaciones que denominan y vinculan la vegetación de Uruguay con las de otras partes de Sudamérica (e.g., Chebataroff 1934, 1942, 1960, Cabrera y Willink 1973, Udvardy 1975, Walter 1985, Olson *et al.* 2001). Chebataroff (1942) dividió a Uruguay en tres zonas de vegetación diferentes: Formación Rioplatense (compartida por el litoral platense de Buenos Aires), Subformación del Litoral (vinculada a la formación mesopotámica de Entre Ríos) y Subformación del Noreste (continuación en Uruguay de la formación Riograndense). De acuerdo a Cabrera y Willink (1973) el país se encuentra inserto en la provincia Pampeana formando parte del distrito Uruguayense. Dicho distrito se extiende por el sur de Entre Ríos y Santa Fe en Argentina, todo Uruguay y la mitad austral de Rio Grande do Sul (Brasil). Si bien existen diferencias entre las clasificaciones mencionadas anteriormente en cuanto al vínculo de la vegetación y flora uruguaya con la de Argentina, todas ellas presentan de forma similar el vínculo con el sur de Brasil. Sobre esta base, Olson *et al.* (2001) definen a la ecorregión “Sabanas Uruguayas”, en el marco de la clasificación ecorregional de América del Sur y el Caribe. Cabe mencionar que el término “Sabanas Uruguayas” había sido utilizado anteriormente por Hauman (1931, citado por Chebataroff 1942)¹, para designar a la región que incluye a todo Uruguay y al sur de Rio Grande do Sul. Esta ecorregión fue definida como un ecotono o transición regional entre bosques subtropicales/tropicales y pastizales templados de Sudamérica, coincidiendo con lo propuesto por Walter (1985), aunque considera que su extensión es muy amplia como para llamarle ecotono.

El territorio uruguayo también está incluido dentro de la región denominada “pastizales del Río de la Plata” por Soriano *et al.* (1992), que se divide en dos subregiones, “pampas” (Argentina) y “campos” (Uruguay y sur de Brasil). Uruguay es, entonces, un país dominado por pastizales, que cubren en la actualidad aproximadamente el 65% del territorio (MGAP - DIEA 2011), con bosques dispersos que cubren alrededor del 5% del país, principalmente en torno a cursos de agua y en ambientes serranos (del Puerto 1969, Durán 1985, Carrere 1990a).

Modelos de cambio climático proyectan al 2070-2090 condiciones más húmedas y cálidas (i.e., temperaturas promedio más altas, aumento de las precipitaciones anuales) en esta región, lo que favorecería al proceso de expansión de los bosques (Salazar *et al.* 2007, Anadón *et al.* 2014).

¹ Chebataroff (1942) considera que no corresponde aplicar el término *sabanas*.

El clima y la vegetación dominante: una aparente contradicción

Existen varios sistemas de clasificación de los climas del mundo; uno de los más conocidos probablemente sea el de Köppen. De acuerdo a esta clasificación, Uruguay en su totalidad es del tipo *Cfa* templado húmedo, por ser la temperatura media del mes más frío menor de 18°C y mayor de -3°C, la temperatura media del mes más cálido mayor de 22°C y por carecer de una estación seca, ya que la precipitación mayor en el mes más seco del verano es mayor de 30 mm (Inumet). La precipitación media anual se encuentra entre 1000 y 1600 mm y la temperatura media anual entre 16 y 19°C (Inumet).

De acuerdo con los esquemas climáticos clásicos de distribución de biomas (Walter 1964 y 1968 en Walter 1985, Holdrige 1967, Whittaker 1975), sería esperable una mayor cobertura boscosa a la observada, o que incluso dominaran los bosques, no los pastizales. Esta aparente incongruencia entre el clima del país y la vegetación observada, con una escasa cobertura boscosa ha llamado la atención de varios naturalistas incluyendo al mismo Darwin, cuando visitó el país en 1832.

Diversas hipótesis se han planteado para explicar ese desacople entre el clima y la cobertura de los bosques. Parte de la discusión se ha centrado en la dicotomía entre causas paleoclimáticas o históricas y causas que operan actualmente, algunas de naturaleza antrópica. A continuación se presentan los principales factores propuestos para explicar la baja cobertura boscosa en Uruguay y, en algunos casos, para el este de Argentina y para el Sur de Brasil.

Factores paleoclimáticos y paleoambientales

Las opiniones más aceptadas indican que la vegetación predominante en Uruguay y en la región fueron los pastizales desde larga data (Carrere 1990a, Gautreau 2006; Ortiz-Jaureguizar y Caldera 2006). Los registros fósiles de mamíferos terrestres así como datos paleobotánicos, sugieren que hubo sucesiones climáticas de gran escala en el sur de Sudamérica durante el Cenozoico. Entre el Paleoceno Temprano (65,5-55 Ma) y el Pleistoceno Tardío (0,7-0,01 Ma) los climas habrían cambiado desde condiciones cálidas, húmedas y sin estaciones definidas a climas más fríos, secos y estacionales. La dominancia de registros de mamíferos adaptados al pastoreo sobre otros grupos tróficos desde el Mioceno Tardío (11,2-5,32 Ma) hasta el Pleistoceno Tardío, sugieren que en ese período, los pastizales habrían sido el bioma más extenso (Ortiz-Jaureguizar y Caldera 2006). De acuerdo a reconstrucciones paleoclimáticas realizadas a través de estudios estratigráficos, palinológicos y paleolimnológicos, la aridez fue un rasgo compartido en los climas de hace 20.000 años del este de Argentina así como en Río Grande do Sul y Uruguay (e.g., Behling 2002, Behling *et al.* 2004, 2007, del Puerto *et al.* 2008; ver Gautreau 2006). Particularmente, para Uruguay se ha estudiado que entre 5000 y 3000 años antes del presente (a.p.), las condiciones climáticas eran más frías y secas, mientras que a partir del 3000 a.p., hubo una transición, aunque con fluctuaciones, hacia condiciones más cálidas y húmedas (del Puerto *et al.* 2008), condiciones que favorecerían la expansión de los bosques. La gran extensión de los pastizales sería, entonces, una característica heredada. Esta hipótesis fue sostenida por Giuffra (1935) en Uruguay y varios otros investigadores de la región que antecedieron y sucedieron al mencionado (ver Gautreau 2006), por ejemplo Marchesi (2005) quien añade que la composición de la flora uruguaya dominada

por familias y especies herbáceas² es evidencia del carácter heredado de los pastizales.

Factores abióticos

Se ha propuesto que una importante limitante para la expansión de los bosques es la gran variabilidad de las precipitaciones, en particular los períodos frecuentes de sequía (Chebataroff 1960, del Puerto 1969), que son especialmente severas desde fines de la primavera y durante el verano debido a la baja efectividad de las precipitaciones. Esto se da como consecuencia de una elevada evaporación, causada por las altas temperaturas, y porque la intensidad de las lluvias es mayor, lo que aumenta el escurrimiento superficial y por ende disminuye la infiltración, generando un déficit de humedad (Corsi 1975, citado por Durán 1985, Castaño *et al.* 2011).

Características relacionadas a la geología (tipo de roca, friabilidad), la topografía, aspectos edáficos (tipo de suelo, textura, profundidad, capacidad de retención de agua), así como los vientos (elemento desecante) y la ocurrencia de heladas también se han sugerido como explicativos de la dominancia de los pastizales en esta región y de la escasa cobertura boscosa (e.g., Giuffra 1935, Durán 1985, Carrere 1990a, Panario 1994, Alonso y Bassagoda 1999).

Factores antrópicos

La acción humana a través de incendios, actuales e históricos, y de la tala son otros factores propuestos como limitantes de la expansión de los bosques e incluso causantes de su retroceso y degradación (Chebataroff 1960, Carrere 1990a, Pillar y Quadros 1997, Gautreau 2006).

La quema de campos es una práctica frecuente en la región, utilizada como estrategia para facilitar el manejo del ganado (Carrere 1990a), aunque se cree que ha sido utilizada para manejar los campos desde antes de la introducción del ganado (Pillar y Quadros 1997). Ante este tipo de disturbios las herbáceas presentan ventajas frente a árboles jóvenes (ver Bond 2008), favoreciéndose los pastizales sobre los bosques. La tala de bosques, por otro lado, si bien pudo/puede estar vinculada a la actividad ganadera, gran parte de esta se debió a la explotación para extracción de madera para carbón así como para consumo interno de leña (Carrere 1990a), teniendo su mayor impacto en Uruguay entre los años 1937 y 1943 (Carrere 1990b).

Factor biótico: la ganadería

De acuerdo a algunos autores, el ganado ha sido un factor determinante como modificador del aspecto de la vegetación, pero no ha afectado en gran medida la extensión de los bosques en Uruguay (Chebataroff 1960, Gautreau 2006). El ganado ha sido limitante de la expansión de los bosques en el sur de Brasil (Pillar y Quadros 1997, Overbeck *et al.* 2007) y, del mismo modo, en Uruguay podría tener efectos de gran magnitud debido a la larga trayectoria de la actividad ganadera en el país (de Torres 2016).

² Marchesi (2005), reporta un neto predominio de especies y familias herbáceas o predominantemente herbáceas frente a las leñosas, con mayor relación número de especies por familia, lo que lleva a pensar que las herbáceas, componente principal de los pastizales, tuvieron más tiempo de evolución que los árboles y arbustos en este territorio.

Gautreau (2006), de forma clara, utiliza varios de estos factores para proponer una hipótesis que explicaría la escasa cobertura de bosques en Uruguay. Para él los pastizales son una herencia de períodos climáticos anteriores más secos, y añade que a pesar del mejoramiento climático actual, el paisaje con gran extensión de los campos se mantiene gracias a la combinación de factores que limitan una tendencia al avance de los bosques como el fuego, el pastoreo y, secundariamente, los déficits hídricos frecuentes.

La ganadería

Los pastizales y bosques de Uruguay han tenido una larga historia de interacción con el ganado doméstico, que fue introducido durante la primera mitad del siglo XVII por Hernandarias (Chebataroff 1960) y es una de las principales actividades productivas del país. Más del 50% de la superficie terrestre uruguaya está destinada a la producción ganadera y es la principal fuente de divisas (MGAP - DIEA 2017, Uruguay XXI 2017). Desde que fue introducido hasta mediados del siglo XIX, el ganado bovino criollo predominaba en estos paisajes (de Torres 2016). A partir de la década de 1860 la producción del ganado ovino se afianzó modificando la estructura económica rural (Barrán y Nahum 1967).

A pesar de la interacción prolongada en el tiempo entre el ganado y los ecosistemas naturales de Uruguay, su efecto sobre los bosques no es del todo comprendido. Los trabajos realizados en Uruguay, se han centrado en la comunidad vegetal de pastizales (e.g., Altesor *et al.* 2005, 2006, Haretche y Rodríguez 2006, Lezama *et al.* 2014), y en bosques (e.g., Báez y Jaurena 2000, Rivas 2005, Rodríguez-Gallego 2006, Bernardi *et al.* 2016, Etchebarne y Brazeiro 2016), pero no existen estudios enfocados en el ecotono bosque-pastizal.

Estudios comparando parcelas pareadas pastoreo/clausura en áreas de pastizal han observado el aumento de la riqueza y diversidad de especies en los sistemas pastoreados (Panario y May 1994, Altesor *et al.* 2006), promoviéndose en estos casos las especies con hábitos postrados o rastreros (Rodríguez *et al.* 2003). En el caso de los bosques, se ha estudiado de manera puntual el efecto del pastoreo sobre palmares de Butiá (Molina 2001, Rivas 2005), sobre un bosque de Ombúes (Rodríguez-Gallego 2006) y sobre bosque serrano (Etchebarne y Brazeiro 2016). En este último trabajo se propone que la exclusión al ganado contribuye a la mejora de las condiciones del suelo y promueve la regeneración arbórea permitiendo una mayor abundancia de plántulas y juveniles, lo cual es coincidente con algunas observaciones hechas anteriormente por del Puerto y Ziliani (1983).

Son pocas las áreas que se encuentran excluidas al ganado doméstico en Uruguay; las más conocidas se encuentran en áreas protegidas (Quebrada de los Cuervos, San Miguel, Potrerillo de Santa Teresa, Bosque de Ombúes), pero existen también otras que son resultado de iniciativas de particulares. Estudios en estas áreas que evalúen los posibles efectos del pastoreo (o de la exclusión) sobre la estructura y la dinámica de la vegetación y la flora, así como de la fauna asociada, son un aporte importante para comprender el funcionamiento del sistema y para evaluar si se está cumpliendo con los objetivos de conservación deseados que, en el caso de las áreas protegidas, están planteados en el plan de manejo.

El bosque serrano

Se consideran como bosques serranos a aquellos que se desarrollan en ambientes caracterizados por presentar un alto grado de rocosidad y suelos poco profundos (Brussa y Grela 2007), que incluyen cerros, sierras, asperezas y escarpas (Carrere 2001).

Actualmente se está estudiando la distribución y diversidad de este tipo de bosque en Uruguay. A la fecha, los datos disponibles sugieren que los bosques serranos ocupan el 1,77% de la superficie terrestre del país (Toranza *et al.* 2017). Considerando la propuesta eco-regional de Brazeiro *et al.* (2015), la mayoría de estos bosques (75%) se distribuye en la eco-región “Sierras del Este” (Toranza *et al.* 2017).

En cuanto a su configuración, son sistemas distribuidos en forma de parches (Toranza *et al.* 2017). Es frecuente verlos formando pequeños bosquetes separados por pastizal serrano (Brussa y Grela 2007). Si bien presentan especies de plantas capaces de soportar deficiencias hídricas (xerofilia), estos bosques suelen asociarse y desarrollarse mejor en zonas donde se acumula humedad y materia orgánica, por ejemplo, en la unión de dos laderas, acompañando cursos de agua (Brussa y Grela 2007).

La presencia de estos bosques en serranías estaría jugando un importante papel en la conservación de suelos, los cuales debido a su superficialidad y a las pendientes pronunciadas son vulnerables a la erosión (Helguera 1943, Carrere 2001). Además, tendrían un rol en el control del régimen hídrico de las vías de drenaje, disminuyendo la escorrentía y aumentando la infiltración del agua de lluvia (Helguera 1943, Panario 1994).

En general, presentan una vegetación leñosa relativamente alta en laderas y va disminuyendo en altura conforme se llega a las cumbres, donde dominan comunidades de arbustos y herbáceas (Tálice y Chebararoff 1969, Carrere 2001). Muchas especies que habitan estos bosques poseen características que reflejan su carácter xeromorfo. Por ejemplo, varias presentan espinas u hojas pequeñas y lustrosas y otras carecen de hojas (áfilas) (Brussa y Grela 2007). Algunas de las especies que suelen estar presentes en los bosques serranos son las arbóreas *Scutia buxifolia* Reissek (Coronilla), *Celtis tala* Gillies ex Planch (Tala), *Zanthoxylum fagara* (L.) Sarg. (Tembetari), *Schinus lentiscifolius* Marchand (Carobá) y *Dodonaea viscosa* Jacq. (Chirca de monte), así como el arbusto *Daphnopsis racemosa* (Envira) y sufrútices *Baccharis* spp., entre otras tantas (Brussa y Grela 2007).

Una característica a tener en cuenta de los ambientes serranos es la gran heterogeneidad que permite que existan numerosos microambientes (del Puerto 1987). Se ha sugerido que algunos de estos microambientes, en particular aquellas zonas con buen drenaje, favorecen que se instalen arbustos y árboles. Chebararoff (1960) sugiere que las rocas crean un microclima favorable para el desarrollo de plántulas de arbustos y árboles, brindándoles protección contra el viento, las heladas y el ganado. Del Puerto (1987) propone que estos arbustos y árboles, al acumular depósitos aluviales y materia orgánica, al mismo tiempo generan condiciones de sombra y humedad particulares que hacen posible el crecimiento de plántulas arbóreas dando origen a una sucesión forestal.

Este trabajo constituye un aporte para la comprensión de los procesos de expansión de los bosques en ambientes serranos y los efectos que el ganado tiene sobre los mismos.

PREGUNTAS Y OBJETIVOS

Preguntas

Se abordaron cinco grandes preguntas:

1. ¿Cómo varió la cobertura boscosa en el ecotono bosque-pastizal en los últimos 50 años? ¿Cómo afectó la exclusión al ganado dicha variación?
2. ¿Qué especies arbóreas crecen en el pastizal y qué síndrome de dispersión presentan?
3. ¿Cómo afecta el ganado y la distancia al borde del bosque al reclutamiento de juveniles arbóreos?
4. ¿Cómo afecta la cobertura de arbustos, de rocas y la altura del estrato herbáceo, al reclutamiento de juveniles arbóreos en el pastizal, en condiciones de pastoreo y de exclusión?
5. ¿Cuáles son los micrositios de reclutamiento de los juveniles arbóreos en el pastizal? ¿Existen diferencias en la importancia relativa de los distintos micrositios entre las zonas excluidas al ganado y las pastoreadas?

Objetivos

El objetivo general de este trabajo fue evaluar los efectos del ganado sobre la cobertura boscosa y el reclutamiento de especies arbóreas en ecotonos bosque-pastizal en paisajes serranos de Uruguay.

Los objetivos específicos fueron:

- a. Evaluar el efecto de la exclusión del ganado sobre la cobertura arbórea en ecotonos bosque-pastizal durante los últimos 50 años.
- b. Identificar las especies arbóreas presentes fuera del bosque, en áreas de pastizal, y su síndrome de dispersión.
- c. Evaluar los efectos de la exclusión ganadera y de la distancia al bosque sobre la densidad de juveniles arbóreos presentes en pastizales aledaños a bosques.
- d. Evaluar los efectos de la cobertura de arbustos, de rocas y la altura del estrato herbáceo sobre la densidad de juveniles arbóreos presentes en pastizales aledaños a bosques en zonas pastoreadas y en zonas excluidas al ganado.
- e. Identificar los micrositios de reclutamiento de juveniles arbóreos en áreas de pastizal y evaluar si existen diferencias entre zonas pastoreadas y zonas excluidas al ganado.

METODOLOGÍA

Sitios de estudio

Se estudiaron tres sitios: Aiguá, Parque Nacional San Miguel (de aquí en adelante San Miguel) y Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos y campos linderos (de aquí en adelante Quebrada de los Cuervos) (Figura 1). El criterio para la selección de dichos sitios fue que estuvieran en paisajes serranos y que incluyeran ecotonos bosque-pastizal en áreas sin actividad ganadera por más de 6 años y en áreas cercanas pastoreadas.

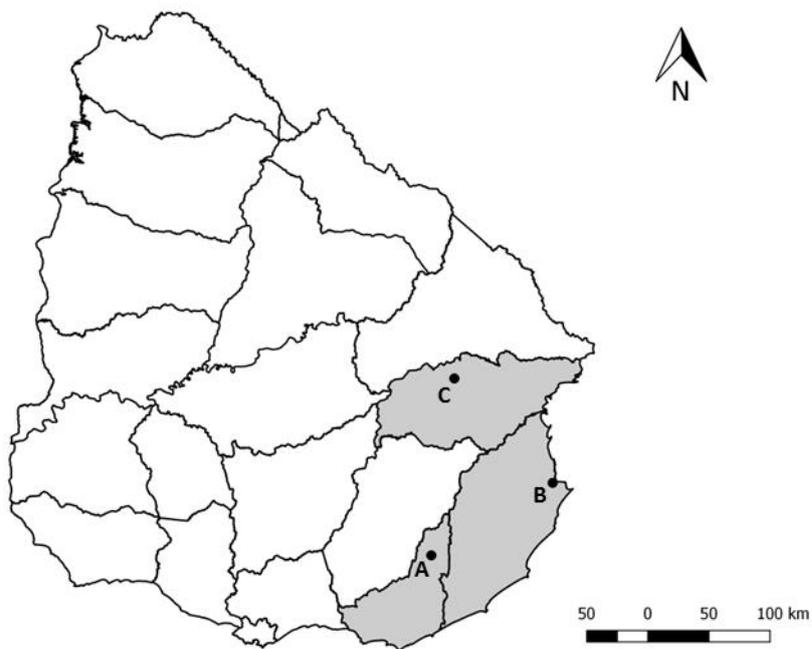


Figura 1. Ubicación de los sitios de estudio: campos próximos a la ciudad de Aiguá, Maldonado (A), Parque Nacional San Miguel, Rocha (B) y Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos, Treinta y Tres (C).

Aiguá

Paisaje serrano ubicado a 10 km al sudeste de la ciudad de Aiguá (Maldonado) ($34^{\circ}14'40.33''S$, $54^{\circ}38'41.91''O$). El área general de estudio abarca 72 ha. Presenta un área excluida al ganado doméstico y al fuego desde 2010, por decisión de los propietarios del campo (Figura 2; Anexo I, Figuras 1 y 2). Lindero a este campo, existe un predio con producción ganadera extensiva de bovinos, ovinos y en menor proporción equinos, bajo régimen de rotación (Figura 2; Anexo I, Figuras 3 y 4). En este predio no se realiza la quema de campos como estrategia de manejo, según informó el propietario.

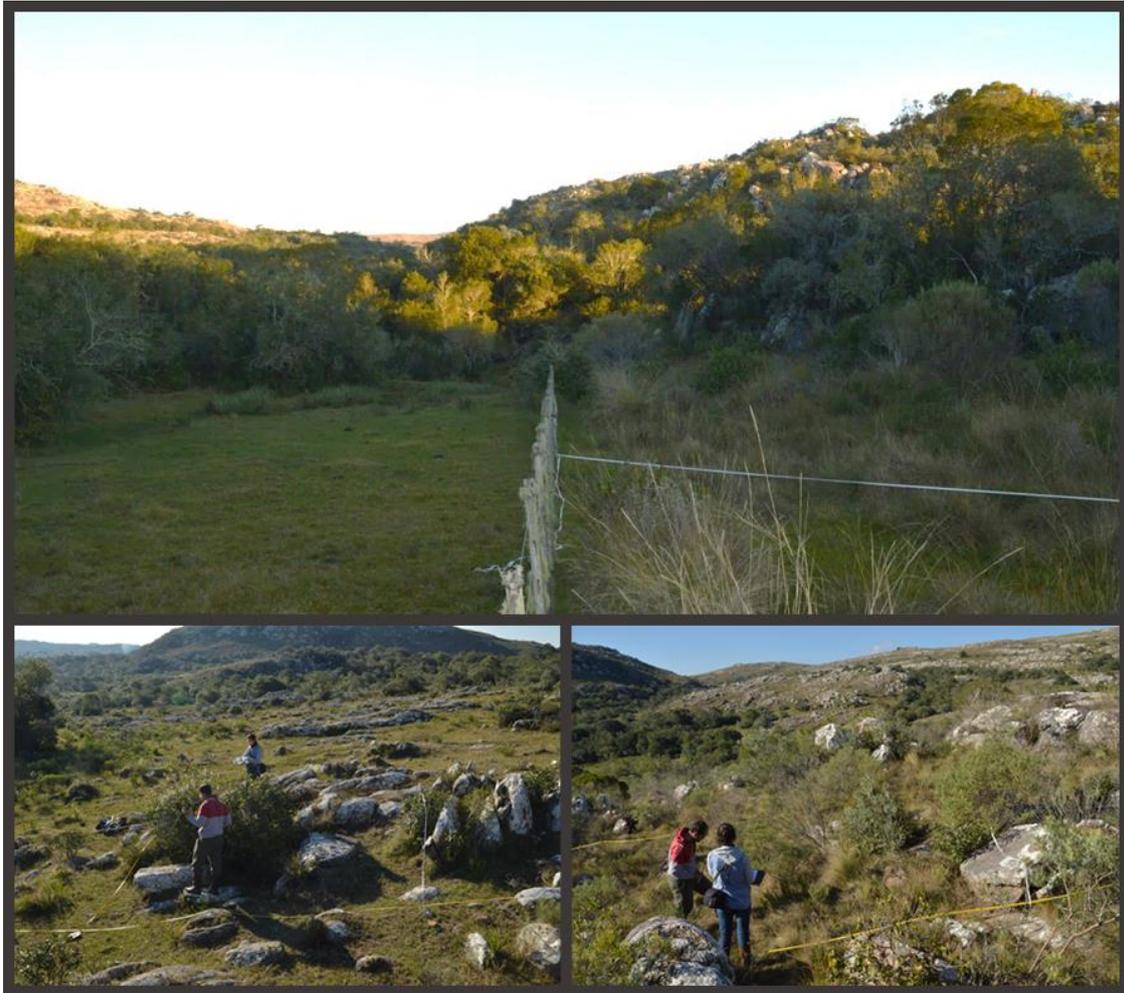


Figura 2. Paisaje serrano próximo a Aiguá. Arriba: alambrado que separa campos pastoreados (izquierda) de zona excluida al ganado desde 2010 (derecha). Abajo: trabajo de campo en lugar pastoreado (izquierda) y excluido (derecha). ©C.A. Brussa.

San Miguel

Ubicado próximo a la localidad de 18 de Julio (Rocha) ($33^{\circ}42'0.29''S$, $53^{\circ}33'17.84''O$), se encuentra el Parque Nacional San Miguel, que forma parte del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) desde 2010 (Decreto N° 54/010), pero existe como Parque Nacional desde 1937, cuando fue creado por la Ley N°9718. El mismo presenta bosques y pastizales serranos así como zonas con bosque ribereño y humedales. Un sector se encuentra excluido al ganado desde el año 2000 mientras que el resto se encuentra bajo un régimen de pastoreo extensivo por ganado criollo bovino y ovino (MVOTMA, 2017). El área de estudio seleccionada abarca unas 116 ha, entre zonas pastoreadas y excluidas (Figura 3; Anexo II, Figuras 1 y 2). La administración y gestión del área es compartida por el Ministerio de Vivienda, Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente (MVOTMA), el Ministerio de Defensa (Servicio de Parques del Ejército y Departamento de Estudios Históricos) y el Ministerio de Turismo. En ninguna parte del área se realiza la quema de campos como estrategia de manejo.



Figura 3. Parque Nacional San Miguel. Arriba: alambrado que separa campos pastoreados (izquierda) de zona de exclusión al ganado desde el año 2000 (derecha). Abajo: trabajo de campo en zona bajo pastoreo (izquierda) y en área excluida (derecha). ©P. Brussa

Quebrada de los Cuervos

El área se localiza a 15 km al noreste de Isla Patrulla ($32^{\circ}54'40.81''S$, $54^{\circ}26'35.41''O$), abarcando unas 180 ha. Se trata de un paisaje serrano que se extiende parte dentro de un predio público y parte en un predio privado adyacente. El predio público corresponde al área municipal del Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos (Ingreso al SNAP en 2008, Decreto N° 462/08). Dicha fue excluida al ganado en 1996 (Daniel Erman, com. pers.) y no se realiza la quema de campos. El predio privado se encuentra bajo régimen de pastoreo extensivo y se cría principalmente ganado bovino (Figura 4; Anexo III, Figura 1). En este predio la quema de campos es una práctica infrecuente.



Figura 4. Arriba: camino de acceso al Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos desde la ruta 8. A la izquierda se aprecia la zona de exclusión al ganado doméstico desde 1996, padrón municipal del área protegida; a la derecha campo pastoreado privado. Abajo: trabajo de campo en área excluida (izquierda) y zona pastoreada (derecha). ©P. Brussa

Estimación de cambios en la cobertura boscosa

Se evaluó la variación de la cobertura boscosa comparando fotografías aéreas (escala 1:20.000) tomadas en 1966/67³, disponibles en el Servicio Geográfico Militar (SGM) del Uruguay, con imágenes satelitales del 2016 obtenidas de Google Earth®. Primeramente se georreferenciaron las fotografías aéreas con el software libre QGIS® (2017), versión 2.14 “Essen”, tomando como referencia caminos de la zona y edificaciones. Se delimitaron áreas de estudio en zonas de paisaje compuesto por parches de bosque serrano y pastizal, alcanzando las 72 ha en Aiguá, 116 ha en San Miguel y 180 ha en Quebrada de los Cuervos. En cada sitio, la mitad del área analizada se encuentra actualmente bajo pastoreo y la otra mitad excluida al ganado (Figuras 5-7).

³ En el marco del primer estudio económico de Uruguay, llevado a cabo por la Comisión de Inversiones y Desarrollo Económico, se fotografió con muy buena resolución a todo el país, insumo que fue fundamental para elaborar la cartografía de base con la que cuenta el país, fue apoyo para otras cartografías temáticas (e.g., suelos) y son desde entonces frecuentemente utilizadas como línea de base para estudiar la variación de la cobertura boscosa por parte de la Dirección General Forestal del MGAP.

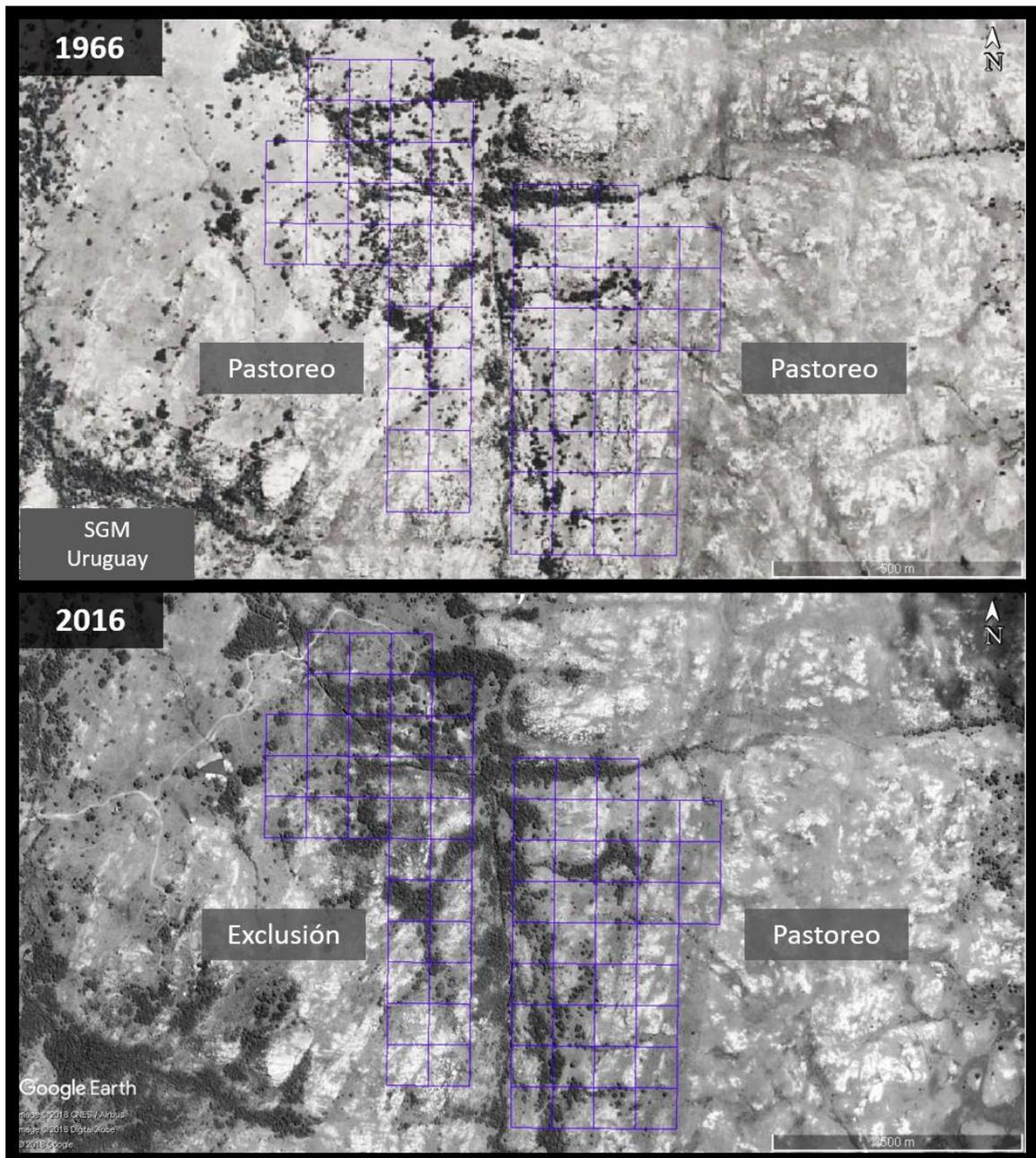


Figura 5. Variación de la cobertura boscosa en las zonas excluida y pastoreada entre los años 1966 y 2016, en paisajes serranos próximos a Aiguá. Foto aérea del Servicio Geográfico Militar (SGM) de Uruguay de 1966 e imagen de Google Earth de 2016, con grilla (100x100 m) superpuesta para el análisis.

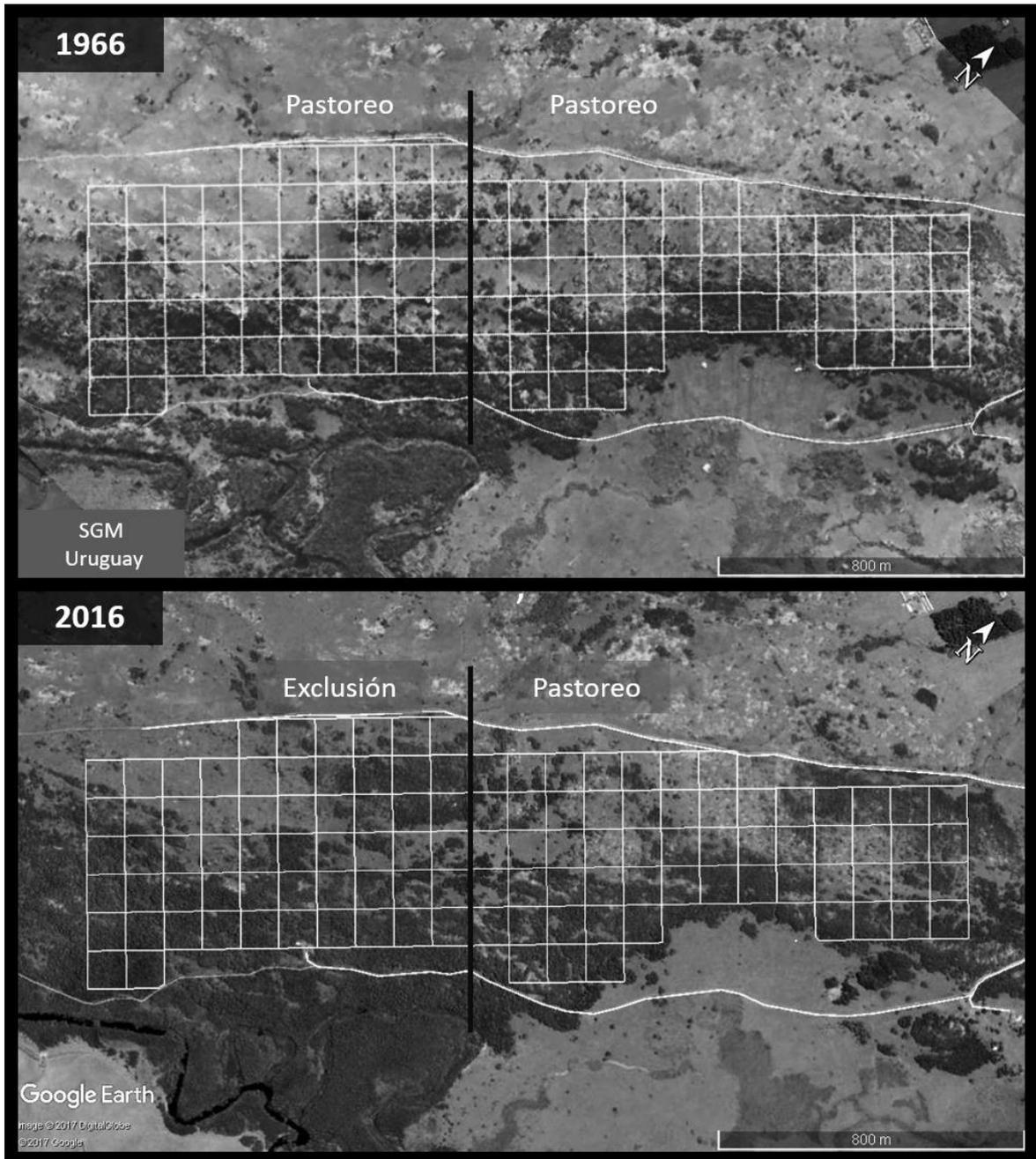


Figura 6. Variación de la cobertura boscosa en las zonas excluida y pastoreada entre los años 1966 y 2016, en el Parque Nacional San Miguel. Foto aérea del Servicio Geográfico Militar (SGM) de Uruguay de 1966 e imagen Google Earth de 2016, con grilla (100x100 m) superpuesta para el análisis.

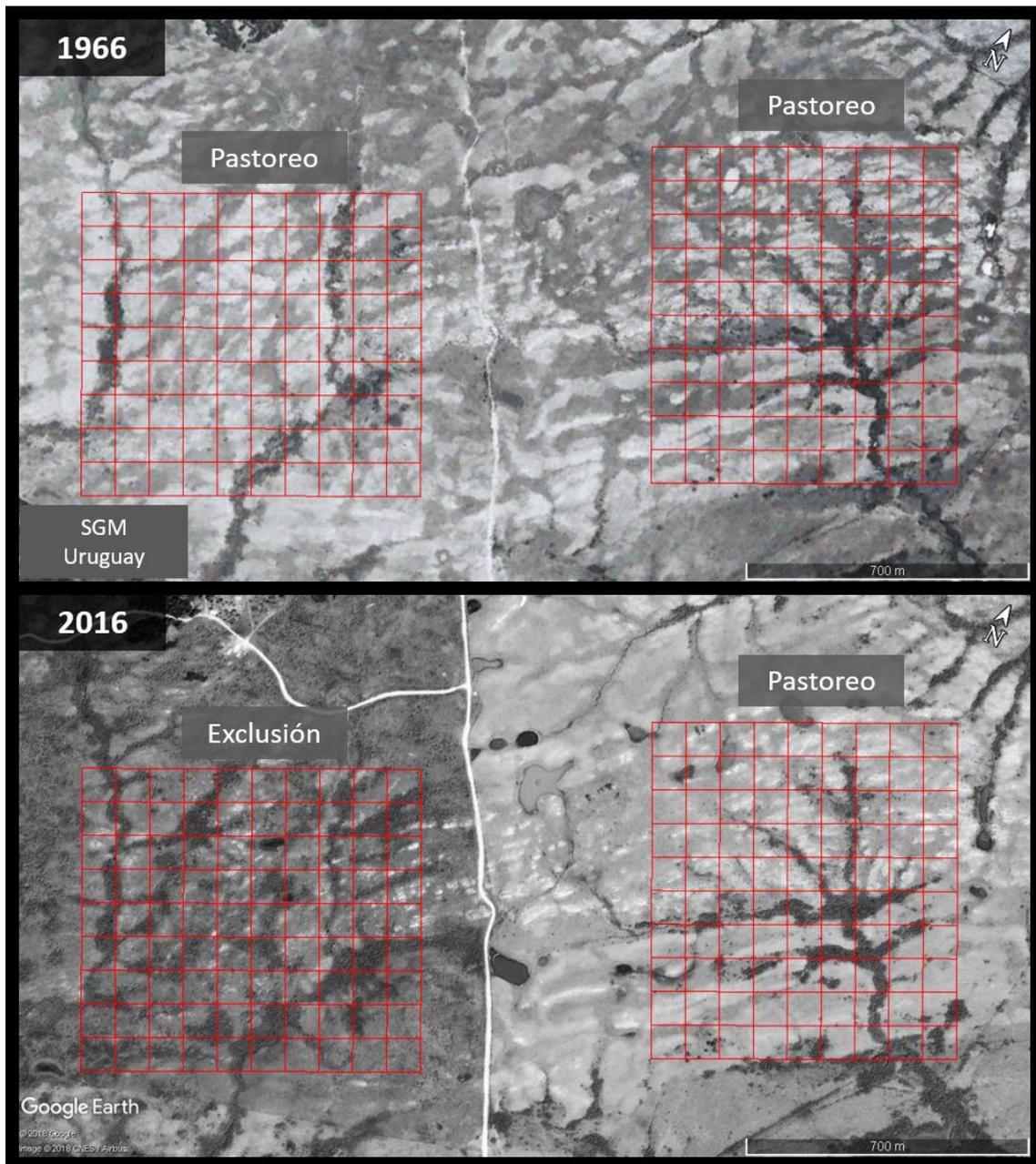


Figura 7. Variación de la cobertura boscosa en las zonas excluida y pastoreada entre los años 1966 y 2016, en el Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos y campos linderos. Foto aérea del Servicio Geográfico Militar (SGM) de Uruguay de 1966 e imagen de Google Earth de 2016, con grilla (100x100 m) superpuesta para el análisis.

Para estimar la cobertura boscosa, fueron generadas grillas digitales conformadas por celdas de 100x100 m (1 ha) en QGIS (Figuras 5-7). Dentro de cada celda se establecieron 16 “puntos de observación”, que consistieron en círculos de 14 m de diámetro, separados 25 m (de centro a centro) entre sí (Figura 8). Trabajando a una escala de visualización de 1:5.000, se estimó la cobertura boscosa como la cantidad de puntos de observación ocupados por bosque dentro de cada celda. Se consideró que un punto de observación estaba ocupado por bosque cuando la cobertura de árboles fue >50%. De acuerdo a esta metodología, el grano, o mínimo parche boscoso detectable, es de 77 m² (área de medio círculo).

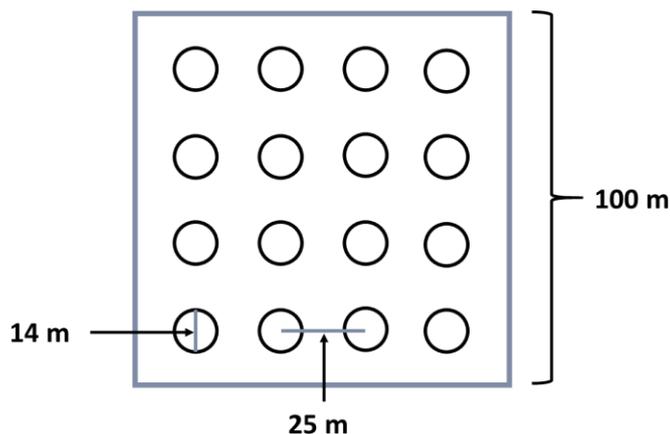


Figura 8. Esquema de cuadrados de una hectárea con 16 puntos de observación, utilizados para la estimación de cambios en la cobertura boscosa.

Para cada zona (excluida/pastoreada) se calculó cambio relativo (%) con respecto a la cobertura inicial (1966) del siguiente modo:

$$\text{Cambio relativo (\%)} = \frac{\text{Cobertura 2016} - \text{Cobertura 1966}}{\text{Cobertura 1966}} \times 100$$

Relevamiento de campo: diseño de muestreo

Se evaluó la cobertura del suelo, la fisonomía vegetal y la regeneración arbórea, en pastizales adenaños a parches boscosos, discriminando entre zonas pastoreadas y excluidas al ganado. En los tres sitios de estudio se relevaron 30 parcelas de 5x5 m por tratamiento (exclusión y pastoreo), totalizando 60 parcelas por sitio. En cada tratamiento, las parcelas se dispusieron en 10 transectas perpendiculares al borde del bosque de la siguiente forma: la primera en el borde bosque-pastizal de 0 a 5 m, la segunda entre los 5 y 10 m y la más distante del bosque entre los 10 y 15 m (Figura 9).

En cada parcela se estimó visualmente la cobertura de suelo desnudo, rocas y de los diferentes componentes vegetales (i.e., herbáceas, arbustos, juveniles arbóreos, arboles adultos), usando una escala de siete categorías (0: 0%, 1: <1%, 2: 1-5%, 3: 6-25%, 4: 26-50%, 5: 51-75%, 6: 76-100%), adaptada de la propuesta por Braun-Blanquet (1932). También se registró la altura media de los diferentes estratos vegetales.

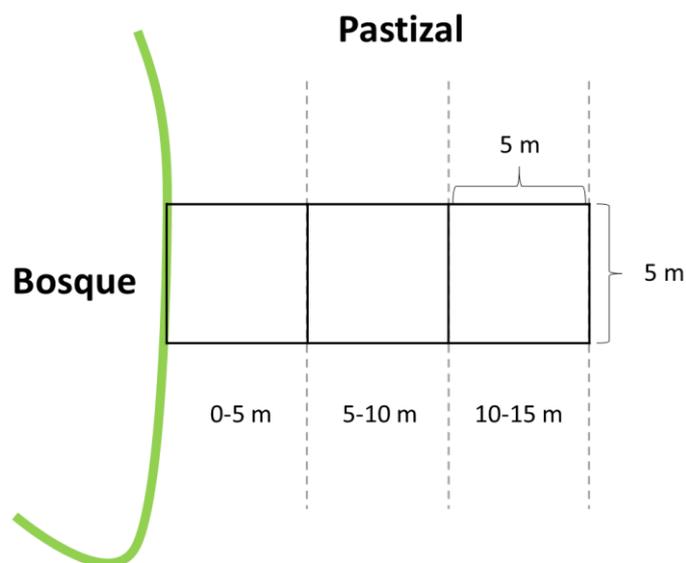


Figura 9. Diseño de muestreo: Esquema de una transecta conformada por tres parcelas de muestreo de 5x5 m.

Para estimar la densidad de juveniles arbóreos, se identificaron y registraron a todos los individuos de altura ≥ 50 cm y diámetro a la altura del pecho (DAP) $< 2,5$ cm. Para evaluar posibles efectos de las rocas, arbustos y árboles sobre el reclutamiento de juveniles arbóreos en el pastizal, se registró el micrositio de reclutamiento de cada individuo distinguiendo cuatro posibilidades: 1) pastizal abierto, 2) entre rocas, 3) bajo arbustos o árboles y 4) bajo arbustos/árboles y entre rocas.

Se indicó también el síndrome de dispersión de las especies registradas en campo, tomando como referencia a Forneck (2007) y las descripciones de los frutos de cada especie según Brussa y Grela (2007). Se asumió que frutos carnosos como drupas o bayas son frecuentemente dispersados por animales. Tras consultar a los botánicos de referencia Federico Haretche y a Carlos A. Brussa, se identificaron aquellas especies que son capaces de propagarse de forma vegetativa.

Análisis de datos

El efecto de la exclusión sobre la densidad de juveniles arbóreos fue evaluado estadísticamente mediante un Análisis de Varianza (ANAVA o ANOVA) de dos factores. El factor tratamiento contempló dos niveles, exclusión (E) y pastoreo (P), y el factor distancia al bosque contempló tres niveles: 1 (0-5 m), 2 (5-10 m) y 3 (10-15 m).

Previo a los ANAVA se realizaron pruebas de normalidad (Shapiro-Wilk) y de homogeneidad de varianzas (Test de Cochran) para la variable densidad de individuos. Cuando las varianzas no fueron homogéneas, se logró la homocedasticidad con una transformación raíz cuadrada: $\sqrt[2]{x + 1}$ (Sokal y Rohlf 1995).

Los efectos de la cobertura de arbustos y de rocas, así como de la altura del estrato herbáceo sobre la densidad de juveniles se estimaron a través de análisis de correlación de Spearman (ρ).

Se construyeron tablas de contingencia y se realizó la prueba de Chi-cuadrado (χ^2) para evaluar si el micrositio de reclutamiento estuvo relacionado al tratamiento (E y P). El estadígrafo utilizado para la comparación fue el χ^2 de Pearson, que indica si dos variables categóricas son independientes y por lo tanto presentan proporciones iguales.

Los programas estadísticos empleados para la realización de los análisis fueron: InfoStat versión estudiantil (Di Renzo *et al.* 2018) y STATISTICA versión 7.0.

RESULTADOS

Aiguá

Variación en la cobertura boscosa

Se observó una expansión general del bosque del 20,3% en este sitio de estudio entre 1966 y 2016, con valores similares de cambio relativo a la cobertura inicial en las zonas de exclusión (desde 2010) y pastoreo (Figura 5, Tabla 1).

Tabla 1. Variación de la cobertura boscosa en campos próximos a Aiguá, entre los años 1966 y 2016, en zonas pastoreadas y excluidas al ganado.

Año	Cobertura de bosque (%)		
	Exclusión	Pastoreo	Total
1966	18,9*	13,6	16,3
2016	22,6	16,5	19,6
Cambio relativo (%) 1966-2016	+19,4%	+21,3%	+20,2%

* La exclusión se instaló en 2010, en 1966 esta zona también era pastoreada.

Reclutamiento actual de árboles en el pastizal

Se registró un total de seis especies de árboles creciendo en el pastizal adyacente al bosque serrano; las más abundantes fueron *Lithraea brasiliensis* Marchand (Aruera) y *Blepharocalyx salicifolius* (Kunth) O. Berg (Arrayán) (Tabla 2). Todas las especies registradas presentan como síndrome de dispersión la zoocoria.

La densidad de árboles juveniles establecidos en el pastizal fue mayor ($F_{1,59}=4,66$; $p=0,035$), casi el doble, en la zona de exclusión (Figura 10, Tabla 3). La distancia al bosque, no afectó significativamente la densidad de juveniles ($F_{2,59}=0,03$; $p=0,97$). La interacción tratamiento-distancia tampoco fue significativa ($F_{2,59}=0,66$; $p=0,52$), por este motivo fue excluida del modelo.

Tabla 2. Lista de especies de árboles juveniles registrados en áreas de pastizal adyacentes a bosque en paisajes serranos próximos a Aiguá en junio de 2017. Se presentan datos de abundancia total por especie en los relevamientos realizados en las zonas de exclusión (E) y pastoreo (P). Se indica también el síndrome de dispersión (SD) de la especie: zoocoria (z).

FAMILIA	Especie	E	P	Total	SD
MYRTACEAE	<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O. Berg	38	24	62	z
ANACARDIACEAE	<i>Lithraea brasiliensis</i> Marchand	46	27	73	z
MYRTACEAE	<i>Myrcianthes cisplatensis</i> (Cambess.) O. Berg	2	0	2	z
PRIMULACEAE	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.	15	8	23	z*
ANACARDIACEAE	<i>Schinus lentiscifolius</i> Marchand	10	2	12	z
STYRACACEAE	<i>Styrax leprosus</i> Hook. & Arn	0	2	2	z
Abundancia		111	63	174	
Riqueza de especies		5	5	6	
Especies exclusivas		1	1	-	
Riqueza de familias		3	4	4	

* Especies capaces de propagarse de forma vegetativa.

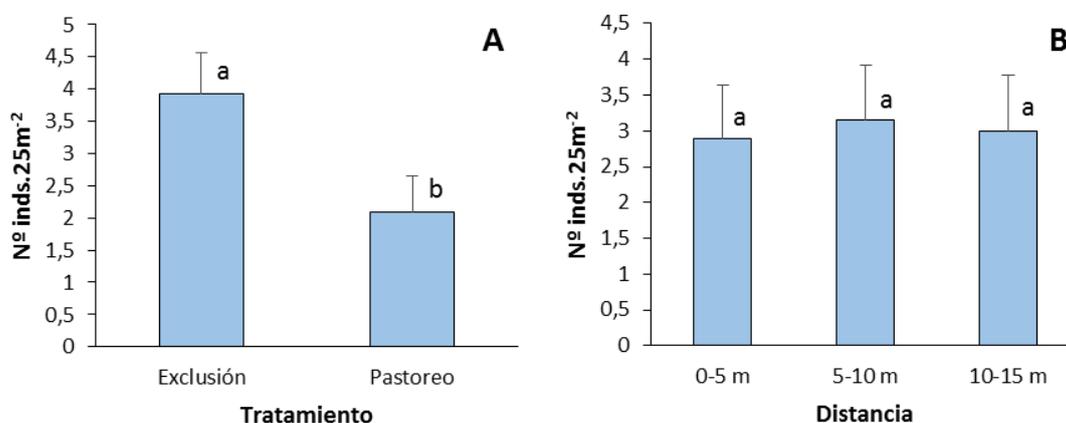


Figura 10. Densidad media de juveniles arbóreos registrados en pastizales adyacentes a bosques serranos próximos a Aiguá. A) Distinción por tratamiento, exclusión (n=30) y pastoreo (n=30); B) Distinción por distancia al bosque, 0-5 m, 5-10 m y 10-15 m (n=20 para cada distancia). Las barras de error indican el error estándar. Letras minúsculas diferentes indican diferencias estadísticamente significativas (Método de comparación de Tukey).

Tabla 3. Análisis de Varianza para la variable densidad de juveniles registrada en Aiguá, considerando los factores tratamiento y distancia al bosque. Suma de cuadrados de tipo III.

Fuente de Variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado Medio	Valor de F	p-valor
Modelo	51,05	3	17,02	1,57	0,2062
Tratamiento	50,42	1	50,42	4,66	0,0352
Distancia	0,63	2	0,32	0,03	0,9712
Error	605,93	56	10,82		
Total	656,98	59			

Variables fisonómicas

Los análisis de correlación entre la densidad de juveniles y variables fisonómicas reflejaron diferencias entre los tratamientos. Del lado pastoreado se observaron correlaciones positivas entre la densidad de juveniles y la cobertura de rocas ($\rho=0,40$; $p=0,027$) y de arbustos ($\rho=0,50$; $p=0,0045$), mientras que del lado excluido no se observó correlación alguna entre estas variables (Rocas: $\rho=0,25$; $p=0,18$; Arbustos: $\rho=0,29$; $p=0,12$).

Por otro lado, se observó que la densidad de juveniles tendió de decrecer significativamente con la altura del tapiz herbáceo en el área de exclusión ($\rho=-0,48$; $p=0,0078$), mientras que en el lado pastoreado, se observó una correlación positiva marginalmente significativa ($\rho=0,35$; $p=0,057$).

Micrositios de reclutamiento

El patrón de reclutamiento de juveniles por micrositio (“pastizal abierto”, “rocas”, “arbustos” y “arbustos y rocas”) varió significativamente ($\chi^2=34,16$, $p<0,0001$) entre los tratamientos exclusión y pastoreo (Figura 11). En la exclusión, el reclutamiento se repartió de forma similar entre sitios abiertos de pastizal (53%) y sitios asociados a roquedales y arbustos/árboles (47%). Por el contrario, bajo pastoreo cerca de un 80% de los juveniles reclutaron en asociación a rocas y/o arbustos/árboles, donde crecieron principalmente entre rocas (Anexo I, Figura 3).

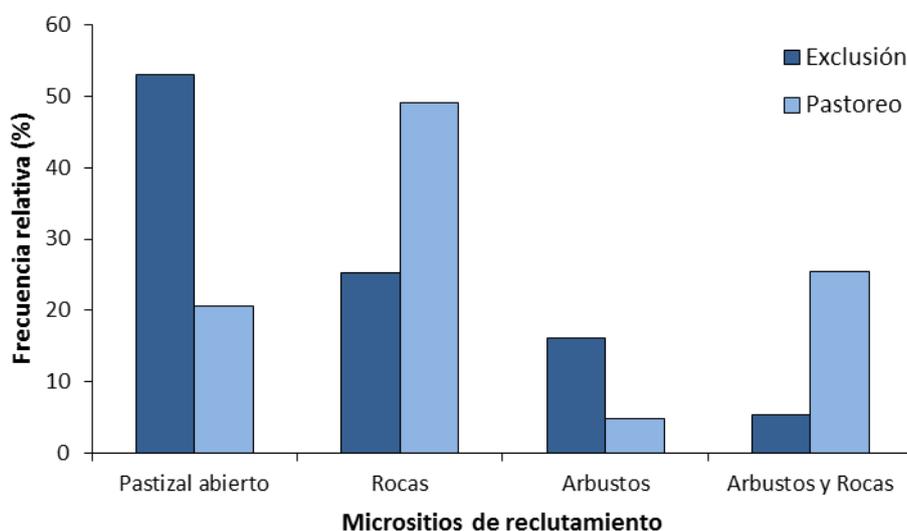


Figura 11. Proporción o frecuencia relativa (porcentaje) de juveniles registrados en campos próximos a Aiguá en cada zona, exclusión y pastoreo, en los diferentes micrositios de reclutamiento considerados en este estudio.

La principal especie registrada con juveniles bajo su dosel fue el arbusto *Daphnopsis racemosa* Griseb. (Envira), tanto en exclusión como en pastoreo. Con menor frecuencia también se observaron juveniles bajo ejemplares de *Styrax leprosus* Hook. et Arn. (Carne de vaca) y de *Baccharis dracunculifolia* DC. (Chirca) en la zona de exclusión así como árboles jóvenes de *Schinus lentiscifolius* Marchand (Carobá), *Lithraea brasiliensis* y *Blepharocalyx salicifolius*, tanto en zonas pastoreadas como excluidas.

San Miguel

Variación en la cobertura boscosa

El bosque se ha expandido sobre el pastizal en los últimos 50 años, tanto en la zona pastoreada como en la zona excluida al ganado desde el año 2000 (Figura 6, Tabla 4). La expansión del bosque fue mayor en la zona de exclusión en términos relativos a su cobertura inicial. En 1966 cuando toda el área estaba bajo pastoreo, la zona que fue excluida a partir del año 2000 tenía una cobertura boscosa menor que la otra, pero tras 16 años de exclusión desarrolló una mayor cobertura boscosa respecto a la zona continuamente pastoreada (Tabla 4).

Tabla 4. Variación de la cobertura boscosa en el Parque Nacional San Miguel entre los años 1966 y 2016, en zonas pastoreadas y excluidas al ganado.

Año	Cobertura de bosque (%)		
	Exclusión	Pastoreo	Total
1966	33,2*	45,5*	39,4
2016	54,2	51,2	52,7
Cambio relativo (%) 1966-2016	+63,0%	+12,6%	+33,6%

* La exclusión se instaló en 2000, por lo que en 1966 esta zona también era pastoreada.

Reclutamiento actual de árboles en el pastizal

Se registró un total de 11 especies arbóreas, que representan nueve familias, creciendo fuera del bosque. La más abundante fue *Myrrhinium atropurpureum* Schott var. *octandrum* Benth. (Palo de fierro), seguida por *Eugenia uruguayensis* Cambess. (Guayabo blanco) (Tabla 5). Salvo *Sebastiania brasiliensis* Spreng. (Blanquillo), todas las especies registradas son zoocóricas. Particularmente, el Palo de fierro tiene la capacidad de propagarse vegetativamente por medio de raíces gemíferas (Anexo II, Figura 3).

La densidad de juveniles arbóreos creciendo en el pastizal adyacente al bosque, no presentó diferencias significativas ($F_{1,59}=0,34$; $p=0,56$) entre el área pastoreada y la excluida al ganado (Figura 12a, Tabla 6). En cambio, la distancia al bosque afectó significativamente la densidad de individuos ($F_{2,59}=16,03$; $p<0,0001$), siendo ésta más de cuatro veces mayor en la franja más cercana al bosque (0 a 5 m), respecto a las siguientes franjas, que no presentaron diferencias significativas entre sí (Figura 12b, Tabla 6). La interacción entre ambos factores no fue estadísticamente significativa, por eso se excluyó del modelo.

Tabla 5. Lista de especies de árboles juveniles registrados en áreas de pastizal adyacentes a bosque en el Parque Nacional San Miguel, en setiembre de 2016. Se presentan datos de abundancia total por especie en los relevamientos realizados en las zonas de exclusión (E) y pastoreo (P). Se indica también el síndrome de dispersión (SD) de la especie, zoocoria (z) y autocoria (au).

FAMILIA	Especie	E	P	Total	SD
SAPINDACEAE	<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil., A.Juss. & Cambess.) Radlk.	1	3	4	z
MYRTACEAE	<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O. Berg	3	5	8	z
CANNABACEAE	<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	0	2	2	z
MYRTACEAE	<i>Eugenia uruguayensis</i> Cambess.	9	9	18	z
ANACARDIACEAE	<i>Lithraea brasiliensis</i> Marchand	6	2	8	z
MYRTACEAE	<i>Myrrhinium atropurpureum</i> Schott var. <i>octandrum</i> Benth.	26	37	63	z*
PRIMULACEAE	<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	1	0	1	z
RHAMNACEAE	<i>Scutia buxifolia</i> Reissek	1	6	7	z
EUPHORBIACEAE	<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	1	0	1	au
SALICACEAE	<i>Xylosma tweediana</i> (Clos) Eichler	7	2	9	z
RUTACEAE	<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	0	2	2	z
	Abundancia	55	68	123	
	Riqueza de especies	9	9	11	
	Especies exclusivas	2	2	-	
	Riqueza de familias	7	7	9	

*Especies capaces de propagarse de forma vegetativa.

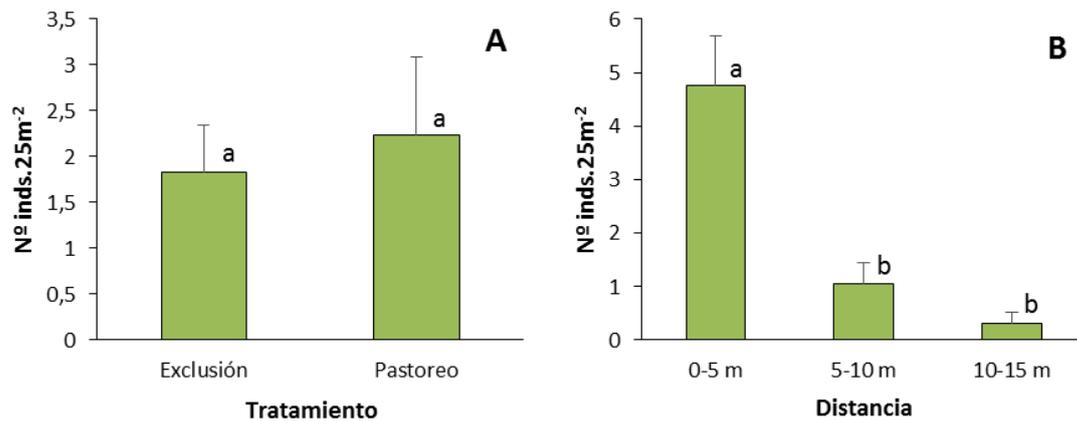


Figura 12. Densidad media de juveniles arbóreos registrados en pastizales adyacentes a bosques serranos en el Parque Nacional San Miguel. A) Distinción por zona, exclusión (n=30) y pastoreo (n=30); B) Distinción por distancia al bosque, 0-5 m, 5-10 m y 10-15 m (n=20 para cada distancia al bosque). Las barras de error indican el error estándar. Letras minúsculas diferentes indican diferencias estadísticamente significativas (Método de comparación de Tukey).

Tabla 6. Análisis de Varianza para la variable densidad de juveniles registrada en el Parque Nacional San Miguel, considerando tratamiento y distancia al bosque. Suma de cuadrados tipo III.

Fuente de Variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado Medio	Valor de F	p-valor
Modelo	229,43	3	76,48	10,8	<0,0001
Tratamiento	2,4	1	2,4	0,34	0,5628
Distancia	227,03	2	113,52	16,03	<0,0001
Error	396,5	56	7,08		
Total	625,93	59			

Variables fisonómicas

Los análisis de correlación reflejaron diferencias entre los tratamientos. Del lado pastoreado se observaron correlaciones positivas y significativas entre la densidad de juveniles y la cobertura de rocas ($\rho=0,53$; $p=0,0028$) y de arbustos ($\rho=0,47$; $p=0,0083$), mientras que del lado excluido no se observó correlación alguna entre la densidad de juveniles y la cobertura de arbustos ($\rho=0,17$; $p=0,34$). Cabe destacar que del lado excluido la cobertura de rocas fue igual a 0% por lo cual no correspondía realizar el análisis.

Por otro lado, el análisis de correlación entre la densidad de juveniles y la altura del tapiz herbáceo fue negativa y significativa del lado excluido ($\rho=-0,51$; $p=0,0040$) mientras que del lado pastoreado no se observó una correlación estadísticamente significativa ($\rho=-0,10$; $p=0,59$).

Micrositios de reclutamiento

El patrón de reclutamiento de juveniles por micrositio difirió significativamente ($\chi^2=57,89$; $<0,0001$) entre los tratamientos exclusión y pastoreo (Figura 13). En la exclusión, la mayoría de los juveniles (94,5%) se registraron en áreas de pastizal, mientras que bajo pastoreo más del 70% de los juveniles se estableció en asociación a rocas y arbustos/árboles.

Se registraron siete especies leñosas generando el micrositio "arbustos". Las más importantes, que albergaron el 73% de los árboles reclutados bajo plantas leñosas, fueron dos arbustos: *Daphnopsis racemosa* (Envira) y *Colletia paradoxa* Spreng. (Espina de la cruz). Algunos árboles jóvenes (*Scutia buxifolia* Reissek, *Eugenia uruguayensis* y *Myrrhinium atropurpureum* var. *octandrum*) y la cactácea columnar *Cereus hildmannianus* K. Schum, también presentaron juveniles arbóreos entre sus ramas (Anexo II, Figura 4).

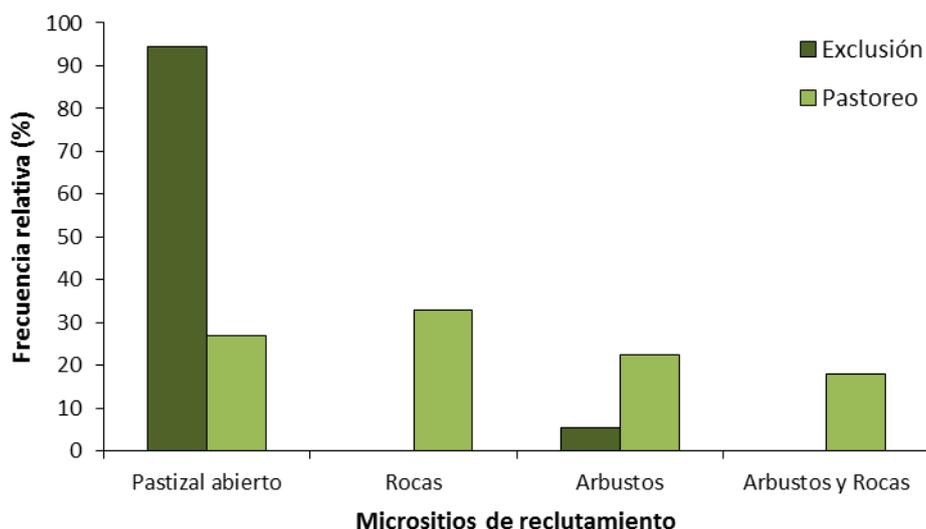


Figura 13. Proporción o frecuencia relativa (porcentaje) de juveniles registrados en el Parque Nacional San Miguel en cada zona, exclusión y pastoreo, en los diferentes micrositios de reclutamiento considerados en este estudio.

Quebrada de los Cuervos

Variación en la cobertura boscosa

En el área del Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos y campos linderos bajo estudio, se observó una expansión general del bosque del 71,4% entre 1966 y 2016, con respecto a la cobertura de 1966. El cambio en la cobertura del bosque varió de forma notoria entre las zonas pastoreada y excluida al ganado (Figura 7, Tabla 7).

Tabla 7. Variación de la cobertura boscosa en el Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos y campos adyacentes, entre los años 1966 y 2016, en zonas pastoreadas y excluidas al ganado.

Año	Cobertura de bosque (%)		
	Exclusión	Pastoreo	Total
1966	9,5*	7,7	8,6
2016	18,8	10,7	14,8
Cambio relativo (%) 1966-2016	+97,8%	+38,7%	+71,4

* La exclusión se instaló en 1996, por lo que en 1966 esta zona también era pastoreada.

Reclutamiento actual de árboles en el pastizal

Se registraron diez especies creciendo en el pastizal adyacente al bosque, las cuales representan a siete familias. La especie más abundante fue *Dodonaea viscosa* Jacq. (Chirca de monte) (Anexo III, Figura 2), seguido de *Lithraea brasiliensis* (Aruera), *Myrsine coriacea* (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult. (Canelón) y *Blepharocalyx salicifolius* (Arrayán) (Tabla 8). Siete de las diez especies registradas son zoocóricas, de las cuales dos son capaces de propagarse vegetativamente a través de raíces gemíferas. Las restantes tres son anemocóricas y fueron especialmente abundantes en el área excluida al ganado.

Tabla 8. Lista de especies de árboles juveniles registrados en áreas de pastizal adyacentes al bosque en el Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos y campos linderos, en diciembre de 2017. Se presentan datos de abundancia total por especie en los relevamientos realizados en las zonas de exclusión (E) y pastoreo (P). Se indica también el síndrome de dispersión (SD) de la especie: zoocoria (z) y anemocoria (an).

FAMILIA	Especie	E	P	Total	SD
SAPINDACEAE	<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil., A.Juss. & Cambess.) Radlk.	1	0	1	z
MYRTACEAE	<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O. Berg	21	25	46	z
SAPINDACEAE	<i>Dodonaea viscosa</i> Jacq.	88	21	109	an
ESCALLONIACEAE	<i>Escallonia bifida</i> Link & Otto	9	0	9	an
ANACARDIACEAE	<i>Lithraea brasiliensis</i> Marchand	51	9	60	z
PRIMULACEAE	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.	53	0	53	z*
PRIMULACEAE	<i>Myrsine parvula</i> (Mez) Otegui	0	1	1	z*
MYRTACEAE	<i>Myrceugenia euosma</i> (O. Berg) D. Legrand	2	7	9	z
PINACEAE	<i>Pinus taeda</i> L.	21	0	21	an
LAMIACEAE	<i>Vitex megapotamica</i> (Spreng.) Moldenke	0	1	1	z
	Abundancia	246	64	310	
	Riqueza de especies	8	6	10	
	Especies exclusivas	4	2	-	
	Riqueza de familias	6	5	7	

* Especies capaces de propagarse de forma vegetativa.

La densidad de juveniles arbóreos establecidos en el pastizal fue estadísticamente mayor en la zona excluida al ganado ($F_{1,59}=40,73$; $p<0,0001$) (Figura 14a, Tabla 9). Asimismo, la densidad de juveniles varió significativamente ($F_{2,59}=8,80$; $p=0,0005$) con la distancia al bosque, decreciendo desde la franja más cercana al bosque (0-5 m) hacia las más alejadas, las cuales no presentaron diferencias significativas entre sí (Figura 14b, Tabla 9). La interacción entre ambos factores no fue estadísticamente significativa, por eso se excluyó del modelo.

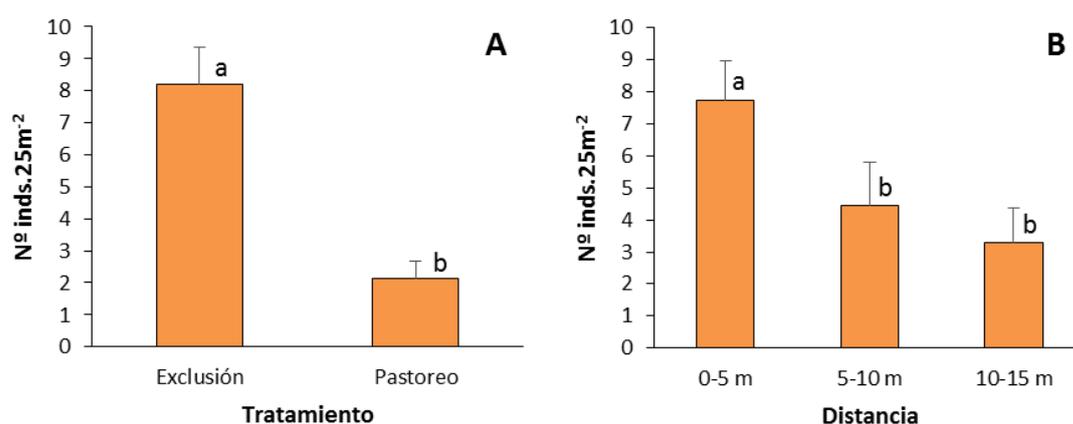


Figura 14. Densidad media de juveniles arbóreos registrados en pastizales adyacentes a bosques serranos en el Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos y campos linderos. A) Distinción por tratamiento, exclusión (n=30) y pastoreo (n=30); B) distinción por distancia al bosque, 0-5m, 5-10m y 10-15m (n=20 para cada distancia). Las barras de error indican el error estándar. Letras minúsculas diferentes indican diferencias estadísticamente significativas (Método de comparación de Tukey).

Tabla 9. Análisis de Varianza para la variable $v(x+1)$, donde x es la densidad de juveniles registrada en el Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos, considerando los factores tratamiento y distancia al bosque. Suma de cuadrados de tipo III.

Fuente de Variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado Medio	Valor de F	p-valor
Modelo	33,95	3	11,32	19,44	<0,0001
Tratamiento	23,71	1	23,71	40,73	<0,0001
Distancia	10,24	2	5,12	8,8	0,0005
Error	32,59	56	0,58		
Total	66,54	59			

Variables fisonómicas

Los análisis de correlación reflejaron diferencias entre los tratamientos sólo al considerar la cobertura de arbustos: del lado pastoreado hubo una correlación positiva y significativa ($\rho=0,42$; $p=0,02$) con la densidad de juveniles, mientras que del lado excluido no se observó correlación alguna ($\rho=-0,11$; $p=0,55$). No hubo correlaciones significativas entre la densidad de individuos y la cobertura de rocas en ninguna de las dos zonas (pastoreada, excluida); lo mismo ocurrió con la altura del tapiz herbáceo.

Micrositios de reclutamiento

El patrón de reclutamiento de juveniles por micrositio presentó diferencias estadísticamente significativas ($\chi^2=74,18$; $p<0,0001$) (Figura 15). En la exclusión, el 73% de los juveniles se registraron establecidos en áreas abiertas de pastizal. Por el contrario, bajo pastoreo más del 80% de los juveniles se estableció en bajo leñosas y/o entre rocas (Anexo III, Figura 3).

Los juveniles registrados en asociación a otras especies leñosas lo hicieron principalmente bajo ejemplares del arbusto *Daphnopsis racemosa* (Envira), tanto en exclusión como en pastoreo (Anexo III, Figura 4). Con menor frecuencia también se observaron juveniles bajo ejemplares de la cactácea columnar *Cereus hildmannianus* y de *Myrsine coriacea* en la zona de exclusión así como ejemplares jóvenes de *Blepharocalyx salicifolius* y *Myrceugenia euosma* (O. Berg) D. Legrand (Murta), entre otros, en zonas pastoreadas.

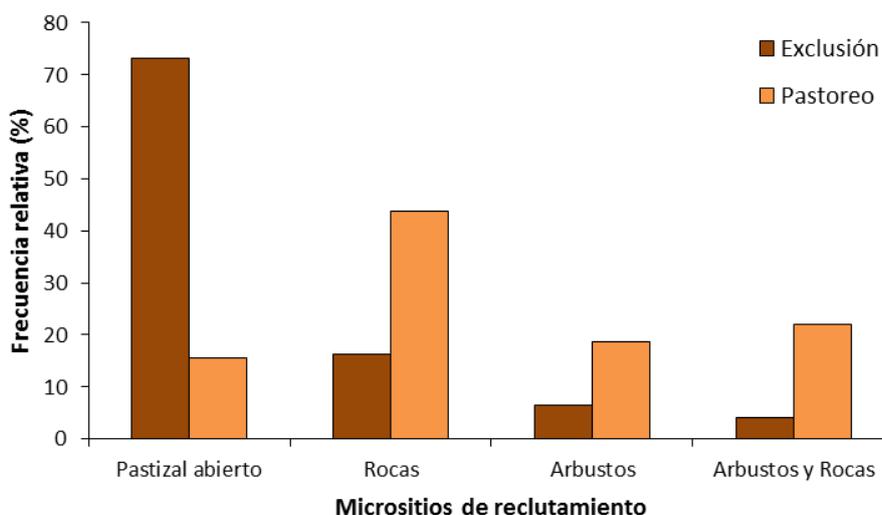


Figura 15. Proporción o frecuencia relativa (porcentaje) de juveniles registrados en el Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos y campo adyacente, en cada zona, exclusión y pastoreo, en los diferentes micrositios de reclutamiento considerados en este estudio.

DISCUSIÓN

Bosque serrano en expansión

Los bosques serranos de los tres sitios estudiados se han expandido en los últimos 50 años en términos generales, tanto en zonas pastoreadas como en zonas excluidas al ganado. El aumento de la cobertura boscosa fue mayor en zonas excluidas al ganado por 16 y 22 años (San Miguel y Quebrada de los Cuervos, respectivamente), en relación a las zonas contiguas que han estado bajo continuo pastoreo. En el caso de la exclusión de seis años (Aiguá), el cambio relativo de la cobertura boscosa fue levemente mayor en zonas pastoreadas respecto a las excluidas (1,9% de diferencia). Los resultados sugieren que el pastoreo estaría enlenteciendo la expansión del bosque serrano sobre el pastizal, pero sin llegar a impedirla. En el caso de Aiguá es posible que el tiempo de clausura, de seis años, no sea suficiente como para que se generaran diferencias claras a nivel de la ganancia en cobertura boscosa respecto a áreas pastoreadas.

Estos resultados constituyen nuevos registros de expansiones de bosque en el país. Nebel y Quintillán (1993) ya habían mencionado expansiones de bosque serrano en la cuchilla grande hacia el noreste y en las sierras de Aceguá, al comparar visualmente fotografías aéreas de los años 1966/67 con otras de los años 1982-86. Estos datos sumados a los del presente trabajo, indican que la expansión del bosque no sería un fenómeno local y que podría extenderse por gran parte del área serrana de Uruguay. También se han reportado expansiones en otros tipos de bosques, principalmente ribereños, en la cuenca del río Cuareim entre 1987 y 2008 (DINAMA 2009) y del río Cebollatí entre 1966/67 y 1986 (Porcile 1987, citado por Carrere 1990b), pero probablemente los mecanismos involucrados en las expansiones de bosques ribereños sean diferentes.

A escala país, estudios previos basados en datos de los censos agropecuarios, ya habían reportado que desde los años setenta ha aumentado la densidad de los bosques, por cierre del dosel y por extensión de su superficie (Carrere 1990b, Gautreau 2006). Este proceso no habría sido homogéneo en el territorio ya que en varias partes los bosques se han retraído. Estos autores proponen que en términos generales el bosque no ha avanzado ni retrocedido de forma significativa en el territorio, sino que ha sufrido y sufre procesos de degradación y regeneración, dependiendo fundamentalmente de la presión ejercida por el hombre a través de las talas, el ganado y el fuego, y de la calidad ambiental del sitio (Carrere 1990b, Gautreau 2006). Varios factores podrían contribuir a explicar el incremento de la cobertura boscosa respecto a lo observado en las fotografías de 1966/67. Para analizar estos factores en contexto, es necesario considerar la situación de los bosques del país cuando estas fotos fueron tomadas. En ese momento el bosque nativo había sufrido una fuerte presión de deforestación, ya que muchos fueron talados durante la primera y segunda guerra mundial (Carrere 1990b). La tala fue mayor en lugares próximos a ciudades y centros poblados (Nebel y Quintillán 1993). Villegas 1930 (citado por Carrere 1990b) hacía notar que la tala intensiva de los bosques era una "obra devastadora" junto al ganado que, en muchos casos, no permitía que rebrotaran los árboles talados. Simultáneamente, la producción del ganado ovino, pilar de la economía del país desde 1860 (ver Barrán y Nahum 1967), superaba en 1966 los 23 millones de cabezas (Censo General Agropecuario 1970 en DIEA - MGAP 2014).

En el marco temporal de este estudio, un elemento importante a destacar es la aprobación de la segunda Ley Forestal N°15.939 en 1987. A partir de entonces, la política

forestal nacional priorizó la conservación de los bosques nativos favoreciendo aquellos planes de manejo que aseguraran su sostenibilidad (Soust 2012). Una de las medidas de protección del monte indígena (bosque nativo) consistió en regular la corta del mismo. Como consecuencia de esta política nacional la tala del monte indígena se redujo. Otro elemento que hay que resaltar es la drástica reducción de la carga de ganado ovino en el país debido a la caída del precio internacional. Después de más de un siglo con cifras superiores a los 15 millones de lanas hasta 1998 (Figura 16), cayó a menos de 7 millones en 2016 (MGAP - DIEA 2017), generando cambios notorios en las regiones ganaderas del país (MGAP - DIEA 2015). En suma, la reducción/supresión de las talas, junto a la drástica disminución de la carga ovina en los últimos 20 años, que fue importante para la región serrana de Uruguay (MGAP - DIEA 2015), parecen ser dos factores explicativos del avance del bosque serrano en Uruguay.

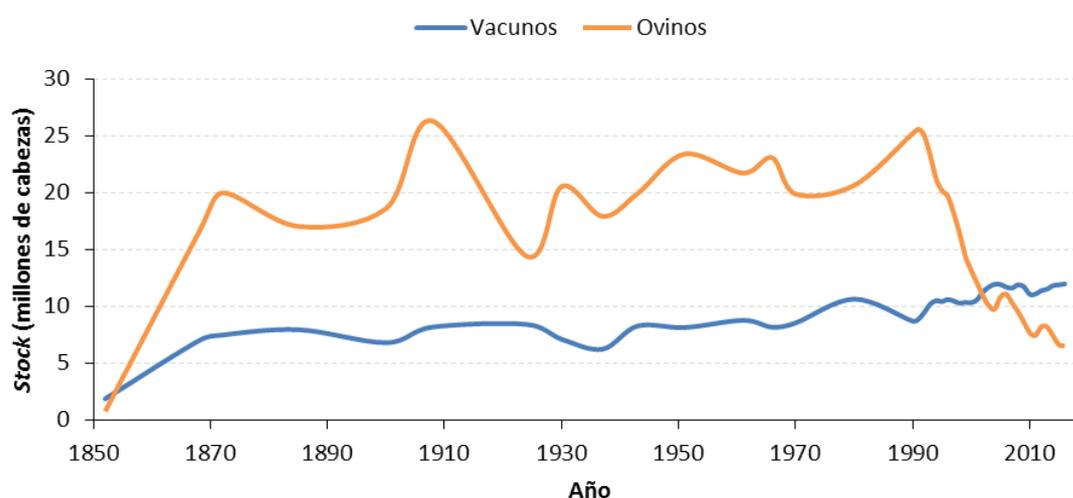


Figura 16. Tendencia del *stock* ganadero en Uruguay desde 1852 hasta 2016. Datos de Censos Generales Agropecuarios (CGA) disponibles en Barrán y Nahum (1967) y en DIEA (2004) y de Anuarios del MGAP-DIEA de diferentes años. No contiene datos del censo de 1916.

Sumado esto, tendencias climáticas generales desde un clima frío y seco durante el Holoceno medio hacia climas más cálidos y húmedos (Behling 2002, 2005, del Puerto 2008) podrían estar favoreciendo la expansión de bosques en Río Grande del Sur, pampa Argentina y Uruguay. En Uruguay, el aumento de las precipitaciones podrían estar influyendo en las expansiones observadas (CLAES, PNUMA y DINAMA 2008). Un estudio reciente sugiere que el aumento de las precipitaciones acumuladas de los meses más secos del año (diciembre-febrero) para la ciudad de Rocha, entre 1960 y 2010, habría favorecido la expansión del bosque serrano por disminución del déficit hídrico estival (Brazeiro *et al.* *en prensa*).

La importancia de la exclusión ganadera en la dinámica de la cobertura leñosa en ecotonos ha sido detectada en la región. La exclusión del pastoreo ha sido asociada a la invasión de los palmares de *Butia yatay* (Mart.) Becc. (*Yatay*) por arbustos y árboles del bosque del río Uruguay en el oeste argentino (Chaneton *et al.* 2012), y la expansión del bosque con *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (Pino Brasil) en Rio Grande do Sul (Brasil) (Machado 2004). Los resultados del presente estudio, sumados a los antecedentes en Argentina y sur de Brasil, sugieren que la lignificación o expansión de bosques sobre pastizales, es una tendencia de escala regional que afectaría gran parte de los Pastizales

del Río de la Plata y regiones cercanas, más allá de la variabilidad y particularidades ecológicas locales. Las causas de este fenómeno regional parecen ser múltiples y variables según los contextos ecológicos locales, incluyendo factores históricos, climáticos, régimen de fuego, herbivoría, etc. (ver Chaneton *et al.* 2012, Müller *et al.* 2012b).

En suma, los bosques serranos estudiados se están expandiendo, proceso que podría ser impulsado por una combinación de factores. La disminución de las talas masivas de bosques y menor presión de pastoreo ovino en un contexto climático favorable, explicarían la expansión del bosque serrano en Uruguay. Este proceso podría ser más acelerado en condiciones de exclusión al ganado de más de seis años. No se sabe con certeza la extensión original de los bosques nativos anterior a las excesivas talas y al auge en la cría del ganado doméstico. Esto no nos permite distinguir si estas expansiones son verdaderas, es decir, sobre ecosistemas relativamente estables de pastizal, o si son realmente recuperaciones, pero sí se puede concluir que en los últimos 50 años existieron condiciones propicias para el avance de los bosques serranos.

Futuros estudios en los que se analicen imágenes de otros años entre 1966 y 2016 permitirán comprender cómo ha sido la dinámica de la cobertura de los bosques. Complementar dicha información con datos sobre la variación de las precipitaciones (frecuencia e intensidad) en los meses de verano de estaciones pluviométricas cercanas, ayudará a ver si el déficit hídrico estival está reduciéndose, factor propuesto como una gran limitante de la expansión de los bosques (Chebataroff 1960, Durán 1985).

Factores ligados al reclutamiento de juveniles arbóreos en el pastizal

La densidad de árboles juveniles establecidos en el pastizal en los ecotonos bosque-pastizal estudiados, fue entre dos y cuatro veces mayor en las zonas de exclusión ganadera en dos de las áreas estudiadas (Aiguá y Quebrada de los Cuervos), mientras que en San Miguel fue similar. En las tres áreas estudiadas se observó que la mayor parte de los árboles presentes en las zonas excluidas reclutaron en áreas abiertas de pastizal, mientras que bajo pastoreo, la mayoría de los árboles reclutaron bajo arbustos y/o asociados a roquedales. Estos resultados sugieren que el ganado afecta el reclutamiento de juveniles arbóreos en el pastizal reduciéndolo, posiblemente por consumo y pisoteo, y condicionándolo a micrositios donde la presión de pastoreo se reduce.

El ramoneo del ganado sobre la regeneración arbórea, e incluso sobre el dosel de árboles juveniles y adultos, ha sido documentado tanto a nivel mundial (ver Bond 2008), como en la región (Rolhauser y Batista 2014) y en Uruguay (Rivas 2005, Etchebarne y Brazeiro 2016). Los individuos que crecen en áreas abiertas de pastizal en condiciones de pastoreo, estarían más expuestos a ser consumidos o dañados por el ganado. Resulta esperable, entonces, que ante la supresión del pastoreo aumente en el corto plazo la sobrevivencia y crecimiento de plántulas y juveniles, y en el mediano-largo plazo la cobertura arbórea, como fue observado en este estudio.

En áreas pastoreadas, los juveniles se establecieron principalmente asociados a rocas y/o arbustos u otras leñosas, explicando las correlaciones positivas observadas entre densidad de árboles juveniles y cobertura de arbustos y rocas. Esto sugiere que los arbustos y las rocas facilitan el reclutamiento los juveniles arbóreos bajo condiciones de pastoreo. En exclusión, en cambio, los juveniles arbóreos crecieron mayoritariamente en zonas de pastizal abierto y su densidad se correlacionó negativamente con la altura del

estrato herbáceo. Este resultado es consistente con la hipótesis de que la competencia entre estos dos grupos (árboles y herbáceas) regularía el reclutamiento de árboles juveniles (Riginos 2009) en ausencia de pastoreo.

En suma, estos resultados reflejan tres puntos importantes. (1) El ganado disminuye la importancia relativa de las áreas abiertas de pastizal como micrositio de reclutamiento. (2) Tanto las rocas como algunas leñosas facilitarían el reclutamiento de juveniles arbóreos en condiciones de pastoreo. (3) Las herbáceas y los juveniles arbóreos estarían compitiendo por algún recurso y, en ausencia de pastoreo, el mayor crecimiento de las herbáceas afectaría negativamente el reclutamiento de árboles.

El rol de los arbustos (e.g., Callaway 1995, Holl 2002, Scarano 2002, Duarte *et al.* 2006, Carlucci *et al.* 2011, Fujita 2016) y las rocas (e.g., Smit *et al.* 2005, Carlucci *et al.* 2011, Fujita y Mizuno 2015) como facilitadores del establecimiento y reclutamiento de especies arbóreas en ecotonos bosque-pastizal ha sido ampliamente documentado. En este caso, los resultados no permiten distinguir entre los eventuales efectos percha y nodriza de arbustos y rocas, ni determinar los mecanismos subyacentes. Sin embargo, sí sugieren que en condiciones de pastoreo, los micrositios arbusto y/o roca juegan un papel importante en el reclutamiento de árboles fuera del bosque. Sin dejar de lado los posibles efectos percha, se propone como hipótesis que tanto las rocas como los arbustos generan refugios para las plántulas y juveniles en lugares con ganado doméstico. Este tipo de mecanismo ya ha sido observado en el sur de Brasil donde árboles de *Araucaria angustifolia* facilitan el reclutamiento de juveniles bajo su dosel (Duarte 2006) así como pequeños afloramientos rocosos también inciden en la expansión de los bosques promoviendo mejores condiciones para el reclutamiento de los juveniles (Carlucci *et al.* 2011). Para poder discriminar entre los efectos percha y nodriza, será necesario llevar a cabo experimentos de campo estudiando la lluvia de semillas y midiendo si se generan condiciones microambientales particulares que propicien la germinación y el desarrollo de árboles, bajo arbustos y/o entre rocas.

La competencia entre herbáceas y leñosas disparada por la exclusión del ganado podría explicar la correlación negativa entre la densidad de juveniles arbóreos y la altura de herbáceas, en San Miguel y en Aiguá, donde se vieron zonas con gran desarrollo de altas gramíneas cespitosas. La interacción competitiva herbáceas-leñosas ha sido reconocida como un factor clave en la dinámica de los ecotonos bosque-pastizal (Bond 2008; Sankey *et al.* 2012). En Quebrada de los Cuervos, sin embargo, no se detectó evidencia de esta interacción, quizá otros factores tengan más peso en estos sitios (e.g., de naturaleza edáfica). Para poder comprender bien cómo se da la interacción entre herbáceas y leñosas se requerirán más observaciones y el desarrollo de experimentos de campo.

Mecanismos de expansión de los bosques

Si bien el ganado doméstico ha enlentecido la expansión del bosque serrano sobre el pastizal, no la ha evitado. En este contexto, cabe preguntarse si los procesos y mecanismos de avance del bosque son los mismos en condiciones de pastoreo que en exclusión del ganado.

Se han documentado diferentes patrones y mecanismos de avance de bosques en ecotonos bosque-pastizal (e.g., Oliveira y Pillar 2004, Duarte *et al.* 2006, Duarte 2007, Sankey 2012). Algunos trabajos sugieren que la expansión del bosque puede darse por

dinámica de borde (e.g., Oliveira y Pillar 2004), donde la distancia a la fuente de semillas es el factor limitante (Duncan y Duncan 2000). El otro mecanismo identificado es por nucleación (*sensu* Yarranton y Morrison 1974), que funciona por establecimiento de plántulas originadas de semillas que fueron transportadas por animales hacia sitios favorables separados del borde, donde se genera un núcleo de bosque (Fujita 2016). El mecanismo de expansión del bosque está estrechamente ligado a las formas de reproducirse que tienen las especies leñosas presentes en el bosque, es decir, si lo hacen a través de la producción de semillas (reproducción sexual) y/o a través de la propagación vegetativa (reproducción asexual). En el caso de aquellas especies que se reproducen principalmente de forma sexuada, el medio de dispersión (o síndrome de dispersión) de las semillas es un carácter fundamental a considerar. Particularmente, a la zoocoria se la ha considerado como de suma importancia en áreas de expansión del bosque en la región (e.g., Arturi 1997, Forneck 2007).

En este estudio la densidad de árboles juveniles fue mayor en la zona más cercana al borde, tanto en zonas excluidas como en pastoreadas, en San Miguel y en Quebrada de los Cuervos; en Aiguá la distancia al bosque no fue un factor determinante en la densidad de juveniles. La gran mayoría de las especies identificadas presentan síndrome de dispersión zoocórico, aunque algunas especies registradas en Quebrada de los Cuervos, como *Dodonaea viscosa* (la más abundante) y *Escallonia bifida* Link & Otto son anemocóricas. Hay que señalar aquí la presencia de la especie exótica invasora *Pinus taeda* L. en dicha área, que también presenta dispersión anemocórica y estaría utilizando esta estrategia para expandirse sobre las áreas abiertas de pastizal no pastoreadas (Anexo III, Figura 5). Por otro lado, algunas especies son capaces de propagarse vegetativamente a través del rebrote de raíces, como lo hace *Myrrhimum atropurpureum* var. *octandrum* (Haretche com. pers.) (Anexo II, Figura 3). En base a estos datos, el mecanismo que parece dominar en San Miguel y Quebrada de los Cuervos sería la dinámica de borde. El establecimiento de plántulas generadas de semillas dispersadas por el viento (anemocoria) o de semillas que cayeron al suelo próximas a la planta madre, así como la propagación vegetativa (i.e.: rebrote de raíces gemíferas) parecen ser impulsores de este mecanismo de expansión. En Aiguá, en cambio, el mecanismo de expansión principal sería la nucleación, impulsado por la dispersión de semillas por parte de aves u otros animales (zoocoria).

En el caso de la nucleación, el avance del bosque ocurre por la generación de núcleos donde germinan y se establecen árboles y arbustos en el pastizal a cierta distancia del borde del bosque. La nucleación puede darse entorno a plantas pioneras (e.g., Duarte *et al.* 2006, Fujita 2016) o rocas (e.g., Carlucci *et al.* 2011, Fujita y Mizuno 2015). Estas pueden aumentar la lluvia de semillas dispersadas por animales (i.e.: efecto percha) y/o generar condiciones favorables para la germinación de semillas o la supervivencia de las plántulas, protegiéndola de condiciones ambientales extremas o de la depredación (i.e.: efecto nodriza). Como se mencionó anteriormente, las plantas leñosas y las rocas fueron un importante micrositio de reclutamiento para árboles en condiciones de pastoreo, pero no tanto en exclusión. Sumado a esto, la mayoría de las especies presentan semillas zoocóricas, lo que sugiere que tanto las rocas como los arbustos pueden estar actuando como perchas de aves y mamíferos que dispersan semillas y como nodrizas protegiendo los juveniles frente al ganado, permitiendo que la expansión sea por nucleación. En conclusión, se propone que el avance por nucleación sería más relevante bajo pastoreo que en exclusión.

La expansión del bosque sobre el pastizal tiene implicancias para grupos funcionales con diferentes niveles de tolerancia al pastoreo. En paisajes montañosos pastoreados por ganado doméstico en Suiza, se ha destacado la estrecha asociación de árboles jóvenes con plantas no consumidas por el ganado que poseen defensas físicas (e.g., espinas) o químicas, lo que reduce la herbivoría y genera asociaciones espaciales de árboles jóvenes (ver Smit *et al.* 2005). Scarano (2002) propone que una especie nodriza presenta rasgos que la hacen tolerante a condiciones de estrés, permitiendo su establecimiento y crecimiento en condiciones extremas y, más aún, la presencia de estas plantas nodrizas mejoran ambientalmente las condiciones para especies menos tolerantes, permitiendo el desarrollo de la comunidad. En los sistemas estudiados, *Daphnopsis racemosa* (Envira) fue la principal especie leñosa arbustiva que albergó a juveniles arbóreos bajo su dosel. Se trata de un arbusto muy fibroso que además cuenta con sustancias tóxicas y cáusticas (ver da Costa y Venzke 2016), que hacen que el ganado no lo consuma y por ende lo convertirían en una buena planta nodriza en los paisajes pastoreados de Uruguay (Carrere 2009) (Anexo III, Figura 5).

CONCLUSIONES

Los bosques serranos bajo estudio se han expandido sobre los pastizales en los últimos 50 años, tanto en áreas de exclusión ganadera como en áreas pastoreadas. Esta expansión posiblemente haya sido impulsada por la reducción de la tala de montes y la reducción de la carga ganadera ovina, en un contexto climáticamente favorable para el desarrollo de bosques. Exclusiones ganaderas de más de 16 años favorecieron la expansión de bosques. El pastoreo del ganado bovino y ovino no impide la expansión de los bosques.

En Aiguá se registraron seis especies creciendo en pastizales adyacentes al bosque; las especies más abundantes fueron *Lithraea brasiliensis* (Aruera) y *Blepharocalyx salicifolius* (Arrayán). En San Miguel se registraron 11 especies arbóreas; la especie más abundante fue *Myrrhimum atropurpureum* var. *octandrum* (Palo de fierro), seguido por *Eugenia uruguayensis* (Guayabo blanco). En Quebrada de los Cuervos, se registraron diez especies, de las cuales la más abundante fue *Dodonaea viscosa* (Chirca de monte), seguido por *Lithraea brasiliensis* (Aruera), *Myrsine coriacea* (Canelón) y *Blepharocalyx salicifolius* (Arrayán).

El mecanismo de expansión del bosque serrano está ligado a la zoocoria y la anemocoria como síndromes de dispersión de las semillas de las especies presentes, y a la propagación vegetativa a través del rebrote de raíces en el caso de Palo de fierro.

Las condiciones ecológicas que permiten o favorecen el reclutamiento de árboles en pastizales varían entre áreas de exclusión y pastoreo. El ganado juega un importante papel regulador en los ecotonos serranos bosque-pastizal estudiados, limitando a las áreas abiertas de pastizal como micrositio de reclutamiento y desencadenando procesos donde rocas y arbustos facilitarían el reclutamiento de juveniles arbóreos por efectos percha y/o nodriza. La exclusión del ganado doméstico permite que juveniles arbóreos se establezcan en áreas abiertas de pastizal, donde la competencia con las herbáceas parece ser un mecanismo regulador.

La expansión por nucleación tendría especial importancia en lugares pastoreados. Se propone que en San Miguel y Quebrada de los Cuervos la dinámica de bordes sería el principal mecanismo de expansión del bosque mientras que en Aiguá sería la nucleación.

El arbusto *Daphnopsis racemosa* (Envira) parece ser un importante generador de núcleos de expansión.

Los efectos del pastoreo sobre la expansión del bosque son contexto-dependiente. Análisis más exhaustivos de imágenes considerando más años, así como aumentar el número de sitios de estudio en campo con parcelas permanentes bajo pastoreo y excluidas al ganado, donde se tome en cuenta la heterogeneidad de los ambientes serranos (e.g., suelos), permitirán entender de forma más profunda la dinámica de la expansión de los bosques en estos ecotonos.

BIBLIOGRAFÍA

- Alonso, E., y M. J. Bassagoda. 1999. Aspectos fitogeográficos y diversidad biológica de las formaciones boscosas del Uruguay. *Ciência e Ambiente* 1(1):35-50.
- Altesor, A., M. Oesterheld, E. Leoni, F. Lezama, y C. Rodríguez. 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology* 179:83–91.
- Altesor, A., G. Piñeiro, F. Lezama, R. B. Jackson, M. Sarasola, y J. M. Paruelo. 2006. Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science* 17:323–332.
- Anadón, J. D., O. E. Sala, y F. T. Maestre. 2014. Climate change will increase savannas at the expense of forests and treeless vegetation in tropical and subtropical Americas. *Journal of Ecology* 102:1363–1373.
- Angassa, A., y G. Oba. 2010. Effects of grazing pressure, age of enclosures and seasonality on bush cover dynamics and vegetation composition in southern Ethiopia. *Journal of Arid Environments* 74:111–120.
- Archer, S. 1994. Woody plant encroachment into southwestern grasslands and savannas; rates, patterns and proximate causes. Páginas 13–68 *en* M. Vavra, W. A. Laycock, y R. D. Pieper, editores. *Ecological implications of livestock herbivory in the West*. Society for Range Management, Denver, Colorado.
- Archer, S., C. Scifres, C. R. Bassham, y R. Maggio. 1988. Autogenic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. *Ecological Monographs* 58:111–127.
- Arturi, M. F. 1997. Regeneración de *Celtis tala Gill ex Planch* en el noreste de la provincia de Buenos Aires. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Van Auken, O. W. 2009. Causes and consequences of woody plant encroachment into western North American grasslands. *Journal of Environmental Management* 90:2931–2942.
- Barrán, J. P., y B. Nahum. 1967. *Historial rural del Uruguay moderno*. Ediciones de la Banda Oriental. Montevideo, Uruguay.
- Báez, F., y M. Jaurena. 2000. Regeneración del palmar de Butiá (*Butia capitata*) en condiciones de pastoreo. Rocha, Uruguay.
- Banfai, D. S., y D. M. J. S. Bowman. 2006. Forty years of lowland monsoon rainforest expansion in Kakadu National Park, Northern Australia. *Biological Conservation* 131:553–565.
- Behling, H. 2002. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: A synthesis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 177:19–27.

- Behling, H., V. D. P. Pillar, L. Orlóci, y S. G. Bauermann. 2004. Late Quaternary Araucaria forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 203:277–297.
- Behling, H., V. D. Pillar, y S. G. Bauermann. 2005. Late Quaternary grassland (Campos), gallery forest, fire and climate dynamics, studied by pollen, charcoal and multivariate analysis of the São Francisco de Assis core in western Rio Grande do Sul (southern Brazil). *Review of Palaeobotany and Palynology* 133:235–248.
- Behling, H., V. D. Pillar, S. C. Müller, y G. E. Overbeck. 2007. Late-Holocene fire history in a forest-grassland mosaic in Southern Brasil: Implications for conservation. *Applied Vegetation Science* 10:81–90. Darwin 1832
- Bernardi, R. E., M. Holmgren, M. Arim, y M. Scheffer. 2016. Why are forests so scarce in subtropical South America? The shaping roles of climate, fire and livestock. *Forest Ecology and Management* 363:212–217.
- Blanco, C. C., S. Scheiter, E. Sosinski, A. Fidelis, M. Anand, y V. D. Pillar. 2014. Feedbacks between vegetation and disturbance processes promote long-term persistence of forest-grassland mosaics in south Brazil. *Ecological Modelling* 291:224–232.
- Boldrini, I. I., y L. Eggers. 1996. Vegetação campestre do sul do Brasil: dinâmica de espécies à exclusão do gado. *Acta Botanica Brasilica* 10:37–50.
- Bond, W. J. 2005. Large parts of the world are brown or black: A different view on the “Green World” hypothesis. *Journal of Vegetation Science* 16:261–266.
- Bond, W. J. 2008. What limits trees in C4 grasslands and savannas? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39:641–659.
- Bond, W. J. y G. F., Midgley. 2000. A proposed CO₂-controlled mechanism of woody plant invasion in grasslands and savannas. *Global Change Biology* 6:865–869.
- Bond, W. J., F. I. Woodward, y G. F. Midgley. 2005. The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist* 165:525–537.
- Brazeiro, A. 2015. *Eco-Regiones de Uruguay: Biodiversidad, presiones y conservación. Aportes a la Estrategia Nacional de Biodiversidad.* Facultad de Ciencias, CIEDUR, VS-Uruguay, SZU. Montevideo, Uruguay. 122p.
- Brazeiro, A., P. Brussa, y C. Toranza. (en prensa). Efectos del ganado en la dinámica del ecotono bosque-pastizal en paisajes serranos de Uruguay. *Ecosistemas* 27(3).
- Braun-Blanquet, J. 1932. *Plant Sociology. The study of plant communities.* Koeltz, Koenigstein, Alemania.
- Brown, D. G. 1994. Comparison of vegetation-topography relationships at the alpine treeline ecotone. *Physical Geography* 15:125–145.
- Brussa, C. A., y I. A. Grela. 2007. *Flora arbórea del Uruguay, con énfasis en las especies de Rivera y Tacuarembó.* COFUSA. Rivera, Uruguay.
- Cabrera, A. L., y A. Willink. 1973. *Biogeografía de América Latina.* The General Secretariat of the Organization of American States, Washington D.C., Estados Unidos.
- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61:306–349.
- Carlucci, M. B., L. S. Duarte, y V. D. Pillar. 2011. Nurse rocks influence forest expansion over native grassland in southern Brazil. *Journal of Vegetation Science* 22:111–119.
- Carrere R. 1990a. El bosque natural uruguayo: caracterización general y estudios de caso. Montevideo, CIEDUR N°2: 52 p.
- Carrere R. 1990b. El bosque natural uruguayo: inventario y evolución del recurso. Montevideo, CIEDUR N° 6: 52 p.

- Carrere, R. 2001. Monte indígena: mucho más que un conjunto de árboles. Editorial Nordan-Comunidad. Uruguay, 100 p.
- Carrere, R. 2009. La Envira (*Daphnopsis racemosa*): pionera, nodriza y testigo. Disponible en: <http://www.guayubira.org.uy/monte/Envira.pdf>
- Castaño, J. P., A. Giménez, M. Ceroni, J. Furest, y R. Aunchayna. 2011. Caracterización agroclimática del Uruguay 1980-2009. Página (Unidad de Comunicación y Transferencia de Tecnología de INIA, Ed.) Serie técnica INIA. INIA, Montevideo, Uruguay.
- Chaneton, E. J., N. Mazía, W. B. Batista, A. G. Rolhauser y C. M. Ghersa. Chapter 5: Woody plant invasions in pampa grasslands: A biogeographical and community assembly perspective. Páginas 115-144 en R. W. Myster, editor. *Ecotones Between Forest and Grassland*. Springer, New York, USA.
- Chebataroff, J. 1942. La vegetación del Uruguay y sus relaciones fitogeográficas con la del resto de la América del Sur. *Revista Geográfica del Instituto Panamericano de Geografía e Historia*: 51-90.
- Chebataroff, J. 1934. Formación vegetal rioplatense. Órgano de la Asociación de Profesores del Uruguay, *Revista Cátedra* 1(4):3-4.
- Chebataroff, J. 1960. Tierra uruguaya: Introducción a la geografía física, biológica y humana del Uruguay. Talleres de Don Bosco. Montevideo, Uruguay.
- CLAES, PNUMA, y DINAMA. 2008. GEO Uruguay: Informe del estado del ambiente. Montevideo, Uruguay.
- da Costa, T. V., y T. S. L., Venzke. 2016. Regeneração natural em Mata de Restinga em área de pecuária extensiva no Município de Pelotas, extremo Sul do Brasil. *Pesquisa Florestal Brasileira* 36(88):339-345.
- de Torres Álvarez, M. F. 2016. Lavaca: Historia de una vida en común. Manosanta Desarrollo Editorial, Montevideo, Uruguay.
- del Puerto, O. 1969. Hierbas del Uruguay. *Nuestra Tierra*, Montevideo, 19:68p.
- del Puerto, O. 1987. Vegetación del Uruguay. Cátedra de Botánica, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- del Puerto, O., y G. Zilani. 1983. Observación sobre las comunidades con Coronillas (*Scutia buxifolia*) en la región de Minas-Villa Serrana. Reunión Técnica de la Facultad de Agronomía, 6a. Tabajos presentados. Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.
- del Puerto, L., H. Inda, y F. García-Rodríguez. 2008. Reconstrucción paleoambiental para el Holoceno Medio y Tardío en la cuenca de la laguna Negra: el aporte de los indicadores biosilíceos. Páginas 119–129 en M. A. Korstanje y M. del P. Babot, editores. *Matices Interdisciplinarios en Estudios Fitolíticos y de Otros Microfósiles*. BAR International Series S1870.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., González L., Tablada M., Robledo C.W. InfoStat versión 2018. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- DIEA - MGAP. 2014, marzo. El Uruguay agropecuario de 1900 al 2000. *Plan Agropecuario* 149:64–67.
- DINAMA. 2009. Informe nacional del estado el ambiente -Uruguay 2009. Montevideo, Uruguay.
- Dos Santos, M. M. G., J. M. Oliveira, S. C. Müller, y V. D. Pillar. 2011. Chuva de sementes de espécies lenhosas florestais em mosaicos de floresta com Araucária e campos no Sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 25:160–167.

- Duarte, L. da S. 2007. Padrões, processos e mecanismos de nucleação da vegetação leñosa florestal nos campos do Planalto Nordeste do Rio Grande do Sul. Tesis de Doctorado, Programa de Pos-graduação em Ecologia, Instituto de Biociências, Universidad Federal de Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Brasil.
- Duarte, L. da S., M. M. G. Dos Santos, S. M. Hartz, y V. D. Pillar. 2006. Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral Ecology* 31:520–528.
- Durán, A. 1985. Los suelos del Uruguay. Editorial Hemisferio Sur. Montevideo, Uruguay.
- Etchebarne, V., y A. Brazeiro. 2016. Effects of livestock exclusion in forests of Uruguay: Soil condition and tree regeneration. *Forest Ecology and Management* 362:120–129.
- Forneck, E. D. 2007. Estrutura e dinâmica da expansão florestal em mosaico natural de floresta-savana no morro Santana, Porto Alegre, RS, Brasil: da ecologia de comunidades de espécies leñosas à ecologia de população de plântulas de *Myrcia palustris* DC. (Myrtaceae). Tesis de Doctorado, Programa de Pos-graduação em Ecologia, Instituto de Biociências, Universidad Federal de Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Brasil.
- Fujita, T. 2016. Relative importance of perch and facilitative effects on nucleation in tropical woodland in Malawi. *Acta Oecologica* 70:45–52.
- Fujita, T., y K. Mizuno. 2015. Role of nurse rocks on woody plant establishment in a South African grassland. *Tropics* 24:57–64.
- Gautreau, P. 2006. Geographies d’une “destruction” des forêts uruguayennes: Récits de crise et résilience forestière dans le Río de la Plata (XVIIIe - XXe siècle). Université des Sciences et Technologies de Lille, Francia.
- Giuffra, E. S. 1935. La República del Uruguay: Explicación geográfica del territorio nacional con 232 notas bibliográficas y un vocabulario topográfico con 6000 nombres. A. Monteverde y Cía. Montevideo, Uruguay.
- Grellier, S., S. Barot, J. L. Janeau, y D. Ward. 2012. Grass competition is more important than seed ingestion by livestock for *Acacia* recruitment in South Africa. *Plant Ecology* 213:899–908.
- Haretche, F., y C. Rodríguez. 2006. Banco de semillas de un pastizal uruguayo bajo diferentes condiciones de pastoreo. *Ecologia Austral* 16:105–113.
- Helguera, G. 1943. Temas forestales. Facultad de Agronomía, Universidad del Trabajo del Uruguay. Montevideo, Uruguay, 115p.
- Higgins, S. I., W. J. Bond, y W. S. W. Trollope. 2000. Fire, resprouting and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. *Journal of Ecology* 88:213–229.
- Hirota, M., M. Holmgren, E. H. Van Nes y M. Scheffer. 2011. Global resilience of tropical forest and savanna to critical transitions. *Science* 334:232–235.
- Holl, K. D. 2002. Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *Journal of Ecology* 90:179–187.
- Holdridge, L. R. 1967. Life Zone Ecology. Tropical Science Center. San José, Costa Rica.
- Inumet. Inumet: Estadísticas climatológicas. Recuperado de: <https://www.inumet.gub.uy/clima/estadisticas-climatologicas> (Última consulta: 3 de julio de 2018).
- Kark, S. 2013. Ecotones and Ecological Gradients. Páginas 147–160 en R. Leemans, editor. *Ecological Systems: Selected Entries from the Encyclopedia of Sustainability Science and Technology*. Springer Science+Business Media, New York, USA.
- Kulmatiski, A., y K. H. Beard. 2013. Woody plant encroachment facilitated by increased precipitation intensity. *Nature Climate Change* 3:833–837.

- Lezama, F., S. Baeza, A. Altesor, A. Cesa, E. J. Chaneton, y J. M. Paruelo. 2014. Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *Journal of Vegetation Science* 25:8–21.
- Machado, R. E. 2004. Padrões vegetacionais em capões de floresta com Araucária no Planalto Nordeste do Rio Grande do Sul, Brasil. Tesis de Maestría, Programa de Pos-graduação em Ecologia, Instituto de Biociências, Universidad Federal de Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Brasil.
- Marchesi, E. 2005. Flora y vegetación del Uruguay. Proyecto Orion. Environmental Impact Assessment. Capítulo 5: Características del ambiente receptor.
- MGAP - DIEA. 2011. Censo General Agropecuario 2011: Resultados definitivos. Uruguay.
- MGAP - DIEA. 2015. Regiones Agropecuarias del Uruguay. Montevideo, Uruguay.
- MGAP - DIEA. 2017. Anuario Estadístico Agropecuario: Vigésima edición. Uruguay.
- Molina, B. 2001. Biología y conservación del palmar de Butiá (*Butia capitata*) en la Reserva de Biósfera Bañados del Este. Rocha, Uruguay.
- Müller, S. C., G. E. Overbeck, J. Pfadenhauer, y V. D. Pillar. 2012a. Woody species patterns at forest-grassland boundaries in southern Brazil. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 207:586–598.
- Müller, S. C., G. E. Overbeck, C. C. Blanco, J. M. de Oliveira y V. D. Pillar. 2012b. Chapter 7: South Brazilian forest-grassland ecotones: Dynamics affected by climate, disturbance, and woody species traits. Páginas 167-187 en R. W. Myster, editor. *Ecotones Between Forest and Grassland*. Springer, New York, USA.
- MVOTMA. 2013. Informe del estado del ambiente de Uruguay. Montevideo, Uruguay.
- MVOTMA. 2017. MVOTMA: Parque Nacional San Miguel (Rocha). Recuperado de: <http://mvotma.gub.uy/portal/ambiente-territorio-y-agua/conoce/biodiversidad/item/10006547-parque-nacional-san-miguel-rocha.html> (Última consulta: 3 de julio de 2018).
- Myster, R. W. 2012. Introduction. Páginas 1-13 en R. W. Myster, editor. *Ecotones Between Forest and Grassland*. Springer, New York, USA.
- Nebel, J. P., y M. Quintillán. 1993. El monte indígena: Un recurso natural renovable. *Almanaque del Banco de Seguros del Estado*:198–204.
- Oliveira, J. M., y V. D. Pillar. 2004. Vegetation dynamics on mosaics of Campos and Araucaria forest between 1974 and 1999 in Southern Brazil. *Community Ecology* 5:197–202.
- Olson, D. M., E. Dinerstein, E. D. Wikramanayake, N. D. Burgess, G. V. N. Powell, E. C. Underwood, J. a. D'amico, I. Itoua, H. E. Strand, J. C. Morrison, C. J. Loucks, T. F. Allnutt, T. H. Ricketts, Y. Kura, J. F. Lamoreux, W. W. Wettengel, P. Hedao, y K. R. Kassem. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience* 51:933.
- Ortiz-Jaureguizar, E. y G. A. Cladera. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments*, 66:498–532.
- Overbeck, G. E., S. C. Müller, A. Fidelis, J. Pfadenhauer, V. D. Pillar, C. C. Blanco, I. I. Boldrini, R. Both, y E. D. Forneck. 2007. Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9:101–116.
- Panario, D. 1994. Evolución y tendencia de la vegetación nativa uruguaya II: apuntes sobre monte indígena. En: *Contribución de los estudios edafológicos al conocimiento de la vegetación en la República Oriental del Uruguay*. MGAP, Dirección de Suelos y Aguas. Boletín técnico, 13:49-52.
- Panario, D., y H. May. 1994. Estudio comparativo de la sucesión ecológica de la flora

- pratense en dos sitios de la región basáltica, suelo superficial y suelo profundo en condiciones de exclusión y pastoreo. *Boletín Técnico* N° 13, Contribución de los estudios edafológicos al conocimiento de la vegetación en la República Oriental del Uruguay:55–77.
- Pillar, V. D. P. 2003. Dinâmica da expansão florestal em mosaicos de floresta e campos no Sul do Brasil. Páginas 209–216 *en* V. Claudino-Sales, editor. *Ecosistemas Brasileiros: Manejo e Conservação*. Expressão Gráfica e Editora, Fortaleza, Ceará, Brasil.
- Pillar, V. D. P., y F. L. F. Quadros. 1997. Grassland-forest boundaries in Southern Brazil. *COENOSES* 12:119–126.
- Polley, H. W., H. B. Johnson, y C. R. Tischler. 2002. Woody invasion of grasslands: Evidence that CO₂ enrichment indirectly promotes establishment of *Prosopis glandulosa*. *Plant Ecology* 164:85–94.
- QGIS Development Team. 2017. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation. URL <http://qgis.osgeo.org>
- Puyravaud, J. 2003. Standardizing the calculation of the annual rate of deforestation. *Forest Ecology and Management* 177:593–596.
- Rivas, M. 2005. Desafíos y alternativas para la conservación in situ de los palmares de *Butia capitata* (Mart.) Becc. *Agrociencia Uruguay* IX:161–168.
- Riginos, C. 2009. Grass competition suppresses tree growth across multiple demographic stages. *Ecology* 90:335–340.
- Rodríguez, C., E. Leoni, F. Lezama, y A. Altesor. 2003. Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *Journal of Vegetation Science* 14:433–440.
- Salazar, L. F., C. A. Nobre, y M. D. Oyama. 2007. Climate change consequences on the biome distribution in tropical South America. *Geophysical Research Letters* 34:2–7.
- Sankaran, M., N. P. Hanan, R. J. Scholes, J. Ratnam, D. J. Augustine, B. S. Cade, J. Gignoux, S. I. Higgins, X. Le Roux, F. Ludwig, J. Ardo, F. Banyikwa, A. Bronn, G. Bucini, K. K. Caylor, M. B. Coughenour, A. Diouf, W. Ekaya, C. J. Feral, E. C. February, P. G. H. Frost, P. Hiernaux, H. Hrabar, K. L. Metzger, H. H. T. Prins, S. Ringrose, W. Sea, J. Tews, J. Worden, y N. Zambatis. 2005. Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* 438:846–849.
- Sankey, T. T. 2012. Chapter 4: Woody-herbaceous-livestock species interaction. Páginas 89-114 *en* R. W. Myster, editor. *Ecotones Between Forest and Grassland*. Springer, New York, USA.
- Scarano, F. R. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. *Annals of Botany* 90:517–524.
- Silva, L. C. R., L. Sternberg, M. Haridasan, W. A. Hoffmann, F. Miralles-Wilhelm, y A. C. Franco. 2008. Expansion of gallery forests into central Brazilian savannas. *Global Change Biology* 14:2108–2118.
- Smit, C., D. Béguin, A. Buttler, y H. Müller-Schärer. 2005. Safe sites for tree regeneration in wooded pastures: A case of associational resistance? *Journal of Vegetation Science* 16:209–214.
- Soriano, A., R. J. C. León, O.E. Sala, R.S. Lavado, V.A. Deregibus, M.A. Cahupé, O.A. Scaglia, C.A. Velázquez y J.H. Lemcoff. 1992. Río de la Plata grasslands. Páginas 367-407 *en* R.T. Coupland editor. *Ecosystems of the world 8A. Natural grasslands. Introduction and western hemisphere*. Elsevier, New York, USA.
- Soust, P. 2012. A 25 años de la aprobación de la ley 15.939 (Ley Forestal). *Anuario* 2012,

OPYPA.

- Staver, A. C., S. Archibald y S. Levin. 2011. Tree cover in sub-Saharan Africa: rainfall and fire constrain forest and savanna as alternative stable states. *Ecology* 92(5):1063–1072.
- Staver, A. C., S. Archibald y S. A. Levin. 2011. The global extent and determinants of savanna and forest as alternative biome states. *Science* 334:230–232.
- Tálice, R. V. y J. Chebataroff. 1969. Geografía de la vida. *Nuestra Tierra* 40:64p.
- Toranza, C., F. Haretche y A. Brazeiro. 2017. Distribución y diversidad del bosque serrano en Uruguay. Páginas 59-62 en A. Brazeiro, ed. Recientes avances en investigación para la gestión y conservación del bosque nativo de Uruguay: Libro de resúmenes. Tradinco S.A., Montevideo, Uruguay.
- Udvardy, M. D. F. 1975. A classification of the biogeographical provinces of the world. IUCN Occasional Paper, International Union for Conservation of Nature and Natural Resources:48.
- Uruguay XXI. 2017. Informe Anual de Comercio Exterior. Uruguay.
- Walter, H. 1985. *Vegetation of the Earth*. Third, revised and enlarged edition. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Whittaker, R. H. 1975. *Communities and Ecosystems*. 2nd revised edition. MacMillan Publishing Co. New York, USA.
- Woodward, F. I., M. R. Lomas, y C. K. Kelly. 2004. Global climate and the distribution of plant biomes. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 359:1465–1476.
- Yarranton, A. G. A., y R. G. Morrison. 1974. Spatial dynamics of a primary succession: Nucleation. *British Ecological Society* 62:417–428.

ANEXO I: Imágenes tomadas en Aiguá

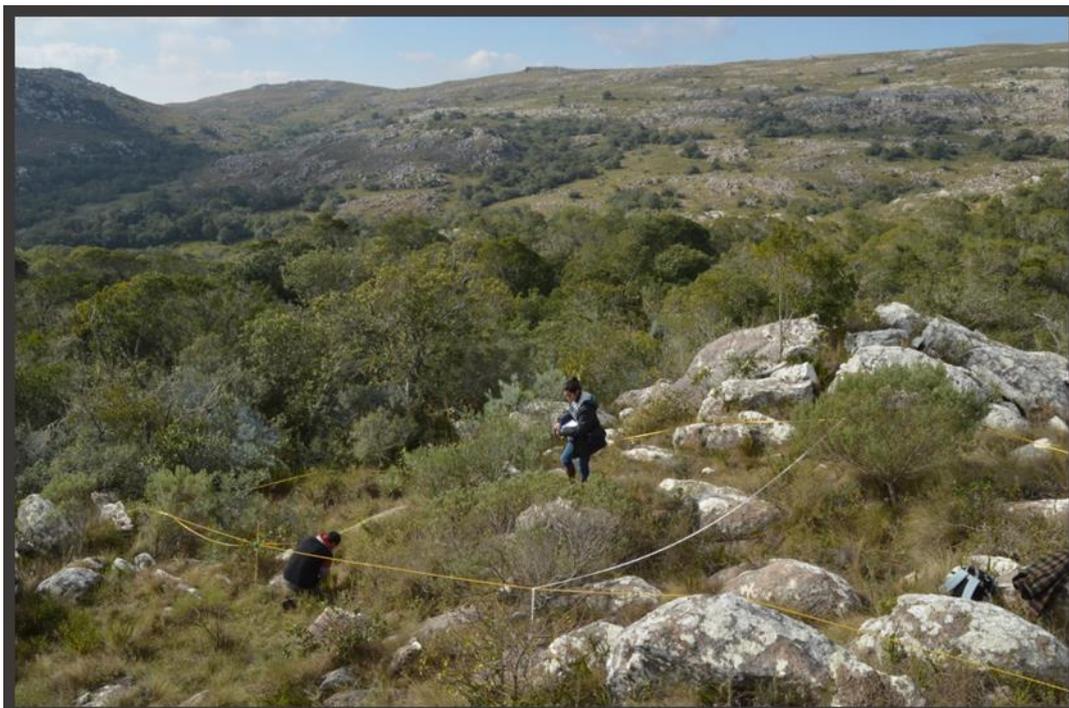


Figura 1. Trabajo de campo en área excluida al ganado, con afloramientos rocosos. La altura promedio del horizonte de hojas del estrato herbáceo en esta transecta fue de 25 cm. En la parte superior de la foto se aprecian campos pastoreados. ©C. A. Brussa.



Figura 2. Trabajo de campo en área excluida al ganado. La altura promedio del horizonte de hojas del estrato herbáceo en esta transecta fue de 40 cm. ©C. A. Brussa.



Figura 3. Trabajo de campo en área pastoreada con afloramientos rocosos. Nótese las plantas leñosas establecidas entre las rocas. ©C. A. Brussa.



Figura 4. Trabajo de campo en área pastoreada. La altura promedio del horizonte de hojas del estrato herbáceo fue de 13 cm en esta transecta. ©C. A. Brussa.

ANEXO II: Imágenes tomadas en San Miguel



Figura 1. Trabajo de campo en área excluida al ganado. Nótese el gran porte de gramíneas cespitosas de 60 a 90 cm de altura de horizonte de hojas. ©P. Brussa.



Figura 2. Trabajo de campo en área pastoreada. El horizonte de hojas del estrato herbáceo tuvo una altura promedio de 5 cm. ©P. Brussa.



Figura 3. Ejemplares de *Myrrhinium atropurpureum* var. *octandrum* (Palo de hierro) creciendo en el borde del bosque, producto de la propagación vegetativa a través del rebrote de raíces. ©P. Brussa.



Figura 4. Área pastoreada con algunos afloramientos rocosos. Nótese el arbusto *Daphnopsis racemosa* (Envira) y la cactácea columnar *Cereus hildmannianus* en asociación a rocas. Se observó un ejemplar juvenil de *Lithraea brasiliensis* (Aruera) creciendo asociado a la cactácea (esquina superior derecha). ©P. Brussa.

ANEXO III: Imágenes tomadas en Quebrada de los Cuervos



Figura 1. Paisaje en áreas pastoreadas. Nótese la ubicación los bosques en zonas de pequeñas quebradas serranas, disposición característica de los bosques próximos al Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos. ©P. Brussa.



Figura 2. Numerosos ejemplares de *Dodonaea viscosa* (Chirca de monte) creciendo en áreas abiertas de pastizal, en área excluida al ganado. ©P. Brussa.



Figura 3. Ejemplar de *Vitex megapotamica* (Tarumán sin espinas) creciendo en área pastoreada, protegido por una roca junto a un individuo de *Schinus molle* (Molle rastro). ©P. Brussa.



Figura 4. Campos pastoreados. Se aprecian varios núcleos donde se están estableciendo plantas leñosas en asociación a arbustos y cactáceas. En el centro de la imagen se observa un ejemplar de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Pindó) creciendo en un núcleo dominado por *Enviras* que probablemente hayan actuado como nodrizas. ©P. Brussa.



Figura 5. Ejemplares de *Pinus taeda*, especie exótica invasora, creciendo en áreas abiertas de pastizal, en área excluida al ganado. ©P. Brussa.