

Tesina de Grado
Licenciatura en Ciencias Biológicas, Opción Botánica

**Patrones de regeneración del bosque serrano de Uruguay:
riqueza, abundancia y distribución espacial**



Valentina Tarragó

Tutor: Alejandro Brazeiro

Co-tutora: Carolina Toranza

Abril 2021

RESUMEN

El bosque serrano, asociado a relieves pronunciados como laderas de sierras y suelos de alta rocosidad, es uno de los más extendidos en Uruguay. Ocurre preferentemente en nacientes de cuencas, dónde cumple importantes funciones ecosistémicas, especialmente ligadas a la protección del suelo y la provisión de agua. Sin embargo, el conocimiento sobre su ecología, y particularmente sobre su regeneración, es aún limitado. El objetivo de este trabajo fue caracterizar la variabilidad ecológica del ensamble de regeneración del bosque serrano, a escala local (1000 m²) y de micrositio (4 m²), y evaluar posibles determinantes ecológicos de los patrones de abundancia y diversidad observados. Para lograrlo fueron seleccionadas 10 localidades del país incluyendo focos de diversidad arbórea en las sierras del este y el noreste de Uruguay. Se registraron 61 especies en 1122 juveniles relevados. La familia más numerosa fue Myrtaceae con 10 especies, y en un segundo orden las familias Salicaceae, Sapindaceae y Primulaceae con 5 especies cada una. La riqueza total registrada en juveniles fue cercana a la riqueza de la flora arbórea serrana de Uruguay. La mayoría de las especies (27) en la regeneración fueron raras, registrándose en un solo sitio y con abundancias bajas o intermedias (<500 ind/ha), pero seis especies se destacaron por su alta incidencia (i.e., frecuencia de ocurrencia) y densidad local. Dos especies se destacaron por su alta distribución en el área de estudio, con abundancias intermedias, y dos especies exóticas invasoras (*Ligustrum lucidum* y *L. sinensis*) se registraron en pocos sitios (2-3) pero con muy altas densidades locales. En la mayoría de las localidades las riquezas de ambos ensambles fueron comparables ($\pm 20\%$), sugiriendo que no existirían problemas de regeneración importantes en cuanto a la diversidad. Esto sugiere que el bosque serrano mantiene una alta capacidad de regeneración. La riqueza de especies regenerando varió a escala de sitio entre 8 y 28 especies (1000 m²), y a escala de micrositio entre 0 y 11 especies (4 m²). Los factores geográficos regionales (altitud, precipitación, continuidad florística con formaciones serranas de Brasil) contribuyeron a explicar la variación florística de la regeneración a escala de sitio, y la estructura de la comunidad adulta (densidad y riqueza) fueron los factores locales que mejor explicaron la variabilidad a microescala.

Palabras clave: biodiversidad, bosque serrano; ensamble; multiescalar; regeneración.

INTRODUCCIÓN

Los bosques son los ecosistemas terrestres más biodiversos y junto con los océanos son los principales reguladores del clima global (FAO 2011). Los bosques cumplen un rol importante en la fijación de carbono y por ende contribuyen a mitigar el efecto invernadero (Chacón et al. 2007), influyen en la disponibilidad de agua en el suelo y la humedad atmosférica (Springgay 2019) estabilizan el suelo, y son el hábitat esencial de aves, mamíferos, reptiles y plantas leñosas (Blanco 2017, Brazeiro 2018a). Además, brindan bienes de gran relevancia para la sociedad tales como productos madereros, fitoterapéuticos y alimentos (FAO 2011).

Los bosques del mundo están amenazados principalmente por la deforestación y la degradación, esta pérdida es uno de los factores que contribuyen a aumentar el riesgo y la exposición de las personas a las enfermedades zoonóticas (FAO 2020). Aproximadamente 16 millones de hectáreas se deforestan anualmente (MEA 2005) principalmente para ganar tierras productivas para la agricultura y ganadería extensiva, producción de celulosa y de madera, minería a cielo abierto, así como para la construcción de carreteras y represas (Kanninen et al. 2007). A nivel global, el 42% de las principales cuencas fluviales han perdido más del 75% de su cubierta forestal original (Springgay 2019) y en países tropicales y subtropicales se destruyó entre el 33 y 40% de sus bosques entre el 2000 y el 2010 (FRA 2016). Estas alteraciones en los ecosistemas también tienen consecuencias económicas, ya que el valor anual de los servicios ecosistémicos forestales se estima en 4.7 billones de dólares, aproximadamente el 15% del PBI global (Costanza et al. 1997).

La persistencia a largo plazo de los bosques depende de su regeneración, que puede estar afectada por diferentes factores, tales como la herbivoría, invasiones biológicas, perturbaciones, plagas y cambio climático (MEA 2005). El estudio de la regeneración de bosques que permanecen naturales es fundamental para entender aspectos básicos de la dinámica de sus comunidades (Wedy 2007), indispensable para la realización de estrategias de conservación y restauración. La regeneración es una de las etapas más vulnerables, tanto para la viabilidad demográfica de las poblaciones de árboles como para los ecosistemas boscosos que forman.

La regeneración incluye diversos procesos, comenzando por la formación de la semilla y su dispersión, la germinación y supervivencia de plántulas, hasta el reclutamiento de juveniles en la población. Para que el establecimiento de la semilla sea exitoso se deben superar una serie de dificultades, éstas a menudo se intensifican cerca de la planta madre (Janzen, 1970; Connell, 1971), por lo que la dispersión efectiva desplaza las semillas a sitios alejados de los progenitores y su influencia (Howe y Smallwood, 1982; Dalling, 2002). El modo de dispersión es uno de los determinantes más fuertes en el destino de las semillas al influir en su patrón espacial de dispersión. Existe una amplia diversidad de mecanismos de dispersión: mecánicos, proyección eólica, predadores de semillas (frugívoros vertebrados, invertebrados) (Wehncke et al. 2003), a pesar de esto, la mayoría de las semillas se mueven al azar y pocas alcanzan micrositios adecuados para su establecimiento (Schupp et al., 1989; Schupp, 1993).

Para una mayor comprensión del proceso, se clasifican las especies arbóreas por los rasgos de la primera fase del ciclo de vida del árbol en dos grandes grupos: tolerantes o intolerantes a la sombra. Las plántulas tolerantes a la sombra tienen semillas pequeñas, recalcitrantes, capaces de establecerse debajo de un dosel cerrado (Metcalf y Turner 1998; Metcalf y Grubb, 1997), y la mayoría germinan meses posteriores a la primera dispersión (Hall y Swaine, 1980; Ng, 1980). Las especies intolerantes a la sombra, o dependientes de la luz, requieren mayores niveles de radiación solar para el establecimiento exitoso de sus plántulas (Dalling et al., 1998). Estas especies se dispersan con más frecuencia en aberturas del dosel, y cuando ocurre alguna perturbación del bosque presentan mayor tasa de germinación (Lawton y Putz, 1988; Dalling y Hubbell,

2002). La regeneración del bosque es afectada por múltiples factores abióticos como el clima, microclima, disponibilidad de recursos, características del sustrato, y factores bióticos como depredación de semillas, luz incidente y competencia (Barnes et al. 1997).

Uruguay se encuentra dentro de una región dominada por pastizales y ha sido tradicionalmente considerada parte de la Provincia fitogeográfica Pampeana (Cabrera y Willink 1973, Morrone 2001). Sin embargo, recientemente se ha demostrado que el país tiene una riqueza de flora leñosa mayor a lo esperado para la región Pampeana típica, presentando una vegetación transicional entre los Bosques del Chaco, las Praderas de la Pampa y el Bosque Paranaense (Haretche et al. 2012).

La diversidad de flora leñosa se encuentra principalmente en los ecosistemas boscosos de Uruguay, que ocupan el 4.8% (835.349 ha) del territorio nacional según la cartografía de 2018 (DGF/MGAP 2018). A pesar de la baja superficie, los bosques de Uruguay proveen servicios ecosistémicos de gran valor, en particular brindan hábitat para numerosas especies, y colaboran con la protección de las cuencas hídricas (Brazeiro 2015). Existen seis tipos principales de ecosistemas boscosos distribuidos en el territorio, estos son el bosque fluvial, bosque parque, bosque de quebrada, bosque serrano, palmares y bosque psamófilo (Brussa y Grela 2007). Los serranos son los segundos en importancia de acuerdo con su extensión en el territorio, dado que cubren 311.600 ha (1,77%) de la superficie terrestre del país (Toranza et al. 2018), y a su importancia ecológica y económica. Estos ecosistemas boscosos juegan un papel muy relevante reduciendo el escurrimiento superficial y la erosión de los suelos en zonas muy sensibles, como lo son las cabeceras y divisorias de cuencas hidrográficas, normalmente en suelos rocosos y superficiales (Brazeiro 2015).

En estudios recientes han observado que el bosque serrano se ha expandido en los últimos 50 años en la región este del país, posiblemente debido a procesos de dispersión asociada a la fauna, a mejoras de condiciones hídricas estivales y a la reducción de la presión generada por el pastoreo de ganado (Brazeiro et al 2018b, Bernardi et al. 2019). Estas observaciones indican que el bosque serrano ha mantenido niveles importantes de regeneración, expandiendo los bordes de los bosques. Sin embargo, son aún escasos los estudios sobre la ecología de estos bosques y en particular, sobre su regeneración.

PREGUNTAS Y OBJETIVOS

La presente Tesina se centra en describir y explicar la variación espacial del ensamble de regeneración (i.e., plántulas) del bosque serrano de Uruguay, haciendo foco en las siguientes preguntas: (1) ¿Cómo varía en el espacio la riqueza, abundancia y composición de especies del ensamble de regeneración del bosque serrano de Uruguay? (2) ¿Qué factores explican la variabilidad espacial del ensamble de regeneración?

OBJETIVO GENERAL: Caracterizar la variabilidad ecológica del ensamble de regeneración del bosque serrano de Uruguay a dos escalas espaciales (i.e., grano o resolución), localidad (1000 m²) y micrositio (4 m²).

OBJETIVOS ESPECÍFICOS:

1. Caracterizar la variabilidad geográfica de la regeneración arbórea del bosque serrano de Uruguay.
2. Evaluar los efectos de la estructura del rodal y factores ambientales sobre la variabilidad espacial de la riqueza, abundancia y composición del ensamble de regeneración del bosque serrano a escala local y de micrositio

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en los bosques serranos de Uruguay, que cubren 311.600 ha (1,77%) de la superficie terrestre de Uruguay (Fig. 1, Toranza et al. 2018). Es un sistema altamente parchoso encontrándose el 75% de su superficie en la eco-región Sierras del Este, seguida por la eco-región Cuesta Basáltica con un 15% de cobertura (eco-regiones identificadas según principales rasgos geomorfológicos, ambientales y variabilidad biótica en Brazeiro et al. 2015) siendo Maldonado, Lavalleja y Rocha los departamentos con mayor superficie. Están fuertemente asociados a suelos rocosos, incluyendo colinas y serranías de alturas que van de 100 a 500 m sobre el nivel del mar, caracterizándose por presentar el estrato arbóreo con cobertura que suele llegar al 100% (Escudero, 2004) y vegetación de especies espinosas con alta proporción de hojas perennes, y especies mesófilas y xerófilas con presencia de epífitas y lianas (Brussa y Grela, 2007).

Antecedentes de estudios acerca de la flora arbórea serrana indican que está constituida por 73 especies que se agrupan en 31 familias, siendo las más abundantes: Myrtaceae, Anacardiaceae y Salicaceae. Algunas especies arbóreas características del bosque serrano son: *Scutia buxifolia* Reissek, *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl., *Blepharocalyx salicifolius* Humb., Bonpl. & Kunth) Berg, *Cetis tala* Gillies ex Planch., *Schinus longifolius* (Lindl.) Speg., *Sebastiania brasiliensis* Spreng., *Allophylus edulis* (A. St.-Hil.) Radlk. (Cabrera y Willink, 1973; Muñoz et al. 2005; Marchesi et al., 2013). La riqueza de arbóreas serranas varía sustancialmente en el espacio, disminuyendo de norte a sur y de este a oeste, con tres núcleos de alta riqueza de especies: al NE del país en Rivera y Norte de Tacuarembó; en el Litoral NW, al Norte del río Uruguay y Cuareim en Salto y Artigas respectivamente; y otro núcleo al Este, en Cerro Largo y Treinta y Tres (Brazeiro et al. 2015, Haretche et al. 2012). Este patrón parece estar asociado a la altitud, precipitación media y temperatura (Toranza et al. 2018).

El clima de Uruguay es templado, moderado, lluvioso y de veranos calurosos, correspondiendo a la clasificación climática de Köppen-Geiger "Cfa". La temperatura media anual oscila entre 16-19°C y la amplitud térmica a escala estacional es de 10°C – 11°C entre invierno – verano, y es aún más marcada en el Norte del país. Las precipitaciones son espacialmente irregulares y variables (INUMET). Los mayores registros promedios anuales se dan en el Norte, pero en invierno las mayores lluvias ocurren en el Este.

Diseño de muestreo

Utilizando imágenes satelitales Google Earth, fueron seleccionadas 10 localidades de estudio intentando abarcar el mayor rango de distribución de la formación boscosa, concentrada principalmente en la zona este del país. La selección de las localidades se realizó al azar, pero restringiendo las posibilidades a masas boscosas mayores a 1 km², y con posibilidad de acceso. De tal forma, las localidades se distribuyeron en los departamentos de Cerro Largo, Durazno, Lavalleja, Maldonado, Río Negro, Rivera, Rocha y San José (Fig. 1) e incluyeron dos focos de diversidad arbórea registrada para el país: las Sierras del Este y el NE de Uruguay. Los relevamientos a campo se realizaron durante los años 2016 y 2017, en el marco de la Tesis de Doctorado de Carolina Toranza y otros proyectos del Laboratorio de Biodiversidad y Ecología de la Conservación de la Facultad de Ciencias – UdelaR.

En cada localidad se muestreó 0.1 ha mediante una adaptación del método de Gentry -5 transectas de 100 m-(Boyle, 1996). Las transectas se dispusieron paralelas entre sí y perpendiculares a la pendiente, separadas por al menos 10 m y distribuidas desde la base hasta la cima de la ladera abarcando el gradiente fisonómico. En cada transecta se identificaron y midieron todos los individuos arbóreos adultos mayores a 2,5 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP: 1,3 m) y se instalaron 3 cuadrantes de regeneración de 2x2m distribuidos al inicio (10 a 12 m), en la zona media (50 a 52 m) y hacia el final (90 a 92 m) (Figura 1).

En cada cuadrante de 4 m² se identificó y registró la altura y cobertura de la regeneración arbórea, definida como el período de desarrollo de plantas perennes de crecimiento activo y durante el cual no ocurre floración (Hackett, 1985). En el trabajo de campo fueron considerados juveniles aquellos individuos cuya altura fuese $\geq 0,5$ m y su DAP $< 2,5$ cm. Estas consideraciones se realizaron de forma consensuada entre los especialistas involucrados en el proyecto, basándose en las características de la vegetación serrana, en las dificultades de identificación de individuos de menor tamaño y evitando incluir estadios de crecimiento anteriores (plántulas) con altas tasas de mortalidad.

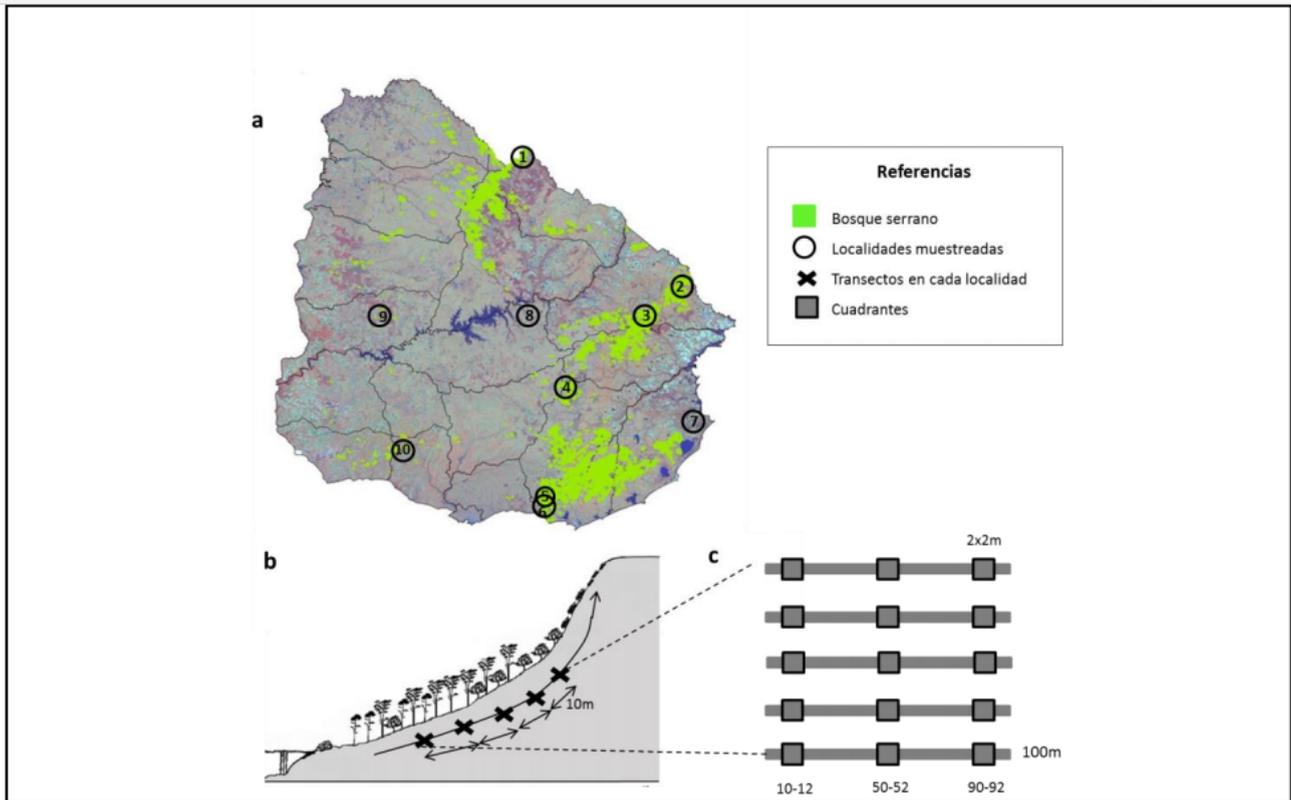


Figura 1. Localización de las áreas de estudio y diseño de muestreo. (a) Mapa de distribución de bosques serranos en Uruguay (obtenido de Toranza et al. 2016) y localización de las localidades estudiadas. (b) Esquema de corte de vista lateral mostrando la disposición de los transectos en campo. (c) Esquema de vista superior de los 5 transectos con 3 cuadrantes cada uno. Localidades numeradas siguiendo gradiente N-S de las Formaciones Serranas. Código de localidades: 1 Rivera (RIV); 2 Sierra de Ríos (SR); 3 Arbolito (AR); 4 Sierras de Carrasco (SC); 5 Cerro Lagunitas (CL); 6 Las Flores (LF); 7 San Miguel (SM); 8 Cueva del Tigre (CT); 9 Las Lilas (LL); 10 Sierra Mahoma (SMH).

El potencial para predecir y entender el funcionamiento de los sistemas ecológicos reside en la capacidad de explicar los mecanismos de los patrones ecológicos observados. Un mismo proceso ecológico puede generar patrones diferentes dependiendo de la escala espacial analizada, ya que está regulado por mecanismos distintos en cada una de estas escalas (Wiens 1989, Levin 1992). En este trabajo realizaremos un análisis espacial de diferentes variables asociadas a la regeneración, a dos escalas (grano, *sensu* Wiens 1989): (1) **micrositio**, cuadrícula de 4 m² (2x2 m) y (2) **macrositio**, transecta de 1000 m² (5 unidades de 2x100 m c/u).

Para todas las transectas se registró la posición macrotopográfica, la orientación de la pendiente, la altura media del dosel y el porcentaje de rocosidad cada 10 metros. En cada cuadrante se midió la apertura del dosel con un densiómetro esférico y el porcentaje estimado de rocosidad, asimismo se realizó una evaluación fisonómica a través de la identificación de 9 estratos predefinidos (suelo desnudo, mantillo, herbáceas, troncos caídos, arbustos, árboles de sotobosque, regeneración arbórea, dosel y emergentes). Dentro de estos estratos se estimó la cobertura (en %) según 6 categorías del método de Braun-Blanquet (<1, 1-5, 6-25, 26-50, 51-75, 76-100) y se determinó la altura de cada estrato vegetal.

Análisis de datos

Los datos de campo se integraron en una matriz de 61 especies x 140 réplicas (i.e., parcela de 2x2 m), donde para cada especie se calculó la densidad promedio por localidad y su incidencia en el conjunto total de parcelas. Posteriormente se realizaron curvas de acumulación de especies utilizando el software EstimateS, para evaluar la completitud de los inventarios a escala local, en base a la comparación con el estimador no paramétrico Chao 2.

Se reunieron los datos por familias y se ordenaron las especies según su abundancia, agregando valor y sitios de incidencia. Para analizar patrones geográficos de composición de especies se evaluó el grado de anidamiento de la matriz de presencia-ausencia de especies para cada localidad. El anidamiento se evaluó en base al índice NODF (Almeida-Neto *et al.* 2008) y fue implementado usando el paquete “vegan” del software R (R Core Team 2019). El índice NODF (por sus siglas en inglés: node overlap decrease filling) toma valores entre 0 a 100, mínimo y máximo grado de anidamiento respectivamente. En el presente trabajo, cada sitio tendría un alto grado de anidamiento si las especies presentes en las localidades con menor riqueza son un subconjunto de las especies de las localidades con mayor riqueza. Asimismo, si los sitios ocupados por especies de menor frecuencia son un subconjunto de los sitios con especies de distribución más amplia. Para evaluar el nivel de significancia del valor de anidamiento medido con el índice NODF, se generaron 2000 matrices aleatorias de presencia-ausencia, respetando las sumas de filas (riquezas por sitios) y columnas (incidencia por especie), usando la función *oecosim* del paquete *vegan*, con el algoritmo quasiswap. Las métricas de anidamiento fueron estandarizadas expresándolas como valores Z (media=0, DS=).

Para evaluar los efectos de diferentes factores ambientales sobre la variabilidad espacial de la regeneración a escala local, se realizaron regresiones lineales simples y múltiples (paso a paso), incluyendo como variables dependientes a la riqueza y abundancia de juveniles arbóreos, y como variables explicativas (o independientes), la riqueza y densidad de adultos, la temperatura (media, máxima, mínima), precipitación (media, coeficiente de variación anual) y altitud. Para el análisis a escala de micrositio, se usaron las mismas técnicas y variables dependientes, pero como factores explicativos de microescala, se usaron las siguientes variables: riqueza y densidad de adultos, cobertura del dosel, cobertura de herbáceas, cobertura del mantillo y rocosidad.

RESULTADOS

Ensamble de regeneración

En el conjunto de localidades estudiadas se registró un total de 61 especies de árboles juveniles (Tabla 1). La familia más numerosa fue Myrtaceae con 10 especies, lo que coincide con estudios de regeneración en Uruguay (Grela y Brussa 2003; Etchebarne y Brazeiro 2016). En un segundo orden, le siguen las siguientes familias: Salicaceae, Sapindaceae y Primulaceae con cinco especies cada una (Fig. 2). Se debe destacar el registro de tres especies exóticas invasoras (*Ligustrum lucidum* Aiton y *L. Sinense* Lour., de la familia Oleaceae; y *Pittosporum undulatum* Vent., de la familia Pittosporaceae), con baja frecuencia de ocurrencia (i.e., baja incidencia) pero alta abundancia local.

Tabla 1. Lista de especies encontradas en los ensambles de árboles juveniles en los 10 sitios relevados. Se indica la densidad promedio de cada especie.

Familia	Especie	Nombre común	Densidad (ind.ha ⁻¹)
Anacardiaceae	<i>Lithraea brasiliensis</i> Marchand	Aruera	328
	<i>Lithraea molleoides</i> (Vell.) Engl.	Aruera	183
	<i>Schinus lentiscifolia</i> Marchand	Molle ceniciento, Carobá	33
	<i>Schinus longifolia</i> (Lindl.) Speg.	Molle rastrero	17
Annonaceae	<i>Rollinia maritima</i> Záchia ¹	Rollinia	317
Arecaceae	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassm.	Palma Pindó	550
Asteraceae	<i>Baccharis longiattenuata</i> A.S.Oliveira		17
	<i>Moquiniastrium polymorphum</i> (Lees.) G.	Cambará	17
	Sancho subsp. <i>ceanothifolia</i> (Lees.) G. Sancho		
Cannabaceae	<i>Celtis iguanea</i> (Jacq.) Sargent	Tala gateador	177
	<i>Celtis tala</i> Gillies ex Planch.	Tala	50
Cardiopteridaceae	<i>Citronella gongonha</i> (Mart.) R.A.Howard	Naranjillo	33
Escalloniaceae	<i>Escallonia bifida</i> Link & Otto	Árbol del pito	56
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania commersoniana</i> (Baill.) L.B.Smith & R.J.Downs	Blanquillo	633
	<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	Blanquillo	233
	<i>Sapium haemospermum</i> Müll.Arg.	Curupí, Árbol de leche	21
Fabaceae	<i>Calliandra tweedii</i> Benth.	Plumerillo rojo, Zucará	33
Lauraceae	<i>Ocotea acutifolia</i> (Nees) Mez	Laurel negro	367
	<i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez	Laurel canela	333
	<i>Nectandra megapotamica</i> Mez	Laurel canela	67
	<i>Aiouea amoena</i> (Nees) R. Rohde ¹	Canela	33
Moraceae	<i>Ficus luschnathiana</i> (Miq.) Miq.	Higuerón, Ibapoi	33
Mirtaceae	<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Humb., Bonpl. & Kunth) Berg	Arrayán	2484
	<i>Myrrhinium atropurpureum</i> Schott var. octandrum Bentham	Palo de fierro	1417
	<i>Myrcianthes cisplatensis</i> (Cambess.) Berg	Guayabo colorado	1085
	<i>Eugenia uniflora</i> L.	Pitanga	533
	<i>Gomidesia palustris</i> (DC.) D.Legrand	Gomidesia	367
	<i>Eugenia uruguayensis</i> Cambess.	Guayabo blanco	317
	<i>Myrceugenia glaucescens</i> (Cambess.) D.Legrand & Kausel	Murta	232
	<i>Calyptanthes concinna</i> DC.		83
	<i>Myrcianthes pungens</i> (Berg) D.Legrand	Guaviyú	17
	<i>Psidium cattleianum</i> Sabine ¹	Arazá	17
Oleaceae	<i>Ligustrum sinense</i> Lour. ²	Ligustrina	1688
	<i>Ligustrum lucidum</i> Aiton ²	Ligustro	1329
Pittosporaceae	<i>Pittosporum undulatum</i> Vent. ²	Azarero, Pittosporum dulce	63
Primulaceae	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult.	Canelón	969
	<i>Myrsine parvula</i> (Mez) Otegui	Canelón, Capororoca	250

	<i>Mysine umbellata</i> Mart. ¹	Canelón	133
	<i>Myrsine laetevirens</i> (Mez) Arechav.	Canelón	17
	<i>Myrsine venosa</i> A.DC.	Canelón	17
Quillajaceae	<i>Quillaja brasiliensis</i> (A.St.-Hil. & Tulasne) Mart.	Árbol de jabón	150
Rhamnaceae	<i>Scutia buxifolia</i> Reissek	Coronilla	393
	<i>Condalia buxifolia</i> Reiss.	Molle bagual	21
Rosaceae	<i>Prunus subcoriacea</i> (Chod. & Hassl.) Koehne	Duraznero bravo	67
Rubiaceae	<i>Guettarda uruguayensis</i> Cham. & Schtdl.	Palo cruz, Jazmín del Uruguay	83
Rutaceae	<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg	Tembetari	117
	<i>Zanthoxylum sp.</i>	Cuentrillo	100
Salicaceae	<i>Casearia decandra</i> Jacq. ¹	Guazatunga	433
	<i>Xylosma tweediana</i> (Clos) Eichl.	Espina corona	217
	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Guazatunga	183
	<i>Azara uruguayensis</i> (Speg.) Sleum.	Azara	131
	<i>Xylosma pseudosalzmannii</i> Sleumer ¹	Espina corona	17
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil.) Radlk.	Chal chal	983
	<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	Camboatá	367
	<i>Matayba eleagnoides</i> Radlk.	Camboatá blanco	117
	<i>Allophylus guaraniticus</i> (A. St.-Hil.) Radlk. ¹	Chal chal	67
	<i>Dodonaea viscosa</i> (L.) Jacq.	Chirca de monte, Candela	64
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	Aguái	67
Solanaceae	<i>Solanum sanctae-catharinae</i> Dunal		17
Styracaceae	<i>Styrax leprosus</i> Hook. & Arn.	Carne de vaca	1394
Symplocaceae	<i>Symplocos uniflora</i> (Pohl) Benth.	Azarero del monte	117
Verbenaceae	<i>Citharexylum montevidense</i> (Spreng.) Mold.	Tarumán	237

(1) Especie prioritaria SNAP. (2) Especies exóticas invasoras

La comparación entre la diversidad de juveniles y de adultos muestra gran similitud en su composición arbórea (Fig. 2), siendo las diferencias más notorias las encontradas entre las familias Sapotaceae, Fabaceae y Rutaceae, todas ellas con más especies adultas. Paralelamente, en el estrato adulto se registraron 24 especies que estuvieron ausentes en el ensamble de regeneración, ocho de ellas pertenecientes a familias sólo registradas en el estadio adulto, *Tripodanthus acutifolius* (Ruiz & Pav.) Tiegh. (Loranthaceae), *Maytenus ilicifolia* (Schrad.) Planch. (Celastraceae), *Daphnopsis racemosa* Griseb. (Thymelaeaceae), *Acanthosyris spinescens* (Mart. & Eichler) Griseb. (Santalaceae), *Jodina rhombifolia* Hook. & Arn. ex Reissek (Santalaceae), *Opuntia arechavaletae* Speg. (Cactaceae), *Cereus uruguayanus* R.Kiesling (Cactaceae) y *Vitex megapotamica* (Spreng.) Moldenke (Lamiaceae).

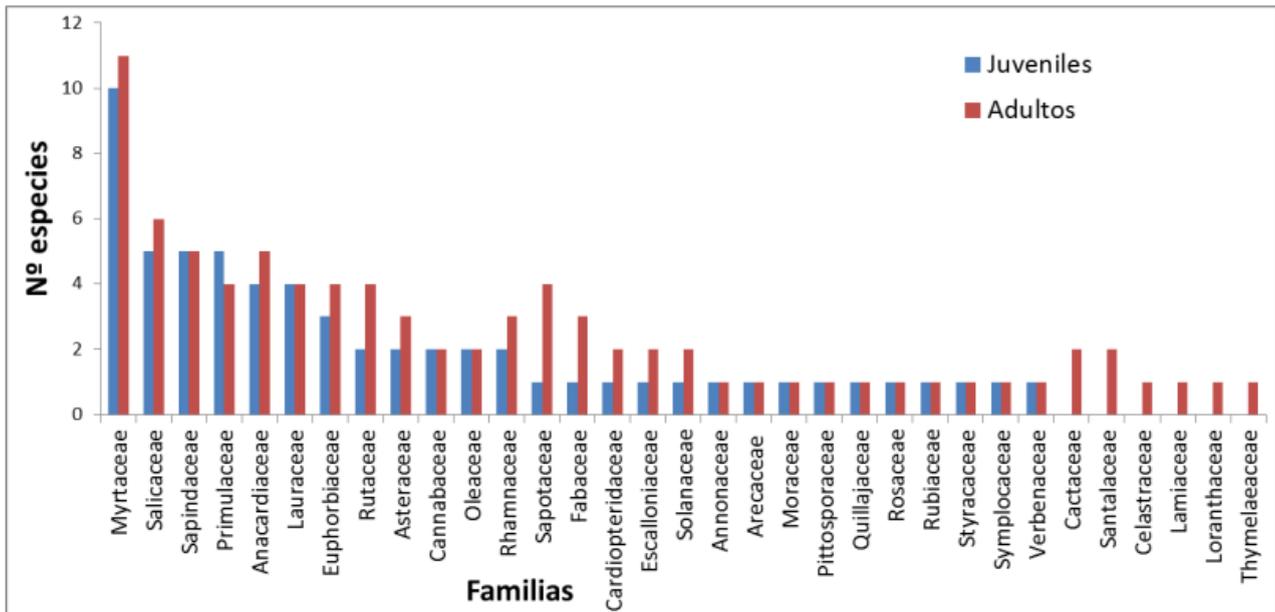


Figura 2. Diagrama de barras de la riqueza de especies agrupadas por familias. Se distinguen adultos y juveniles.

La riqueza de los ensambles de regeneración y de adultos por localidad (0,1 ha) se muestran en la figura 3. En la mayoría de las localidades las riquezas de ambos ensambles fueron comparables ($\pm 20\%$) sugiriendo que no existirían fallas de regeneración importantes en cuanto a la diversidad. Incluso, en una localidad se observó una mayor riqueza ($\sim 30\%$) en la regeneración (RIV). Pero en dos localidades (SM y SMH) los ensambles de regeneración presentaron $\sim 30\%$ menos especies que los respectivos ensambles adultos.

Dentro del ensamble de regeneración se registraron cuatro especies que no fueron detectadas en el componente adulto: *Azara uruguayensis* (Speg.) Sleum., *Citharexylum montevidense* (Spreng.) Mold., *Escallonia bifida* Link & Otto y *Myrcianthes cislplatensis* (Cambess.) Berg, todas ellas nativas y características del BS. Paralelamente, las otras 16 especies adultas que no estuvieron presentes en la regeneración fueron: *Acacia longifolia* (Andrews) Willd, *Acca sellowiana* (O. Berg) Burret, *Baccharis dracunculifolia* DC. ssp. *dracunculifolia*, *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl., *Citronella paniculata* (Mart.) R.A. Howard, *Citrus aurantium* L., *Colletia paradoxa* (Spreng.) Escal., *Erythrina crista-galli* L., *Escallonia megapotamica* Spreng., *Pouteria salicifolia* (Spreng.) Radlk., *Sapium cf glandulosum* (L.) Morong., *Schinus engleri* F.A.Barkley, *Sideroxylon obtusifolium* (Roem. & Schult.) T.D. Penn., *Solanum mauritianum* Scop., *Xylosma schroederi* Sleumer ex Herter. y *Zanthoxylum rhoifolium* Lam.

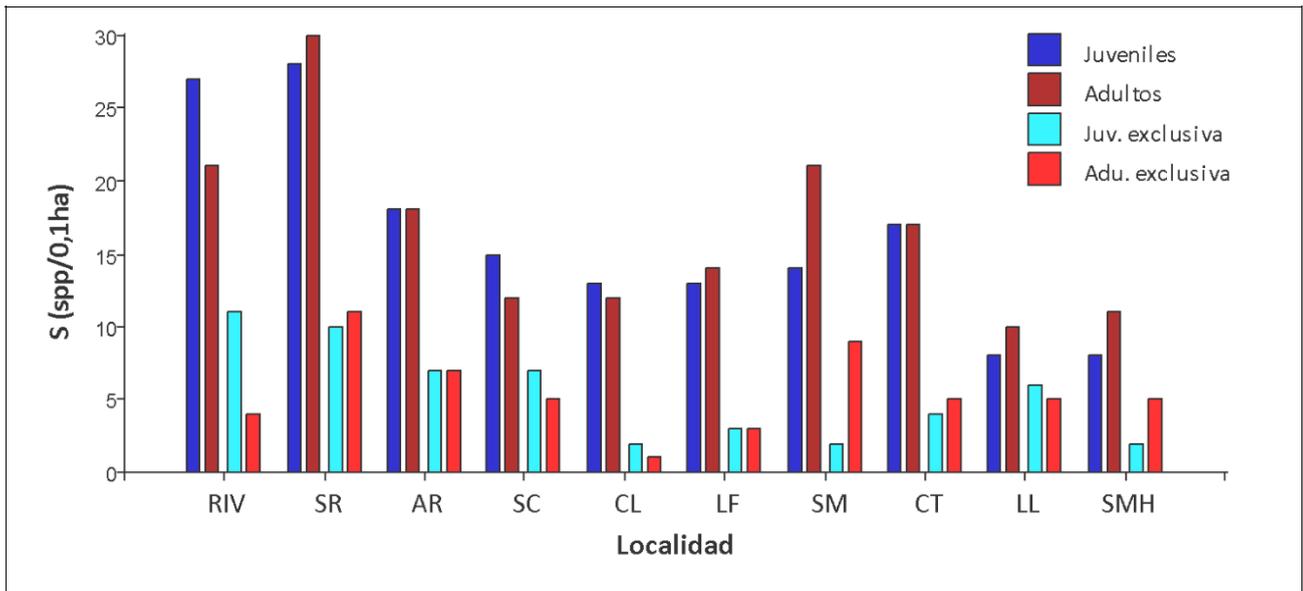


Figura 3. Diagrama de barras de las riquezas de especies de los ensambles de adultos y de regeneración por localidad. Se indican también las especies exclusivas del componente juvenil y del componente adulto. Código de localidades: Rivera (RIV); Sierra de Ríos (SR); Arbolito (AR); Sierras de Carrasco (SC); Cerro Lagunitas (CL); Las Flores (LF); San Miguel (SM); Cueva del Tigre (CT); Las Lilas (LL); Sierra Mahoma (SMH).

Curvas de acumulación de especies

La riqueza acumulada observada muestra un patrón asintótico (Figura 4), con una marcada desaceleración en el crecimiento cuando se alcanzan esfuerzos de muestreo mayores a 50-60 cuadrículas (2x2m), pero sin alcanzar un valor asintótico. La riqueza máxima observada fue de 61 especies (intervalo de confianza: 45 – 69 especies). El estimador CHAO 2 llegó a 78 especies, 17 especies más que las observadas, por lo que el ensamble observado tendría una completitud de 79%. La curva Chao 2, al igual que la observada, muestra un patrón asintótico, que indica un alto grado de convergencia del procedimiento de estimación para el esfuerzo de muestreo realizado (140 muestras).

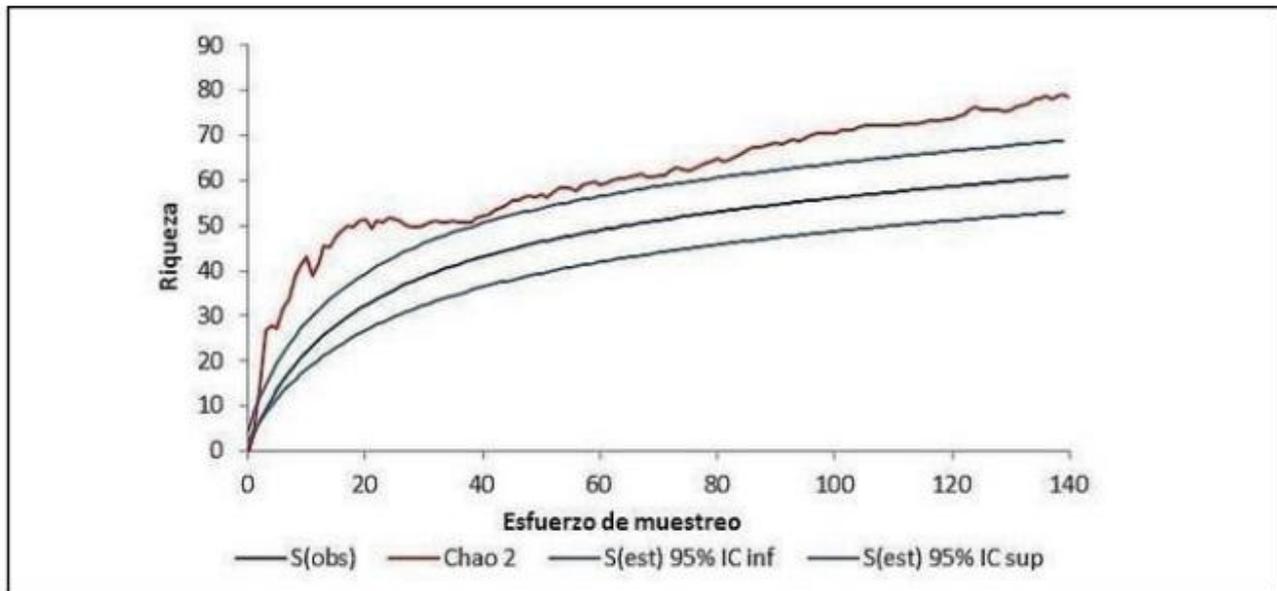


Figura 4. Riqueza acumulada de especies arbóreas juveniles, relevadas en las 10 localidades. La riqueza acumulada estimada fue calculada con el índice Chao 2. IC = intervalo de confianza de 95%

Incidencia y densidad local

En los BS estudiados se encontró un grupo de especies que son muy comunes en su estado juvenil, con alta incidencia (i.e., frecuencia de ocurrencia estimada por el número de localidades habitadas) y densidad local, integrado por *Allophylus edulis*, *Blepharocalyx salicifolius*, *Myrciantes cisplatensis*, *Myrrhinium atropurpureum* Schott var. *octandrum* Bentham, *Myrsine coriacea* (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult., *Myrsine coriacea* (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult. y *Styrax leprosus* Hook. & Arn. (Fig. 5). Por otro lado, se destacaron *Scutia buxifolia* y *Citharexylum montevidensis* por su alta distribución en el área de estudio, con abundancias intermedias. También se destacan las dos especies exóticas invasoras del género *Ligustrum*; *Ligustrum lucidum* Aiton y *Ligustrum sinense* Lour., que aparecen en pocos sitios (2-3), pero tiene altas densidades locales. Varias especies (27) fueron raras, registrándose en un solo sitio y con abundancias bajas o intermedias (<500 ind/ha), sólo una de ellas es exótica invasora (*Pittosporum undulatum* Vent.).

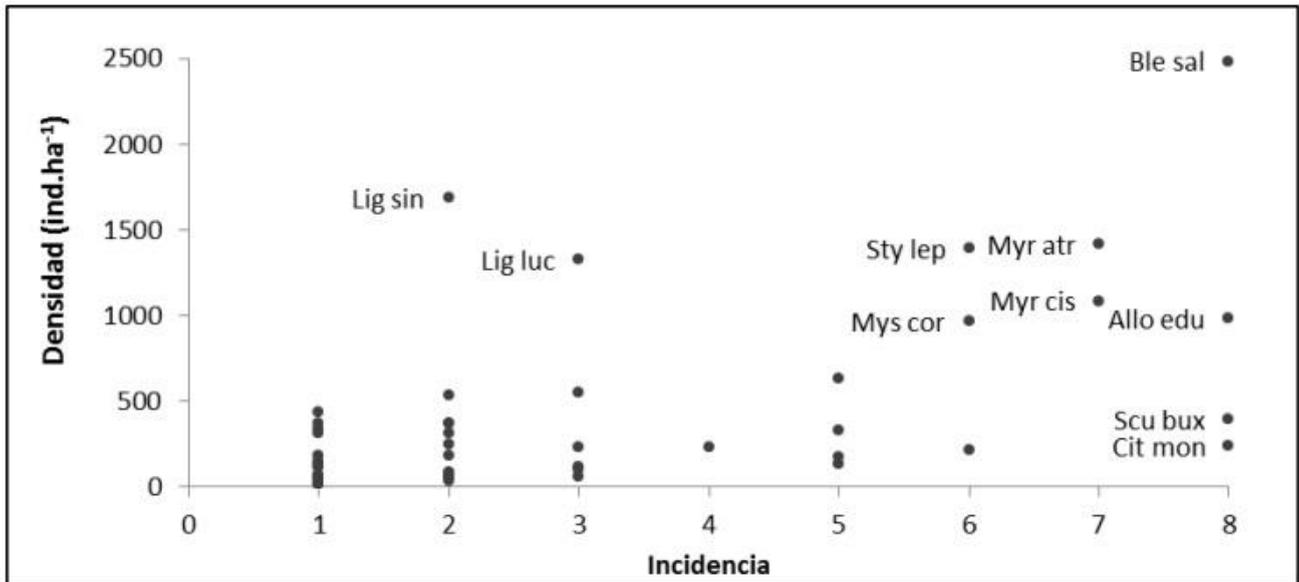


Figura 5. Relación entre la incidencia (número de sitios ocupados, máximo=10) regional y la densidad media local, de las 61 especies detectadas en este estudio. Nombre de especies por las primeras tres letras del género y especie.

Caracterización de la variabilidad geográfica de la riqueza y abundancia de juveniles

La riqueza de especies presentó una importante variabilidad espacial, desde 28 y 27 especies por sitio (0.1 ha) en Sierra de Ríos y Rivera respectivamente, a solo ocho especies en Las Lilas y Sierra de Mahoma (Fig. 6a). A nivel de micrositio, los sitios de Arbolito y Cueva del Tigre presentaron las mayores variaciones de riqueza, encontrándose cuadrantes (4 m²) sin árboles juveniles y cuadrantes con 9 especies (Fig. 7a).

La densidad de juveniles arbóreos a escala de sitio varió entre un mínimo de 62 ind/0,1 ha en Sierra de Mahoma y un máximo de 210 ind/0,1 ha en Sierra de Ríos (Fig. 6b). La mayor variabilidad a escala micrositio se registró en el sitio Sierra de Carrasco, y las menores en Arbolito y Las Lilas (Fig. 7b).

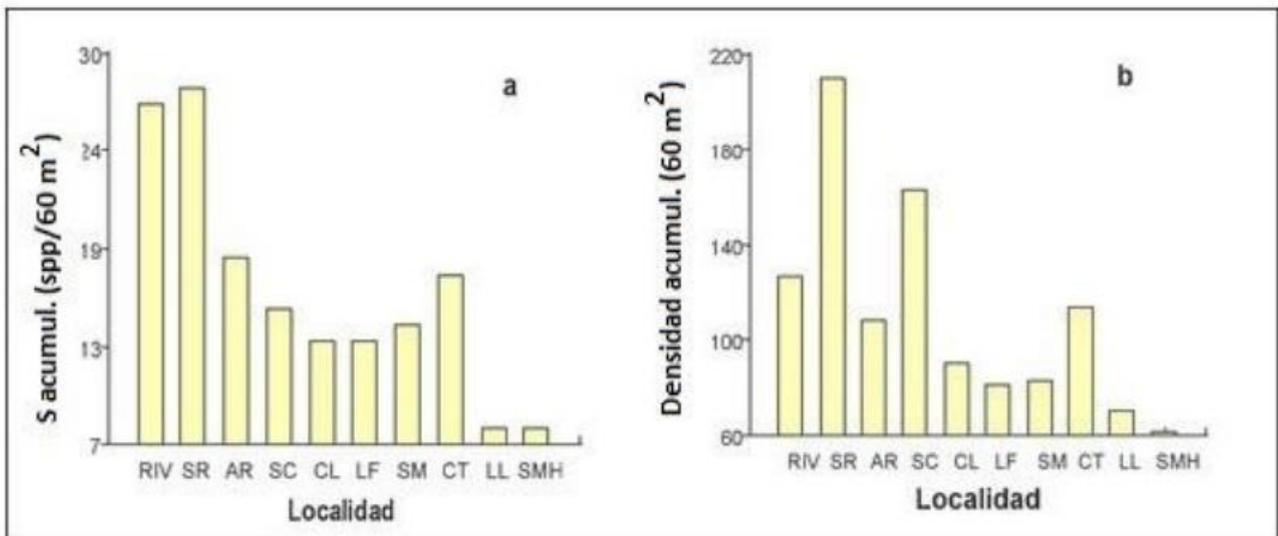


Figura 6. Variabilidad a escala de sitio (i.e., acumulado en 15 cuadrantes de 2x2 m, dentro de parcela de 0,1ha) de la riqueza acumulada de especies (a) y de la densidad acumulada (b) de juveniles. Código de localidades: RIV Rivera; SR Sierra de Ríos; AR Arbolito; SC Sierras de Carrasco; CL Cerro Lagunitas; LF Las Flores; SM San Miguel; CT Cueva del Tigre; LL Las Lilas; SMH Sierra Mahoma.

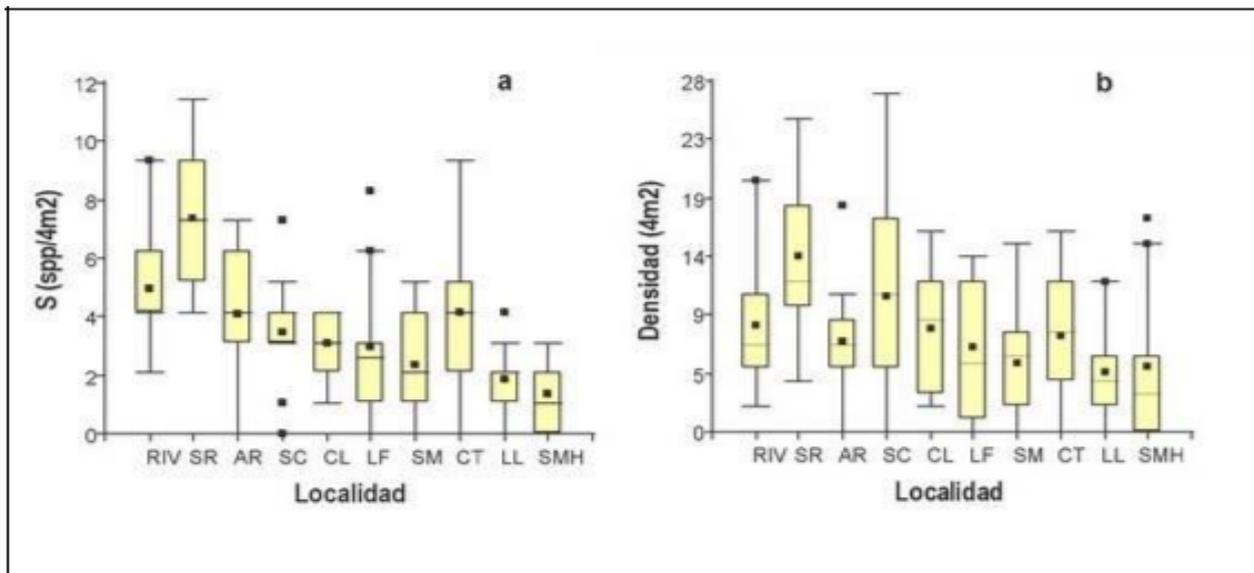


Figura 7. Variabilidad a escala de micrositio (i.e., cuadrante de 2x2 m) en los 10 sitios relevados, de la riqueza de especies (a) y de la densidad promedio (b) de juveniles. Se indica la media (línea horizontal), mediana (punto), rango (caja) y media ± 1 desvío estándar (barras). Código de localidades: RIV Rivera; SR Sierra de Ríos; AR Arbolito; SC Sierras de Carrasco; CL Cerro Lagunitas; LF Las Flores; SM San Miguel; CT Cueva del Tigre; LL Las Lilas; SMH Sierra Mahoma.

Determinantes de la variabilidad geográfica del ensamble de regeneración

Abundancia Macro-Escala

El resultado de la modelación de la variabilidad de la abundancia de juveniles a escala local en función de la riqueza y densidad de adultos (0,1 ha), temperatura (media, máxima, mínima), precipitación (media, coeficiente de variación anual) y altitud, se presenta en la Tabla 2. El modelo lineal múltiple ajustado explicó un alto porcentaje de la varianza ($R^2=0.93$), incorporando solo dos variables independientes con efectos significativos y positivos, la **abundancia de adultos y altitud media**. En el análisis exploratorio de los residuales del modelo mostró una distribución tendiente a la normalidad.

Tabla 2. Parámetros estimados a escala localidad para la variable dependiente Abundancia de juveniles (individuos/0,1 ha).

R	F	R ²	df	Nº de casos	R ² ajustado	p	Std. Error Estimado	Intercepto	Std.Error	t(7)	p
0,9633	45,061	0,9279	2,7	10	0,90733223	0,0001	13,9520	-90,9674	21,7552	-4,181	0,0041
		Beta		Std.Err. of Beta		B	Std.Err. of B	t(7)	p-level		
Intercept						-90,9674	21,7552	-4,1814	0,004130		
N ADU		0,8145		0,1019		0,4278	0,0535	7,9907	0,000092		
ALT med		0,4424		0,1019		0,3168	0,0730	4,3400	0,003396		

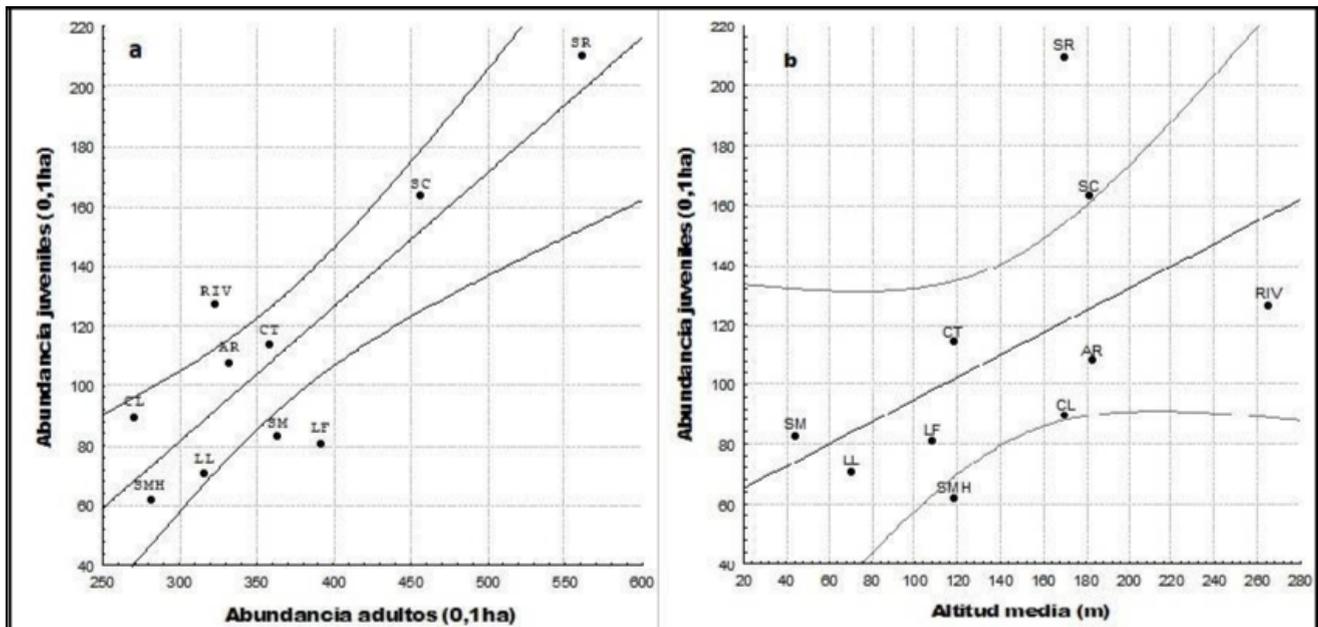


Figura 8. Relaciones simples entre abundancia de juveniles y las dos variables explicativas **a)** Abundancia de adultos y **b)** Altitud media. Código de localidades: RIV Rivera; SR Sierra de Ríos; AR Arbolito; SC Sierras de Carrasco; CL Cerro Lagunitas; LF Las Flores; SM San Miguel; CT Cueva del Tigre; LL Las Lilas; SMH Sierra Mahoma.

La relación lineal positiva encontrada entre la abundancia de juveniles y adultos se describe por la ecuación $N_{\text{juveniles}} = -53,7358 + 0,4499 \cdot x$ ($r^2 = 0,7340$; $r = 0,8567$; $p = 0,0015$) (Figura 8a). En la figura 8b se evidencia la relación lineal positiva entre la abundancia de juveniles y la altitud media, dada por la ecuación $N_{\text{juveniles}} = 57,5998 + 0,3725 \cdot x$ ($r^2 = 0,2705$; $r = 0,5201$; $p = 0,1233$).

Los sitios de mayor densidad de arbóreas fueron Sierra de Ríos (Cerro Largo), Sierra de Carrasco (Lavalleja) y Rivera, dos de estas localidades coinciden con ser las alturas máximas analizadas (Sierra de Carrasco y Rivera) y una (Cerro Largo) coincide con la altitud media.

Riqueza Macro-Escala

El modelo lineal múltiple ajustado explicó el 98% la variabilidad local de la riqueza de juveniles, siendo las variables predictoras de mayor contribución la **riqueza de adultos y altitud media** (Tabla 3). Ambas variables se relacionan de manera positiva, de manera que las localidades con menor diversidad de juveniles por hectárea coinciden con bajos valores de riqueza de adultos, y los altos valores de riqueza de juveniles coinciden con los mayores valores de altitud media. Se realizó un análisis exploratorio de los residuales, y se observó la tendencia de una distribución normal de los valores estandarizados. La inspección visual de la relación entre residuales y valores observados no mostró ninguna tendencia importante.

Tabla 3. Parámetros estimados a escala localidad para la variable dependiente riqueza de juveniles (especies/0,1 ha). Parámetros de las variables independientes significativas para la explicación del modelo.

R	F	R ²	df	Nº de casos	R ² ajustado	p	St. Error Estimado	Intercepto	Std.Error	t(7)	p
0,9929	244,904	0,9859	2,7	10	0,9819	0,000000	0,9282	-5,5222	1,0163	-5,434	0,001
		Beta		Std.Err.		B	Std.Err.	t(7)		p-level	
Intercepto						-5,5222	1,0163	-5,4336		0,000973	
S Adultos		0,8133		0,0506		0,6969	0,0434	16,0737		0,000001	
Altitud media		0,3066		0,0506		0,0330	0,0055	6,0593		0,000511	

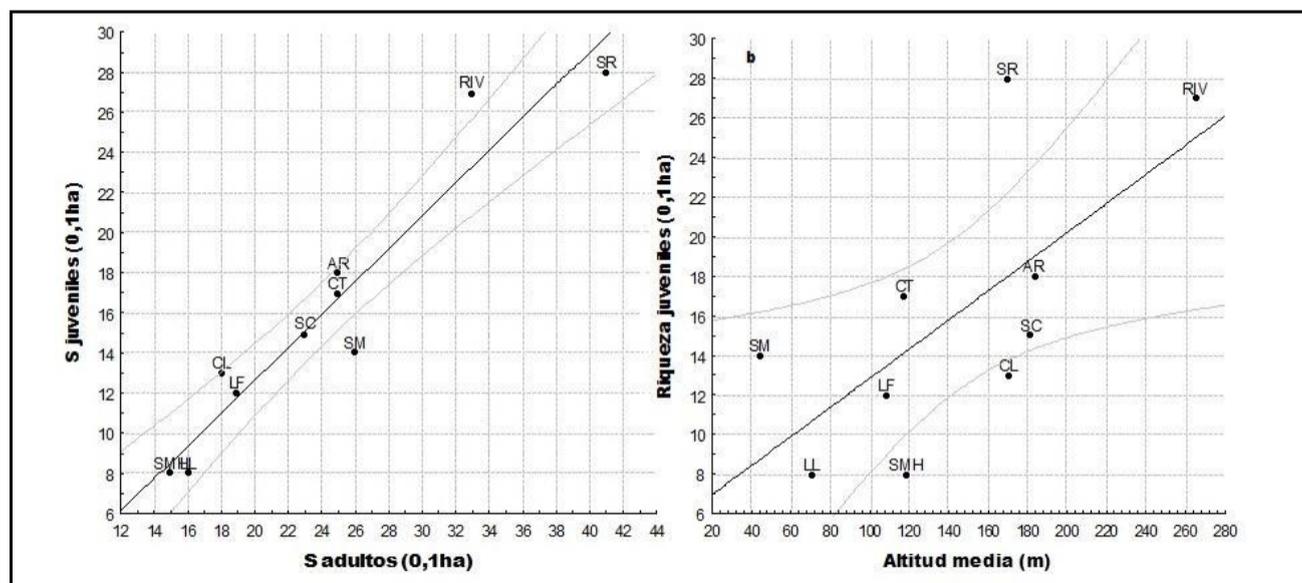


Figura 9. Regresiones lineales simples entre la riqueza de juveniles y a) riqueza de adultos a nivel de localidad y b) altitud media. Código de localidades: RIV Rivera; SR Sierra de Ríos; AR Arbolito; SC Sierras de Carrasco; CL Cerro Lagunitas; LF Las Flores; SM San Miguel; CT Cueva del Tigre; LL Las Lilas; SMH Sierra Mahoma.

La variabilidad de la riqueza de juveniles a escala localidad es explicada directamente por la riqueza de adultos. La ecuación que la define es $S \text{ juveniles} = -3,7216 + 0,8183 * x$ ($r^2 = 0,9120$; $r = 0,9550$; $p = 0,00002$). La relación entre la riqueza de juveniles y altitud media también fue significativa, aunque con valor de beta más pequeño y se define según la ecuación $S \text{ juveniles} = 5,4751 + 0,0736 * x$ ($r^2 = 0,4659$; $r = 0,6825$; $p = 0,0296$).

Abundancia Micro-Escala

La Tabla 4 muestra el resultado del modelo paso a paso ajustado a la abundancia de juveniles encontrada en las 140 parcelas de 2x2 m (4 m²), en función de las variables ambientales: cobertura del dosel, cobertura del mantillo, cobertura de herbáceas y porcentaje de rocosidad a escala del cuadrante de regeneración. La única variable que se incorporó significativamente al modelo fue la abundancia de adultos de la vecindad. El modelo ajustado explicó una pequeña fracción de la variación de la riqueza a esta escala (7%). Los residuales tienden a distribuirse de forma gaussiana, y en la distribución de la varianza no se observa correlación entre variables independientes.

Tabla 4. Resultados del modelo de regresión para la variable dependiente abundancia de juveniles (4 m²) y factores ambientales.

R	F	R ²	df	Nº de casos	R ² ajustado	p	St. Error Estimado	Intercepto	Std.Error	t(7)	p
0,2803	11,686	0,0786	1,137	139	0,07187	0,00083	5,4763	5,5348	0,8560	6,4657	0,0000
		Beta		Std.Err.		B	Std.Err.	t(7)		p-level	
Intercept		0,2803		0,08201		5,5348	0,8560	6,4657		0,000000	
N Adultos		0,2803		0,08201		0,3016	0,0882	3,4185		0,000830	

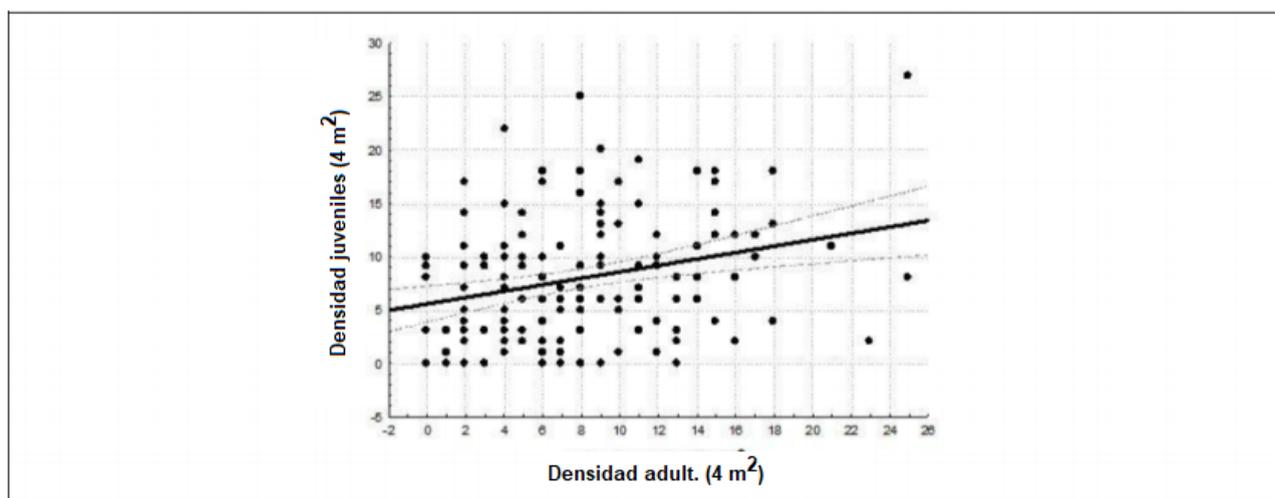


Figura 10. Relación simple entre abundancias de juveniles y adultos a pequeña escala (4 m²).

En la figura 10 se observa la tendencia lineal poco ajustada entre las abundancias de árboles juveniles y adultos de bosques serranos a microescala. El modelo lineal ajustado es: $N \text{ juveniles (ind/4m}^2) = 5,5348 + 0,3016 * x$

Riqueza Micro-Escala

Los resultados del modelo paso a paso para la riqueza de juveniles a escala micrositio se detallan en la Tabla 5. El único factor relevante para la explicación de la variable de interés fue la **riqueza de adultos** (4 m^2) con un efecto leve y positivo ($\beta=0,3076$). Las otras variables analizadas no contribuyen a explicar la variabilidad de la riqueza de especies a escala micrositio. El modelo ajustado explicó casi un 9% de la varianza de la riqueza. El análisis exploratorio de los residuales permitió confirmar el supuesto de normalidad, y en cierto grado el de homogeneidad de varianza, aunque se observó una mayor variabilidad en rangos intermedios de riqueza, dónde también hay mayor cantidad de observaciones.

Tabla 5. Parámetros estimados a microescala para la variable dependiente riqueza de juveniles (especies/ 4m^2). Parámetro de la variable independiente significativa para la explicación del modelo.

R	F	R ²	df	Nº de casos	R ² ajustado	p	St. Error Estimado	Intercepto	Std.Error	t(137)	p
0,3076	14,316	0,0946	1,137	139	0,0880	0,00023	2,2713	2,1689	0,4086	5,3076	0,0000
		Beta		Std.Err.		B	Std.Err.	t(137)		p-level	
Intercept						2,1689	0,4086	5,3076		0,000000	
S Adultos		0,3076		0,08129		0,3212	0,0849	3,7836		0,000230	

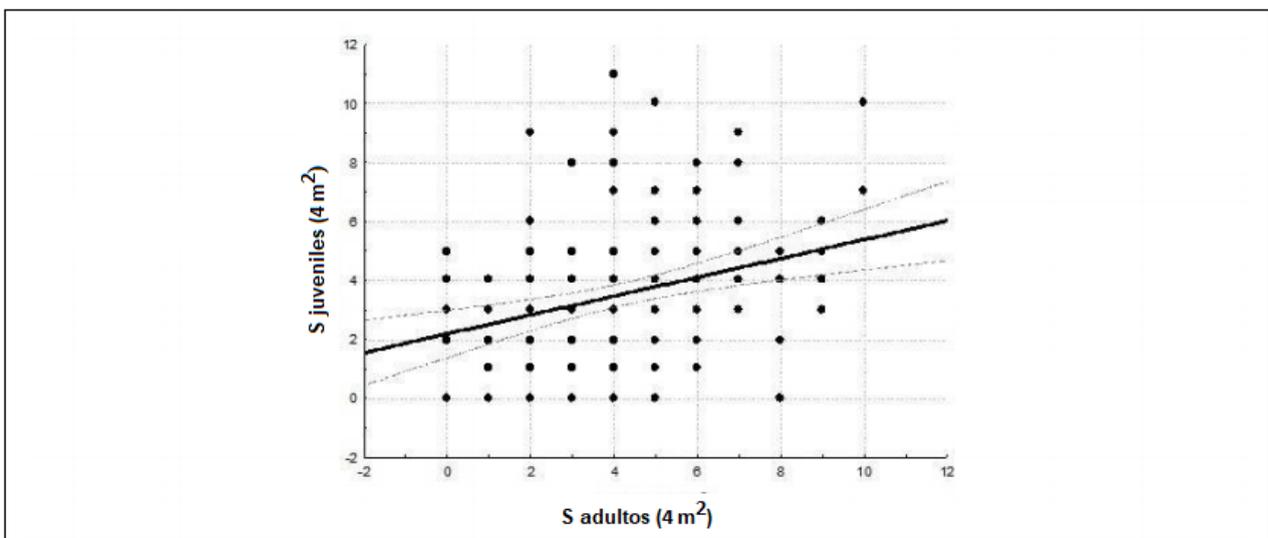


Figura 11. Relación simple entre riqueza de juveniles y adultos a pequeña escala (4m^2).

En la Figura 11 se observa la regresión lineal simple poco ajustada ($R^2=0,0939$) entre riqueza de juveniles y riqueza de adultos presentes en los 10 m correspondientes al cuadrante de regeneración.

Anidamiento

La matriz de presencia-ausencia de las 61 especies registradas en los 10 sitios relevados, empaquetada para evaluar el grado de anidación, se muestra en la Figura 12. El empaquetamiento consistió en ordenar las especies (filas) de forma descendente en función de su incidencia, y los sitios (columnas) también de forma descendente en función de la riqueza de especies. En cuanto a los coeficientes de anidamiento, NODF tuvo un valor de 38,17. Los valores obtenidos por columnas y filas para dicho coeficiente fueron 46,60 y 37,97 respectivamente. El grado de anidamiento estandarizado fue $Z = -2,17$, y su nivel de significancia, estimado a partir de 2000 matrices nulas, fue $p \text{ valor} = 0.056$. Esto indica que el anidamiento tiene una tendencia marginalmente significativa ($p \text{ valor} < 0.1$) a ser más bajo que los esperado al azar, sugiriendo que existe una estructuración comunitaria anti-anidada, con probable agrupamiento de especies (Illarze, 2018).

El patrón predominante de la matriz de regeneración es de anti-anidación. Sin embargo, se pudo detectar dentro de las especies de mayor incidencia (presencia en 6-8 localidades), *Allophylus edulis*, *Blepharocalyx salicifolius*, *Citharexylum montevidense*, *Scutia buxifolia*, *Myrrhinium atropurpureum* var. *octandrum*, *Myrcianthes cisplatensis*, *Myrsine coriacea*, *Styrax leprosus* y *Xylosma tweediana*, cierto nivel de anidamiento.

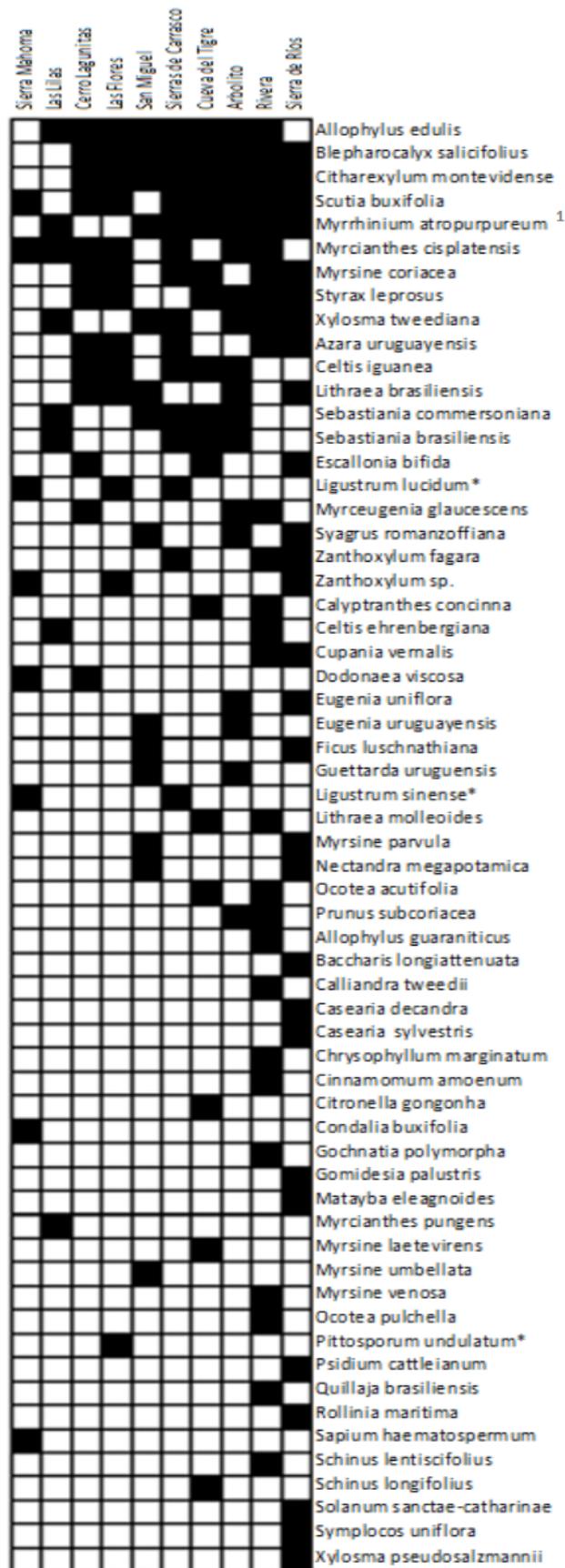


Figura 12. Matriz de presencia (cuadros negros) - ausencia (cuadros blancos) de especies en los 10 sitios relevados. Incidencia de especies (filas) ordenadas de forma descendente y sitios (columnas) ordenados de forma descendente en función de la riqueza de especies. (1) *M. atropurpureum* var. *octandrum* (*) Especies exóticas

DISCUSIÓN

El ensamble de regeneración del bosque serrano

La riqueza máxima observada en la regeneración fue de 61 especies y la riqueza acumulada estimada sugiere que podríamos llegar a encontrar 17 especies más de las observadas, sin embargo, el alto porcentaje de completitud (79%) indica que el esfuerzo de muestreo fue relativamente adecuado. Este rango de riqueza de especies de árboles regenerando, es cercano a la riqueza de árboles serranos (73 especies) de Uruguay reportada por Toranza et al. (2018). Las principales familias que componen el ensamble del BS son Myrtaceae con 10 especies, seguida por Salicaceae, Sapindaceae y Primulaceae con 5 especies cada una, y Anacardiaceae y Lauraceae con 4 especies cada una. Antecedentes de trabajos en bosques (Costa y Delgado 2001, Brussa y Grela 2007, Toranza et al. 2018) mencionan a Anacardiaceae, Myrsinaceae, Euphorbiaceae y Malvaceae como otras familias importantes en BS.

La relación observada a nivel global entre la riqueza de juveniles (61) y adultos (84) indica que el BS mantiene una alta capacidad de regeneración, ya que prácticamente todas las especies de la flora arbórea serrana estuvieron presentes en la muestra realizada de los ensambles de regeneración. Encontramos localidades con altas semejanzas en la composición adulta y juvenil (Las Flores, Sierras de Carrasco y Sierras de Mahoma), y otras localidades con altas diferencias en la composición del ensamble entre estadios (Las Lilas, Rivera, Arbolito y San Miguel).

Aunque fue leve, una mayor riqueza de especies en el estadio adulto que en el regenerante, es indicativo de bosques maduros (Begon et al. 1999; Pickett y White 1985) siendo la tendencia observada. Puntualmente en Rivera, donde la riqueza de juveniles fue 30% mayor que la riqueza de adultos, podría indicar un proceso de enriquecimiento por la reciente colonización de especies de influencia Paranaense. Asimismo, no se descarta que el bosque en Rivera se encuentre en un estado sucesional temprano por estar recuperándose de disturbios.

Con respecto a la densidad de regeneración, nuestros resultados se sitúan en un rango entre 62 y 210 ind/ha, comparable con el trabajo de Etchebarne y Brazeiro (2016), pero es alta en comparación con la densidad de regeneración de otros bosques de Uruguay, como por ejemplo el bosque de ombúes (Rodríguez-Gallego, 2006), y palmares (Baez y Jaurena, 2000).

El factor más influyente en la densidad de juveniles fue la densidad de adultos, sin embargo, en el trabajo de Bose et al. (2016) se muestra que la densidad es mayoritariamente dependiente de la riqueza de árboles adultos de estratos superiores. Esta aparente discrepancia no es tal, puesto que las localidades de BS con mayor densidad de juveniles se corresponden con los más diversos en adultos.

En definitiva, los niveles de regeneración encontrados en los bosques relevados, tanto en densidad como en diversidad, son alentadores desde el punto de vista de conservación. Puede concluirse que el bosque serrano mantiene un alto potencial de regeneración natural, fundamental para su conservación en el mediano y largo plazo.

Este trabajo está en línea con la tendencia registrada por recientes investigaciones que reportan la expansión de bosque serrano sobre el pastizal en el paisaje serrano del Este, por dinámica de borde (Brazeiro et al., 2018c) y en el territorio uruguayo en general, asociado al cambio del uso del suelo y la disminución de la presión generada por la ganadería (Bernardi et al., 2019).

Determinantes de los patrones comunitarios a escala local

La riqueza y densidad de la regeneración arbórea a macro escala se explicó principalmente en función de la riqueza y densidad del ensamble adulto, encontrando que los sitios con mayor riqueza de adultos coinciden con los de mayor riqueza de juveniles, asimismo, esta relación lineal se repite entre la abundancia de adultos y juveniles. La correlación encontrada es alentadora y también esperable, ya que las localidades relevadas corresponden a bosques de leves o nulas perturbaciones y sin problemas relacionados a invasiones biológicas (Etchebarne 2014; Norden 2014).

La correlación positiva observada entre altitud y riqueza de especies del ensamble de regeneración es esperable dadas las documentadas investigaciones al respecto de esta tendencia (e.g., Cuyckens et al., 2015; Martínez- Antúnez et al. 2015; Cueva et al. 2019; Hawkins 2001). Este patrón latitudinal en la riqueza de especies puede explicarse por la conservación de nicho (Peterson 2011), en este caso las especies de latitudes más bajas presentes en el sur de Brasil flexibilizan su nicho óptimo original y se adaptan a las condiciones del BS de Uruguay.

El modelo ajustado al patrón comunitario de la regeneración no agregó las variables climáticas como factores significativos, siendo que existe una correlación positiva (no mostrada en este trabajo) entre la precipitación media y la riqueza de juveniles; y correlación baja entre la precipitación media y la densidad juvenil.

En cuanto a la composición del ensamble de regeneración, se encontró que sigue un patrón de anti-anidamiento, indicando la coexistencia de especies que no se repiten en distintas localidades. La estructura anti-anidada coincide con la regionalización de la flora leñosa de Uruguay debido a la influencia de vínculos biogeográficos con las floras regionales (Grela 2004; Brazeiro 2015; Haretche et al., 2012). Por ejemplo, la influencia Paranaense a través de conexiones con el territorio Brasileiro es importante en Sierra de Ríos (Cerro Largo) y en Rivera, donde coexisten diez y nueve especies exclusivas, respectivamente.

Determinantes de los patrones comunitarios a micro escala

La heterogeneidad espacial y la estructura del hábitat se modifican en función de la escala (Wiens 1989). Por tanto, es esperable que los patrones de riqueza y abundancia a escala de micrositio presenten mayor variabilidad si se les compara con los observados a macroescala. El cambio de escala permite evaluar la aparición de otros factores que operan en la estructura del BS. Sin embargo, no encontramos aquí variedad de factores determinantes operando según la escala. A microescala, el ensamble adulto de la vecindad resultó ser el factor más influyente en la riqueza y densidad del componente juvenil del bosque. Esto difiere de trabajos similares en los que se ha relacionado la diversidad arbórea a microescala con la cobertura de los estratos superiores o de rocosidad (Matias et al. 2008; Metcalfe y Turner, 1998).

En el presente trabajo, la relación entre riqueza y abundancia del ensamble juvenil y adulto expone una dependencia con tendencia positiva. Estas variables presentan concordancia espacial, apareciendo en ambas escalas como factores explicativos. Esto indica que la riqueza de especies regenerantes es favorecida si se encuentra bajo estratos más diversos (Bose et al 2016), y puede explicarse debido a que la mayor diversidad y abundancia arbórea adulta puede producir fenómenos de facilitación de supervivencia en el ensamble regenerante, mejorando el nicho de regeneración (Valladares 2004) y proporcionando mayor cantidad de

nichos utilizables para otras especies no arbóreas, aumentando la dispersión de semillas diversidad del micrositio.

Asimismo, cabe señalar que no fue posible identificar y cuantificar el nivel donde se generan realmente los patrones comunitarios. Esto puede entenderse como que las variables independientes son afectadas por factores no estimados en este trabajo como riqueza del banco de semillas, dispersión de semillas, abundancia de fauna asociada, etc. A su vez, hay que mencionar que los modelos realizados a microescala explican poco la variabilidad de estas relaciones (<10%), indicando que el factor aleatorio es muy importante.

CONCLUSIONES

El nivel de regeneración arbórea observado resulta alentador desde una perspectiva de conservación a mediano-largo plazo de los bosques serranos del país. Aunque cabe señalar que los bosques muestreados seguramente no incluyen casos de sitios degradados.

La composición florística del ensamble de regeneración del bosque serrano es interpretable en términos de su relación con la continuidad florística entre las formaciones leñosas de las sierras del este y noreste del país con las formaciones serranas del sur de Brasil.

Los factores geográficos regionales (altitud, precipitación) son determinantes para explicar la variación de la comunidad de regeneración del bosque serrano a gran escala, mientras que la estructura de la comunidad adulta (densidad y riqueza) son los factores locales que explican los cambios en la fisonomía de bosques a microescala.

El presente trabajo es un aporte al conocimiento de la situación actual y a mediano plazo del bosque serrano, sin embargo análisis más exhaustivos que incluyan datos de la composición del banco de semillas, así como estudios palinológicos, permitirían comprender la dinámica de estos ecosistemas a escalas de tiempo mayores, necesaria para el entendimiento de la evolución de este paisaje a lo largo del tiempo.

BIBLIOGRAFÍA

Almeida-Neto, M., Guimaraes, P., Guimaraes Jr, P. R., Loyola, R. D., & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117(8), 1227-1239.

Baez, F., Jaurena, M. (2000). Regeneración del palmar de butiá (*Butia capitata*) en condiciones de pastoreo: Relevamiento de establecimientos rurales de Rocha. PROBIDES, Rocha, Uruguay.

Barnes, B. V., Zak, D. R., Denton, S. R., & Spurr, S. H. (1997). *Forest ecology* (No. Ed. 4). John Wiley and Sons.

Begon, M., Harper, J. L., & Townsend, C. R. (1999). *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades* (No. 04; QH541, B43y 1999.). Barcelona: Omega.

Bernardi, R. E., M. Buddeberg, M. Arim, and M. Holmgren. (2019). Forests expand as livestock pressure declines in subtropical South America. *Ecology and Society* 24(2):19. <https://doi.org/10.5751/ES-10688-240219>

Blanco, V., Holzhauer, S., Brown, C., Lagergren, F., Vulturius, G., Lindeskog, M., & Rounsevell, M. D. (2017). The effect of forest owner decision-making, climatic change and societal demands on land-use change and ecosystem service provision in Sweden. *Ecosystem services*, 23, 174-208.

Bose, A. K., Weiskittel, A., Wagner, R. G., & Kuehne, C. (2016). Assessing the factors influencing natural regeneration patterns in the diverse, multi-cohort, and managed forests of Maine, USA. *Journal of Vegetation Science*, 27(6), 1140-1150.

Boyle BL (1996). Changes on altitudinal and latitudinal gradients in neotropical montane forests. Ph.D. Dissertation. Washington University, St. Louis, Missouri. 247p.

Brazeiro A, Achkar M, Canavero A, Fagúndez C, González E, Grela I, Lezama F, Maneyro R, Barthesagy L, Camargo A, Carreira S, Costa B, Núñez D, da Rosa I y Toranza C (2008). Prioridades Geográficas para la Conservación de la Biodiversidad Terrestre de Uruguay. Resumen Ejecutivo. Proyecto PDT 32-26. 48 pp.

Brazeiro, A. (Ed.). (2015). Eco-regiones de Uruguay: biodiversidad, presiones y conservación: aportes a la Estrategia Nacional de Biodiversidad. Facultad de Ciencias, UDELAR, Universidad de la República.

Brazeiro, A. (Ed.) (2018a). Recientes avances en investigación para la gestión y conservación del bosque nativo de Uruguay. Facultad de Ciencias, MGAP, BMEL. Montevideo. 101pp.

Brazeiro, A., Cravino, A., Fernández, P., y Haretche, F. (2018b). Forestación en pastizales de Uruguay: Efectos sobre la diversidad de aves y mamíferos a escala de rodal y del paisaje. *Ecosistemas* 27(3):48-59. Doi.: 10.7818/ECOS.1508

Brazeiro, A., Brussa, P., Toranza, C. (2018c). Efectos del ganado en la dinámica del ecotono bosque-pastizal en paisajes serranos de Uruguay. *Ecosistemas* 27(3):14-23. Doi.: 10.7818/ECOS.1470

Brussa, C. A., & Grela, I. (2007). Flora Arbórea del Uruguay. Con énfasis en las especies de Rivera y Tacuarembó. COFUSA. Mosca. Montevideo, Uruguay, 543.

Cabrera, A. L., & Willink, A. (1973). Biogeografía de América latina (p. 117). Washington DC: Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico.

Chacón P., H.A. Leblanc, R.O. Russo. (2007). Fijación de carbono en un bosque secundario de la región tropical húmeda de costa rica. *Tierra Tropical* 3 (1): 1-11 ISSN: 1659-2751

Connell, J. H. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of populations*, 298, 312.

Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., & Van Den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253–260. <https://doi.org/10.1038/387253a0>

Cueva, E., Lozano, D., & Yaguana, C. (2019). Efecto de la gradiente altitudinal sobre la composición florística, estructura y biomasa arbórea del bosque seco andino, Loja, Ecuador. *Bosque (Valdivia)*, 40(3), 365-378.

Cuyckens, G. & Malizia, L. & Blundo, C. (2015). Composición, diversidad y estructura de comunidades de árboles en un gradiente altitudinal de selvas subtropicales de montaña (Serranías de Zapla, Jujuy, Argentina). *Madera Bosques*, 21, 137-148. [10.21829/myb.2015.213463](https://doi.org/10.21829/myb.2015.213463).

Dalling, J. W. (2002). Ecología de semillas. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*, 345-375.

Dalling, J. W., & Hubbell, S. P. (2002). Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology*, 90(3), 557-568.

Dalling, J. W., Swaine, M. D., & Garwood, N. C. (1998). Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology*, 79(2), 564-578.

Escudero, A. R. (2004). INFORME DE CONSULTORÍA Subcomponente Bosque nativo.

Etchebarne, V. (2014). Efectos de la exclusión de ganado en la regeneración de la comunidad arbórea en bosques serranos de Aiguá (Maldonado, Uruguay).

Etchebarne, V., & Brazeiro, A. (2016). Effects of livestock exclusion in forests of Uruguay: soil condition and tree regeneration. *Forest Ecology and Management*, 362, 120-129.

FAO y PNUMA (2020). El estado de los bosques del mundo 2020. Los bosques, la biodiversidad y las personas. Roma. <https://doi.org/10.4060/ca8642es>

Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) (2011). Situación de los bosques del mundo. Organización de las naciones unidas para la agricultura y la alimentación, Roma. 193 pp.

Grela, I. (2004). Geografía florística de las especies arbóreas de Uruguay: propuesta para la delimitación de dendrofloras. PEDECIBA-Universidad de la República, Montevideo.

Hackett, W F., 1985.-Juvenility, Maturation and Rejuvenation in Woody Plants, *Hort. Rev.*, 7109-155.

Hall, J. B., & Swaine, M. D. (1980). Seed stocks in Ghanaian forest soils. *Biotropica*, 256-263.

Haretche, F., Mai, P., & Brazeiro, A. (2012). Woody flora of Uruguay: inventory and implication within the Pampean region. *Acta Botanica Brasilica*, 26(3), 537-552.

Hawkins, B.A. (2001). Ecology's oldest pattern? *Trends in Ecology and Evolution*. 16:470.

Howe, H. F., & Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics*, 13(1), 201-228.

Illarze, M. (2018). Co-ocurrencia de especies en comunidades de charcos temporales: análisis del rol de los procesos metacomunitarios.

Inumet. Inumet: Estadísticas climatológicas. Recuperado de: <https://www.inumet.gub.uy/clima/estadisticas-climatologicas>

Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104(940), 501-528.

Jayakumar, R., & Nair, K. K. N. (2013). Species diversity and tree regeneration patterns in tropical forests of the Western Ghats, India. *International Scholarly Research Notices*, 2013.

Kanninen, M., Murdiyarso, D., Seymour, F., Angelsen, A., Wunder, S., & German, L. (2007). Do trees grow on money? The implications of deforestation research for policies to promote REDD/by Markku Kanninen, Daniel

Murdiyarso, Frances Seymour, Arild Angelsen, Sven Wunder, Laura German. Bogor, Indonesia: Center for International Forestry Research (CIFOR), 2007. ISBN 978-979-1412-42-1

Lawton, R. O., & Putz, F. E. (1988). Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology*, 69(3), 764-777.

Levin, S. A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology*, 73(6), 1943-1967.

Marchesi E., Alonso, E., Delfino, L., García, M., Haretche, F. and Brussa, C. (2013). Plantas vasculares. En *Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares*. Soutullo, A., Clavijo, C. and Martínez-Lanfranco, J.A. (eds.). Montevideo: MVOTMA-DINAMA, SNAP, DICYT, MEC. 27-72.

Martínez-Antúnez, P., Hernández-Díaz, J. C., Wehenkel, C., & López-Sánchez, C. A. (2015). Estimación de la densidad de especies de coníferas a partir de variables ambientales. *Madera y bosques*, 21(1), 23-33.

Matias, L., Garcia, D., & Zamora, R. (2008). Efectos escala-dependientes de la abundancia de semillas y la estructura del hábitat en la depredación post-dispersiva de dos especies de matorral mediterráneo.

MEA, Millennium Ecosystem Assessment. (2005). *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC. <https://www.millenniumassessment.org/es/Synthesis.html>

Metcalfe, D. J., & Grubb, P. J. (1997). The responses to shade of seedlings of very small-seeded tree and shrub species from tropical rain forest in Singapore. *Functional Ecology*, 11(2), 215-221.

Metcalfe, D., & Turner, I. (1998). Soil Seed Bank from Lowland Rain Forest in Singapore: Canopy-Gap and Litter-Gap Demanders. *Journal of Tropical Ecology*, 14(1), 103-108. Retrieved April 16, 2021, from <http://www.jstor.org/stable/2559870>

Morrone, J. J. (2001). *Biogeografía de América Latina y el Caribe. M&T—Manuales & Tesis. SEA, vol. 3. Zaragoza*, 148 pp.

Muñoz J, Ross P, Cracco P (1993): *Flora indígena del Uruguay: árboles y arbustos ornamentales*. Montevideo, Hemisferio Sur.

Ng, F. S. P. (1980). Germination ecology of Malaysian woody plants. *Malaysian Forester*, 43(4), 406-437.

Norden, N. (2014). De porqué la regeneración natural es tan importante para la coexistencia de especies en los bosques tropicales. *Colombia forestal*, 17(2), 247-261.

Peterson, A.T. (2011). Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography* 38:817-827.

Pickett, S. T. A. & White, P. S. (eds) (1985) *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York.

Rodríguez-Gallego M. G. (2006). Estructura y regeneración del Bosque de Ombúes (*Phytolacca dioica*) de la Laguna de castillos (Rocha, Uruguay). Pp. 503-511. En: Bases para la Conservación y el Manejo de la Costa

Uruguaya. Menafrá R., Rodríguez-Gallego L., Scarabino F. & Conde D. (eds.). Vida Silvestre Uruguay, Montevideo, i-xiv + 668 pp

Schupp, E. W. (1993). Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*, 107(1), 15-29.

Schupp, E. W., Howe, H. F., Augspurger, C. K., & Levey, D. J. (1989). Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology*, 70(3), 562-564.

Springgay, E. (2019). Los bosques concebidos como soluciones naturales para el agua. *Unasyuva* 251: Los bosques, soluciones para el agua basadas en la naturaleza, 251(1), 3.

Toranza, C., Brazeiro, A., & Haretche, F. (2018). Distribución y diversidad del bosque serrano del Uruguay. Recientes avances en investigación para la gestión y conservación del bosque nativo de Uruguay. Montevideo: Facultad de Ciencias y Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca, 59-62.

Toranza, C., Brazeiro, A., & Maneyro, R. (2016). Anfibios amenazados de Uruguay: efectividad de las áreas protegidas ante el cambio climático. *Ecología austral*, 26(2), 138-149.

Valladares, F. (2004). Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Páginas 69-99. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. ISBN: 84-8014-552-8.

Wedy GO (2007): Estructura e dinâmica da regeneração natural de espécies arbóreas na floresta estacional do Parque Estadual do Turvo (Derrubadas, Rio Grande do Sul). Tese de Mestre em Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Wehncke, E. V., Hubbell, S. P., Foster, R. B., & Dalling, J. W. (2003). Seed dispersal patterns produced by white-faced monkeys: implications for the dispersal limitation of neotropical tree species. *Journal of ecology*, 91(4), 677-685.

Wiens, J. A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional ecology*, 3(4), 385-397.