



Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA)

Distribución y diversidad del bosque serrano y de quebrada en Uruguay



Mag. Carolina Toranza Ciurlanti

Orientador: Dr. Alejandro Brazeiro

Tribunal: Dr. José. M. Paurelo, Dra. Claudia Rodríguez y Dr. Rafael Bernardi

Facultad de Ciencias, Universidad de la República
Montevideo - setiembre de 2021

Resumen: Estudiar los patrones de biodiversidad y entender los factores causales de la distribución de los ecosistemas y especies, es imprescindible en el contexto del cambio global. Dado que los patrones de diversidad son escala-dependientes, es fundamental la aplicación de abordajes multi-escalares, que permitan comprender mejor los procesos subyacentes. Los bosques son los ecosistemas terrestres más biodiversos y brindan múltiples servicios ecosistémicos. Los bosques de la región de los Campos han sido escasamente estudiados, en particular los bosques serranos y de quebrada (BSQ) del Este de Uruguay, que albergan una flora vinculada con los bosques montanos del sur de Brasil, y que representa el límite sur de la flora atlántico-paranaense. En un escenario de cambio climático y drásticos cambios en el uso y cobertura del suelo, entender cuál es el rol del clima y otros factores ambientales sobre la distribución y diversidad de estos bosques representa una pregunta ecológica sumamente relevante y un insumo esencial para su gestión. El objetivo de esta tesis es mapear la distribución y cobertura del BSQ en Uruguay y evaluar el rol de los factores ambientales sobre su distribución y diversidad a distintas escalas espaciales. En el capítulo 1, utilizando imágenes satelitales Landsat 8 e imágenes de alta resolución se generó una cartografía detallada (resolución 0,5 ha) del BSQ-2015, mostrando que el bosque ocupa 328.601 ha y se distribuye principalmente en 3 ecorregiones del Este de Uruguay: Sierras del Este, Cuesta Basáltica y Cuenca Sedimentaria Gondwánica. Se realizó un análisis de la variabilidad de la cobertura boscosa de BSQ-2015 en base a píxeles de 1 km², encontrando que la misma fue muy variable entre píxeles, con una cobertura media de 69%. En el capítulo 2 se modeló la presencia y cobertura del bosque en función de predictores ambientales (clima y geomorfología, topografía), usando diferentes técnicas (BRT, GAM y modelación de nicho SDM). La presencia y cobertura del bosque serrano estuvo determinada fuertemente por la pendiente y el rango anual de temperatura, y en menor medida por la precipitación, rocosidad y textura del suelo. El área de aptitud ambiental para el ecosistema es aproximadamente el doble de la distribución observada (786.400 ha). Según la distribución potencial estimada, la mayor parte del área ambientalmente apta para el bosque está ocupada en la actualidad por praderas serranas bajo pastoreo.

En el capítulo 3 se estudió y modeló la distribución geográfica de la riqueza de especies arbóreas serranas a mesoescala (celdas: 66.000 ha), utilizando la base de datos generada por el Grupo de Biodiversidad y Ecología de la Conservación de Facultad de Ciencias. La riqueza varió entre 70 y 30 especies por celda disminuyendo con la latitud. Se identificaron dos núcleos de alta riqueza en el noreste de Uruguay (Rivera-Tacuarembó y Cerro Largo). El mejor modelo ajustado (GAM) dio cuenta del 87% de patrón geográfico de riqueza de especies, siendo la disponibilidad de hábitat (cobertura de bosque) el principal determinante. Variables climáticas vinculadas con la disponibilidad de energía y agua también se asociaron positivamente con la riqueza. A diferencia de otros trabajos realizados en la flora paranaense en Brasil, no se encontró evidencia de una limitación por la temperatura mínima, pero sí una relación negativa con la variación en temperatura. Asimismo, se detectó una variación espacial en la riqueza de especies no relacionada con variables ambientales, lo que podría indicar el efecto de corredores biológicos, efecto de masa o procesos históricos como la existencia de refugios Pleistocénicos. Finalmente, en el capítulo 4 se estudió la diversidad de árboles en 12 comunidades (parcelas 0,1 ha) de bosque serrano, abarcando todo el rango latitudinal y longitudinal del bosque en Uruguay. La diversidad local (riqueza y composición) está fuertemente asociada a la diversidad regional (celdas 66.000 ha). Tanto a nivel local como regional Myrtaceae fue la familia con más especies en los bosques serranos. No se detectaron efectos ambientales locales sobre la diversidad de árboles de en los bosques serranos, pero sí de variables macroambientales como el clima, la ecorregión, el suelo dominante y la distancia media entre localidades. Este es el primer estudio que abarca todo un ecosistema boscoso en Uruguay. Contribuye a su delimitación, así como a entender los determinantes ambientales de su presencia, cobertura, así

como su diversidad a diferentes escalas espaciales y la conexión entre ellas. Los resultados de esta tesis permiten entender mejor el funcionamiento de este ecosistema y constituyen un importante insumo para su manejo y conservación en un escenario de cambio global.

Abstract: Understanding the patterns of biodiversity and the drivers of the ecosystem and species distribution is crucial within the context of global change. As diversity patterns are scale-dependent, applying multi-scalar approaches is essential for understanding underlying processes. Forests are the most biodiverse terrestrial ecosystems on the globe and provide multiple ecosystem services. The forests of the Campos region in the Rio de la Plata Grasslands (RPG) have been scarcely studied, in particular the hillside and ravine forests (HRF) of eastern Uruguay, which harbor flora linked to the forests of southern Brazil, and which represents the southern limit of species distributions of Atlantic and Paranaense Provinces. In a scenario of climate and land-use land cover change, understanding the role of climate and other environmental factors on the distribution and diversity of these forests is a highly relevant ecological question and an essential baseline for management. The aim of this thesis is to map the distribution and coverage of HRF in Uruguay and to evaluate the role of environmental factors on its distribution and diversity at different spatial scales.

In Chapter 1, a detailed cartography (resolution: 0.5 ha) of the HRF-2015 was generated using Landsat 8 satellite images and high resolution images from Google Earth, showing that the forest occupies 328,601 ha and is largely distributed in three ecoregions of Eastern Uruguay: Eastern Sierras, Basaltic Slope and Gondwanic Sedimentary Basin. Forest cover was highly variable among pixels, with an average cover of 69% (100 ha pixel). In Chapter 2, the occurrence and cover of the hillside forest was modeled according to environmental predictors (climate and geomorphology, topography), using BRT, GAM and SDM niche modeling techniques. Forest occurrence and coverage was strongly determined by the slope and the annual temperature range, and to a lesser extent by precipitation, rockiness and soil texture. The environmental suitability area for the ecosystem was approximately twice the observed distribution (786,400 ha). According to the estimated potential distribution, most of the environmentally suitable area for the forest is currently occupied by hillside grasslands under grazing (mean livestock density: 0.64 LU / ha).

In Chapter 3, the spatial pattern of tree species richness of hillside forest at mesoscale (cell size: 66,000 ha) was studied and modeled. Species richness ranged between 70 and 30 species per cell, decreasing with latitude. Two cores of high species richness were identified in the northeast of Uruguay (Rivera-Tacuarembó and Cerro Largo). The best adjusted model (GAM) accounted for 87% of the geographic pattern of species richness, with habitat availability (forest cover) being the main determinant. Climate variables linked to energy and water availability were also positively associated with species richness. In contrast to previous studies on the Paranaense Flora of Southern Brazil, there was no evidence of a limitation by minimum temperature, but a negative relationship with temperature variability was found. Likewise, species richness spatial variation was not related to environmental variables, which suggest the effect of biological corridors, mass effect or historical processes such as the existence of Pleistocene refuges.

Finally, in Chapter 4 the diversity of trees in 12 communities of hillside forests (0.1 ha plots) was studied, covering the entire latitudinal and longitudinal range of the forest in Uruguay. Local diversity (species richness and composition) was strongly linked to regional diversity (cells 66,000 ha). Both locally and regionally, Myrtaceae was the species-rich taxonomic family in hillside forests. Local environmental effects were not detected on tree diversity in hillside forests. In contrast, macro-environmental variables such as climate, ecoregion, dominant soil and the average distance between localities were associated with species composition in the communities of the hillside forest.

This study provides the first ecosystem-scale assessment of hillside forests in Uruguay. It contributes to forest delimitation and understanding the environmental determinants of occurrence, coverage, and diversity at different spatial scales and the connection among them. The results of this thesis allow for a better understanding of the functioning of forest ecosystems in Uruguay and constitute an important contribution for its management and conservation in a scenario of global change.

Distribución y diversidad del bosque serrano y de quebrada de Uruguay

Autora: Carolina Toranza Ciurlanti (ctoranza@gmail.com)

Orientador de Tesis: Dr. Alejandro Brazeiro Rodríguez

(brazeiro@fcien.edu.uy)

Tribunal de Tesis: Dr. José. M. Paurelo, Dra. Claudia Rodríguez y Dr. Rafael Bernardi.

AGRADECIMIENTOS

A Alejandro Brazeiro, que me ha acompañado a lo largo de toda mi formación orientándome y alentándome para avanzar en mi carrera.

A los miembros del Tribunal el Dr. José Paruelo, la Dra. Claudia Rodríguez y el Dr. Rafael Bernardi por sus correcciones y sugerencias que contribuyeron a la mejora de la tesis.

Quiero agradecer especialmente a Federico Haretche, quien me acompañó a casi todas las salidas del doctorado, me apoyó desinteresadamente con su conocimiento botánico y del cual he aprendido mucho durante estos años. También quiero dedicar un agradecimiento especial a Juan Andrés Martínez Lanfranco que me apoyó en el último tramo de la tesis con los análisis de modelación, con el que aprendimos juntos y nos hemos apoyado en nuestro trabajo en momentos de tanto aislamiento como los que vivimos estos últimos años.

A distintos profesionales del área forestal o ambiental que me alentaron a dedicarme al estudio de los bosques y me apoyaron en el desarrollo de mi tesis brindándome sus conocimientos: Ing. Agr. Carlos Brussa, Ing. Agr. Juan Pablo Nebel, la Dra. Ludmila Profumo, Dr. Daniel Panario, A la Dra. Christine Lucas por su amistad y por acompañarme siempre y alentarme, y por colaborar conmigo en el estudio de la distribución y cobertura del bosque serrano. Al Dr. Mauricio Bonifacino por impulsarme y acompañarme a seguir por el camino del estudio del bosque nativo y siempre alentarme.

A los integrantes y estudiantes del Grupo BEC de Facultad de Ciencias por compartir el trabajo y la cotidianeidad conmigo: Alexandra Cravino, Alejandra Bentacourt, Pablo Fernández, Schaiani Bortolini, y en particular a mis estudiantes Patricia Brussa y Valentina Tarragó. Un agradecimiento especial para Andrés Rossado y César Justo, compañeros botánicos que me acompañaron en alguna salida de campo y me ayudaron en la identificación de especies.

Un agradecimiento especial a todos los propietarios y productores que facilitaron de distintas formas que yo pudiera acceder y hacer los relevamientos del bosque serrano en sus predios.

Al PEDECIBA por darme la oportunidad de desarrollar mi Doctorado en mi país y a la CAP por becarme. A la Facultad de Ciencias, institución donde desarrollé de forma gratuita toda mi formación terciaria de grado y posgrado y en especial esta tesis. A la CSIC por apoyarme en la difusión de resultados. A la Facultad de Agronomía por darme el espacio necesario para concluir mi formación y en particular a los integrantes del Departamento de Producción Forestal y Tecnología de la Madera por siempre alentarme e integrarme al grupo.

A mi pareja Gonzalo y mi hijo Diego por acompañarme y brindarme su cariño todos los días, a mis padres Rosario y Ruben que han sido un pilar fundamental en mi vida. A Clara y a Yanet por acompañarme, alentarme y ayudarme cuidando a Diego para que pudiera avanzar en mi trabajo. A mis amigos por estar siempre ahí y ser parte de mi vida desde hace tantos años y un saludo especial por el apoyo incondicional a mi amiga y colega Ana Laura Mello.

TABLA DE CONTENIDOS

1- INTRODUCCION GENERAL.....	10
2 - PREGUNTAS Y OBJETIVOS.....	17
PREGUNTAS.....	17
HIPÓTESIS GENERAL	17
OBJETIVO GENERAL	17
ESTRUCTURA DE LA TESIS.....	17
 3 - CAPÍTULO 1: Distribución espacial del bosque serrano y de quebrada de Uruguay.	
INTRODUCCIÓN.....	20
MATERIALES Y MÉTODOS.....	22
Generación de la cobertura de bosque serrano y de quebrada	22
RESULTADOS.....	23
DISCUSIÓN.....	27
Delimitación del bosque serrano y de quebrada de Uruguay	28
Cuantificación de la cobertura de serrano y de quebrada.....	28
CONCLUSIONES.....	29
BIBLIOGRAFÍA.....	31
 4 - CAPÍTULO 2: Determinantes ambientales de la presencia y cobertura del bosque serrano y de quebrada de Uruguay	
INTRODUCCIÓN.....	36
MATERIALES Y MÉTODOS	39
Área de estudio.....	39
Presencia y cobertura del bosque serrano y de quebrada.....	39
Información ambiental.....	41
Modelación de la distribución y cobertura del bosque serrano	41
RESULTADOS	46
Modelos explicativos de presencia y cobertura del bosque serrano y de quebrada.....	46
Proyección de la distribución potencial del bosque serrano y de quebrada	50
Evaluación del uso del suelo actual y potencial sobre la distribución potencial del bosque serrano y de quebrada.....	54
DISCUSIÓN	54
Factores explicativos de la presencia y cobertura del bosque serrano.....	54
Uso y cobertura del suelo en el área de aptitud ambiental del bosque serrano.....	57

CONCLUSIONES.....	59
BIBLIOGRAFÍA.....	60
 5 - CAPÍTULO 3: Patrones geográficos de riqueza de árboles en bosques serranos de Uruguay.	
INTRODUCCIÓN.....	67
MATERIALES Y MÉTODOS.....	69
Base de distribución y riqueza de arbóreas serranas	69
Información ambiental	70
Modelación de la riqueza de arbóreas serranas.....	73
RESULTADOS.....	74
DISCUSIÓN.....	80
Patrón espacial de riqueza de arbóreas serranas en Uruguay.....	80
Rol del clima: dinámica agua-energía y la estacionalidad sobre la riqueza de arbóreas serranas	81
Disponibilidad de hábitat y heterogeneidad ambiental sobre la riqueza de arbóreas serranas	83
Variación espacial no ambiental de la riqueza de arbóreas serranas	84
CONCLUSIONES.....	85
BIBLIOGRAFÍA.....	86
 6 - CAPÍTULO 4: Diversidad arbórea en comunidades de bosques serranos de Uruguay: Determinantes regionales y locales.	
INTRODUCCIÓN.....	93
MATERIALES Y MÉTODOS.....	96
Muestreo de comunidades serranas.....	96
Análisis de datos	101
RESULTADOS.....	103
Caracterización ecológica y ambiental de las comunidades arbóreas serranas.....	103
Relación entre la diversidad local (0.1 ha) y la diversidad regional (66.000 ha)	114
Relación entre la diversidad local de arbóreas serranas y los gradientes ambientales	115
DISCUSIÓN.....	117
CONCLUSIONES.....	121
BIBLIOGRAFÍA.....	122
 7- CONCLUSIONES GENERALES.....	127
8- ANEXOS.	
ANEXO I: Material suplementario del Capítulo 2.....	131
ANEXO II: Material suplementario del Capítulo 3	135

ANEXO III: Fotos de los bosques serranos relevados en el Capítulo 4	140
ANEXO IV: Material suplementario del Capítulo 4	154

INTRODUCCIÓN GENERAL

Patrones de biodiversidad y mecanismos explicativos

El estudio de los patrones de biodiversidad es una rama clásica de la ecología y biogeografía (Sax y Whittaker, 2004). En el contexto actual de cambio global, el estudio de los mecanismos que generan y mantienen los patrones de diversidad se ha convertido en uno de los campos de investigación más prolíficos (Gaston y Blackburn, 2000). Las hipótesis explicativas de los patrones de diversidad se vinculan con: 1) el clima actual (Ej.: teoría de especies-energía, empaquetamiento de nicho) o pasado (e.g. paleoclimáticas) (Fernández et al., 2007); 2) la heterogeneidad espacial (e.g. topografía, geomorfología o variedad de hábitats) (Pianka, 1966); 3) las tasas de especiación (e.g.: velocidad evolutiva) (Brown, 1988), 4) fenómenos biogeográficos (Moritz et al., 2001; Pennington et al., 2004); 5) modelos nulos (e.g. hipótesis del dominio medio) (Colwell y Lees, 2000).

Los patrones de diversidad y sus mecanismos explicativos varían al cambiar la escala de estudio (Whittaker et al., 2001; Rahbek, 2005). A escalas grandes las hipótesis de índole climática o biogeográfica cuentan con mayor sustento empírico, mientras que a medida que disminuye la escala de estudio se vuelven más relevantes los factores microambientales y las interacciones bióticas (Ricklefs y Schluter, 1993). Esto resalta la importancia de realizar abordajes multi-escalares para entender adecuadamente los procesos determinantes de la variación espacial de la diversidad (van Rensburg et al., 2002).

Diversidad de bosques

Los bosques han tenido una gran influencia en la diversificación de especies terrestres, siendo los ecosistemas terrestres más biodiversos (Joppa et al., 2008). Son ecosistemas complejos, cuyo componente estructural principal son las fanerófitas, pero están conformados por una gran diversidad de grupos biológicos. Los sistemas boscosos están en estrecha relación con el ambiente y cumplen un rol fundamental en la regulación del clima (Sugden et al., 2008). Además, proveen otros servicios ecosistémicos, tales como: control (e.g. inundaciones, pestes); soporte (Ej.: madera, fibras, medicinas); y estético-espirituales (e.g. zonas de recreación) (Fisher et al. 2009).

Gran parte de América del Sur se encuentra dentro de la Región Neotropical, de la cual una gran superficie está ocupada por tipos de bosques tropicales, subtropicales y templados (Cabrera y Willink, 1973; Morrone, 2001). Si bien existen numerosos estudios sobre los bosques neotropicales, los bosques o matorrales típicos del sudeste del América del Sur, característicos de la región de transición entre la zona subtropical y templada han sido escasamente estudiados (Bernardi et al., 2016).

Antecedentes nacionales

El conocimiento de los bosques o “montes” nativos de Uruguay es variable (Sayagués et al., 2000), el país está totalmente incluido en la región de los Campos en los Pastizales del Río de la Plata y los bosques ocupan unas 835.349 ha, lo que representa menos del 5% del territorio (DGF, 2018). Los bosques en Uruguay están legalmente protegidos desde 1987 (Ley N° 15.939), e institucionalmente se encuentran en la órbita de Dirección Forestal del Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca. Este organismo está encargado de la promoción de su conservación y uso sustentable, supervisando y controlando los planes de manejo de los productores.

A pesar de la protección legal del bosque nativo, no se ha logrado evitar efectivamente el impacto de diversas amenazas sobre esta formación (e.g. ganadería, deforestación, invasiones biológicas, y reemplazo por cultivos agro-forestales). Dentro de estas amenazas se destaca la expansión de la frontera agrícola-forestal que afecta a la región (Baeza y Paruelo, 2020). En Uruguay el cambio del uso y cobertura del suelo ha alterado la integridad de los bosques, reduciendo su superficie, fragmentándolos (Tiscornia et al., 2014) e incluso comprometiendo formaciones enteras como el Bosque Psamófilo (Ríos et al., 2010). Otra grave amenaza es la invasión de plantas exóticas (Nebel y Porcile, 2006; De Santiago et al., 2019).

Uruguay ha sido tradicionalmente incluido como parte de la Provincia Pampeana (Cabrera y Willink, 1973; Morrone, 2001). Sin embargo, su diversidad arbórea y arbustiva es superior a la de esa Provincia; Haretche et al. (2012) reportan una elevada riqueza de leñosas por unidad superficie, siendo ésta cuatro veces mayor que la de la Provincia Buenos de Aires e incluso mayor a la de Entre Ríos. Asimismo, este estudio sustenta trabajos previos que indican una singularidad de la flora de Uruguay (Chebataroff, 1942; Alonso y Bassagoda, 2002; Grela, 2004) y su carácter transicional con influencia de la Provincia Chaqueña y Paranaense, evidenciada por de la presencia de elementos florísticos típicos de dichas regiones (Haretche et al., 2012).

No existe un único sistema de clasificación de bosques de Uruguay, pero generalmente han sido clasificados según criterios topográficos o fisonómicos (Del Puerto, 1987; Alonso y Bassagoda, 2002; Brussa y Grela, 2007). Según las clasificaciones vinculadas a la topografía se reconocen bosques fluviales (ribereños), de serranías (mares de piedra, serranos, de quebrada), costeros (psamófilo), pantanosos (pantanosos y capones). También existen clasificaciones que utilizan como criterio las especies dominantes (e.g. algarrobales, sarandisales, sauzales, palmares, etc.) (Alonso y Bassagoda, 2002). Recientemente, Brazeiro et al. (2020) presentaron una propuesta de clasificación para bosques de Uruguay basados en:

características fitofisonómicas, régimen climático, de dominio térmico, relieve y tipo de sustrato donde se desarrollan. Los bosques ribereños y serranos por su extensión, constituyen las principales formaciones boscosas de Uruguay.

El bosque serrano se distribuye en todo Uruguay, pero su mayor superficie está en el noreste y este del país. En este sentido, debe mencionarse la continuidad de nuestra flora Oriental hacia el Sur de Rio Grande do Sul, a través de las quebradas y sierras del este del país, conformando una unidad biológica ya reconocida por Chebataroff (1942) como “Formación Riograndense”. La identidad de esta flora también ha sido reconocida por la WWF que la identifica como la ecorregión de las “Sabanas Uruguayas” (Olson et al., 2011), considerada críticamente amenazada, debido a los cambios en uso de suelo en la región (Olson y Dinerstein, 2002).

Si bien Uruguay posee en la actualidad una pequeña superficie de bosques, trabajos eco-climáticos clásicos indican que el país debería tener una extensión de bosques mayor que la actual (Holdrige, 1971; Whittaker, 1975) (Fig. 1). Según esta propuesta los bosques tropicales estacionales deberían ser el bioma dominante en lugar de la pradera (Fig. 1). Asimismo, Salazar et al. (2007) basados en el consenso de modelos climáticos, indican que gran parte de la vegetación potencial del país debería ser bosque y proyectan un aumento de la distribución de estos ecosistemas para la década del 2050.

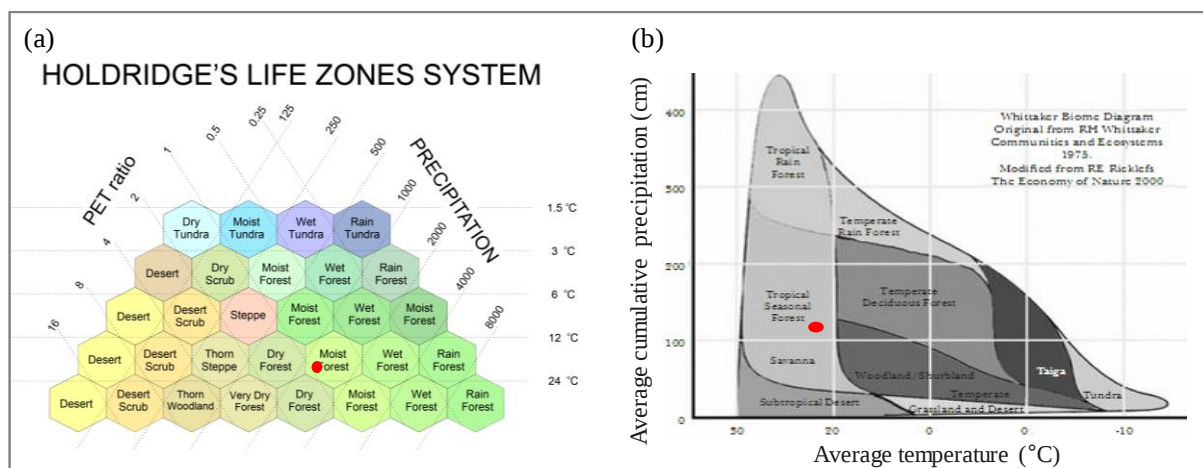


Figura 1. Propuestas eco-climáticas de la distribución de los biomas del mundo. (a) Sistema de zonas de vida de Holdridge (1971) y (b) Diagrama de distribución de los de las comunidades y ecosistemas del mundo de Whittaker (1975) modificado por Ricklefs (2000). Con un círculo rojo se indica la ubicación eco-climática de Uruguay según estos esquemas, que corresponde en ambos casos a sistemas dominados por bosques.

Según Carrere (1990) la superficie boscosa ha sido fuertemente reducida por la actividad antrópica, mientras que estudios de corte históricos sugieren que la superficie de bosques en el pasado no era significativamente mayor a la actual (Gautreau, 2010). De hecho, estudios recientes indican una expansión del bosque en el país (Brazeiro et al., 2018; Bernardi et al., 2019) en las últimas décadas.

Es importante destacar que Uruguay se encuentra en una amplia zona de transición entre biomas dominados por bosques y pastizales y el país está dominado por ecosistemas abiertos (Bond, 2019). De hecho, podría decirse que el pastizal y bosque serrano constituyen estados alternativos (Hirota, 2011; Pausas y Bond, 2019), donde la prevalencia de uno u otro ambiente depende de interacciones complejas entre determinantes ambientales y perturbaciones (Bond, 2019). Es más, puede decirse que existe una retroalimentación entre la presencia de pastizales y la herbivoría -y/o el fuego- como limitantes de la expansión de la vegetación boscosa (Bond, 2019). En este sentido la interacción de los ecosistemas abiertos y el fuego ha sido ampliamente documentada en otras regiones del mundo (Bond y Keeley, 2005; Dantas et al., 2016). En la Región de los Pastizales del Río de la Plata los antecedentes indican que la presión de pastoreo por ganado podría ser un factor limitante para la expansión de los bosques sobre los pastizales (Bernardi et al., 2016; Etchebarne y Brazeiro, 2016; Brazeiro et al., 2018, Brussa, 2018).

Estudios recientes han avanzado en evaluar el efecto del fuego y la presión de pastoreo como posibles reguladores de la cobertura boscosa en Uruguay. Se ha documentado que el pastoreo de ganado disminuye la densidad de regenerantes y la expansión del bosque serrano sobre el pastizal cuando se compara con zonas excluidas (Etchebarne y Brazeiro, 2016; Brazeiro et al., 2018, Brussa, 2018). Asimismo, en palmares se ha evidenciado que el pastoreo impacta negativamente sobre la regeneración de *Butia odorata* y sobre el estado de conservación de *B. yatay* (Rivas, 2005; Bortolini, 2018). Respecto al fuego, una investigación reciente de Bernardi et al. (2016) no encontró evidencia de una relación entre la incidencia de fuego y la cobertura de bosques en Uruguay, sin embargo, esta línea de investigación ha sido aún poco desarrollada en el país. Por lo tanto, la razón por la cual la superficie de bosque en Uruguay es tan escasa aún no tiene una respuesta clara.

Hasta el momento no existen trabajos que estudien la diversidad y distribución del bosque serrano en Uruguay y su vínculo con los determinantes ambientales (clima y heterogeneidad espacial). Tampoco hay trabajos sobre los efectos potenciales del cambio en el uso del suelo sobre esta formación boscosa.

Bibliografía

- Alonso P.E. y Bassagoda M.A. (2002) Aspectos fitogeográficos y diversidad biológica de las formaciones boscosas del Uruguay. *Ciência & Ambiente*, 24: 35-50.
- Baeza S. y Paruelo J. 2020. Land Use/Land Cover Change (2000–2014) in the Rio de la Plata Grasslands: An analysis based on MODIS NDVI time series. *Remote Sensing*, 12, 381-403.
- Bernardi R.E., Buddeberg M., Arim M. y Holmgren M. (2019) Forests expand as livestock pressure declines in subtropical South America. *Ecology & Society*, 24: 19.
- Bernardi R.E., Holmgren M., Arim M. y Scheffer M. (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.
- Bond, W.J. (2019) Open Ecosystems: ecology and evolution beyond the forest edge. Oxford University Press, Oxford, UK. 177pp.
- Bond, E.J. y Keeley J.E. (2005) Fire as a global ‘herbivore’: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 387-394.
- Bortolini S.V. (2018) Distribución, abundancia y estado de conservación de la palmera *Butia yatay* en Uruguay: Efectos de las actividades agroforestales y del cambio en el uso del suelo. [Tesis de Maestría] Montevideo: Universidad de la República. 71p.
- Brazeiro A., Betancourt A. y Haretche, F. (2020) Bosques nativos de Uruguay: distribución, diversidad y propuesta de clasificación. *Plantae*, 3: 18-33.
- Brazeiro A., Brussa P.N. y Toranza C. (2018) Efectos del ganado en la dinámica del ecotono bosque-pastizal en paisajes serranos de Uruguay. *Ecosistemas*, 27: 14-23.
- Brown J.H. (1988) Species diversity. En: *Analytical Biogeography: An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions*, Myers A.A y Giller PS (Eds.) Pp. 57–89. London, Chapman & Hall.
- Brussa P.N. (2018) Ecotono bosque-pastizal serrano: efectos del ganado en la expansión del bosque. [Tesis de licenciatura] Montevideo: Universidad de la República. 45p.
- Brussa C. y Grela I. (2007) *Flora arbórea del Uruguay, con énfasis en especies de Rivera y Tacuarembó*. COFUSA, Rivera. 544pp.
- Cabrera L. y Willink A. (1973) *Biogeografía de América Latina*. Programa regional de desarrollo científico y tecnológico. Washington DC, Departamento de asuntos científicos, Secretaría General de la OEA, 120pp.
- Carrere R. (1990) Desarrollo forestal y medio ambiente en el Uruguay (2) El bosque natural uruguayo: caracterización general y estudios de caso. Serie Investigaciones, N° 79, CIEDUR.
- Chebataroff J. (1942) La vegetación del Uruguay y sus relaciones fitogeográficas con el resto de América del Sur. *Revista del Instituto Panamericano de Geografía e Historia*, 2: 49-90.
- Colwell R.K. y Lees D.C (2000) The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 15(2): 70-76.
- Dantas, V.L., Hirota, M., Oliveira, R.S. y Pausas, J.G. (2016) Disturbance maintains alternative biome states. *Ecology Letters*, 19, 12–19.
- Del Puerto O. (1987) *Vegetación del Uruguay*. Facultad de Agronomía: Notas Técnicas, Montevideo, 12pp.
- de Santiago F., Bresciano D., Del Pino L., Castagna A. y Blumetto O. (2019) Evaluación del efecto del pastoreo con bovinos como herramienta de control de ligustro (*Ligustrum lucidum*) en bosque parque. *Ecosistemas*, 28: 109-115.
- DGF, 2018. Manual de manejo de bosque nativo en Uruguay. MGAP, Montevideo, 54pp.
- Etchebarne V. y Brazeiro A. (2016) Effects of livestock exclusion in forests of Uruguay: Soil condition and tree regeneration. *Forest Ecology and Management*, 362: 120-129.

- Fernández M., Holl J. y Kimberlin S. (2007) Global patterns of biodiversity. Pp: 71-76. En: *Encyclopedia of Tidepools and Rocky Shores*, Denny M. y Gaines S.D. (Eds.). University of California Press, California.
- Fisher B., Turner R.K. y Morling P. (2009) Defining and classifying ecosystem services for decision making. *Ecological Economics*, 68: 643-653.
- Gautreau P. (2010) Rethinking the dynamics of woody vegetation in Uruguayan campos, 1800–2000. *Journal of Historical Geography*, 36: 194–204.
- Gaston K.J. y Blackburn T.M. (2000) *Patterns and process in macroecology*. Oxford, Blackwell Science, 371 pp.
- Grela I. (2004) *Geografía florística de las especies arbóreas de Uruguay: Propuesta para la delimitación de dendrofloras*. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Universidad de la República-PEDECIBA, Montevideo, 97pp.
- Haretche F., Mai P. y Brazeiro A. (2012) Woody flora of Uruguay: inventory and implication within the Pampean region. *Acta Botanica Brasilica*, 26(3): 537-552.
- Hirota, M., Holmgren, M., VanNes, E.H. y Scheffer, M. (2011). Global resilience of tropical forest and savanna to critical transitions. *Science*, 334: 232-235.
- Holdridge L.R., Grenke W.C., Hatheway W.H., Liang T. y Tost Jr. JA. (1971) *Forest environments in tropical life zones, a pilot study*. New York, Pergamon Press.
- Joppa L.N., Loarie S.R. y Pimm S.L. (2008) On the protection of “protected areas”. *Proceeding of the National Academy of Sciences*, 105: 6673–6678
- Moritz C., Richardson K.S., Ferrier S., Monteith G.B., Stanisić J., Williams S.E. y Whiffin T. (2001) Biogeographical concordance and efficiency of taxon indicators for establishing conservation priority in a tropical rainforest biota. *Proceedings of the Royal Society B*, 268: 1875-1881.
- Morrone J.J. (2001) *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. MyT Manuales y Tesis SEA Vol. (3), Zaragoza, 148 pp.
- Nebel J.P. y Porcile J.F. (2006) Contaminación del bosque nativo por especies arbóreas y arbustivas exóticas. DGF-MGAP, Montevideo.
- Olson D.M. y Dinerstein E (2002) The Global 200: Priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 89:199-224.
- Olson D.M., Dinerstein E. Wikramanayake, E.D., Burgess ND., Powell G.V.N., Underwood E.C., D’Amico J.A., Itoua I., Strand H.E., Morrison J.C., Loucks C.J., Allnutt T.F., Ricketts T.H., Kura Y., Lamoreaux J.F., Wettengel W.W., Hedao P. y Kassem K.R. (2001) Terrestrial ecoregions of the worlds: A new map of life on Earth. *Bioscience*, 51:933-938.
- Pausas, J.G. y Bond, W.J. (2019) Alternative biome states in terrestrial ecosystems. *Trends in Plant Science*, 25: 250-263.
- Pennington R.T., Lavin M., Prado D.E., Pendry C.A., Pell S.K. y Butterworth C.A. (2004) Historical climate change and speciation: Neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversifications. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 359:515-5
- Pianka E.R. (1966) Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist*, 100:33–46.
- Rahbek C. (2005) The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, 8: 224-239.
- Ricklefs R.E. y Schluter D. (1993) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, 414 pp.
- Ríos M., Bartesaghi L., Piñeiro V., Garay A., Mai P, Delfino L., Masciadri S., Alonso-Paz, E. Bassagoda M.J. y Soutullo A. (2010) *Caracterización y distribución espacial del*

- bosque y matorral psamófilo*. Montevideo, Serie de Informes N° 23 Proyecto ECOPLATA y Programa SNAP, Montevideo, 76pp.
- Rivas, M. (2005) Desafíos y alternativas para la conservación *in situ* de los palmares de *Butia capitata* (Mart.) Becc. *Agrociencia Uruguay*, 9(1-2): 161-168.
- Salazar L.F., Nobre C.A. y Oyama M.D. (2007) Climate change consequences on the biome distribution in tropical South America. *Geophysical Research Letters*, 34 DOI: 10.1029/2007GL029695.
- Sax D.F. y Whittaker, R. (2004) Diversity gradients: Introduction. En: Lemolino M.V. y Lawrence R.H. (Eds) Pp: 145-150. *Frontiers of Biogeography: New directions in the geography of nature*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, 421pp.
- Sayagués-Laso L., Graf E. y Delfino L. (2000) Análisis de la información publicada sobre composición florística de montes naturales del Uruguay. *Agrociencia Uruguay*, 4: 96-107.
- Sudgen A., Smith J. y Peninisi E. (2008) The future of forest. *Science*, 320: 1435.
- Tiscornia G., Achkar M. y Brazeiro A. (2014) Efectos de la intensificación agrícola sobre la estructura y diversidad del paisaje en la región sojera de Uruguay. *Ecología Austral*, 24(2):212-219.
- van Rensburg B.J., Chown S.I. y Gaston K.J. (2002) Species Richness, Environmental Correlates, and Spatial Scale: A Test Using South African Birds. *The American Naturalist*, 159: 566-577
- Whittaker R.H. (1975) *Communities and ecosystems*, 2nd. edition. MacMillan Publishing Co., New York, 385pp.
- Whittaker R.J., Willis K.J. y Field R. (2001) Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28(4): 453-470.

PREGUNTAS Y OBJETIVOS GENERALES

Preguntas

Esta Tesis busca responder las siguientes preguntas:

- (1) ¿Cuál es la distribución geográfica del bosque serrano y de quebrada en Uruguay?
- (2) ¿Cuál es el rol de los factores ambientales en la distribución geográfica del bosque serrano y de quebrada en Uruguay?
- (3) ¿Cuáles son los patrones regionales (10^4 ha) de riqueza de árboles en los bosques serranos y de quebrada de Uruguay? ¿Cuáles sus principales determinantes?
- (4) ¿Cómo son los patrones locales (10^{-1} ha) de diversidad de las comunidades arbóreas de bosque serrano de Uruguay? ¿Cuáles sus principales determinantes?

Hipótesis general

El clima, la heterogeneidad ambiental y la conectividad regional determinan la distribución geográfica del bosque serrano y su diversidad a distintas escalas espaciales.

Objetivo general

Evaluar los efectos del clima, la heterogeneidad ambiental y la conectividad geográfica sobre la distribución y diversidad del bosque serrano en Uruguay.

Estructura de la tesis

Esta tesis se compone de 4 capítulos vinculados a las preguntas centrales. En el capítulo 1 se mapea el bosque serrano y de quebrada en Uruguay (resolución $\geq 0,5$ ha), con el objetivo de crear un mapa detallado y de alta resolución. Asimismo, su variabilidad geográfica fue comparada entre ecorregiones. En el capítulo 2 se analiza la relación entre la presencia y cobertura del bosque serrano y de quebrada de Uruguay y predictores ambientales (clima y geomorfología, topografía). Para ello, se aplicaron técnicas de modelación tales como Boosted Regression Trees (BRT), modelos lineales generalizados (GLM por su sigla en inglés), con el fin de generar un modelo explicativo y modelación de distribución (SDM por sus siglas en inglés) para generar una proyección de este ecosistema en el territorio. Asimismo, se caracteriza el uso del suelo en el área de aptitud ambiental del bosque. El capítulo 3 estudia el patrón geográfico de la riqueza potencial de árboles en los bosques serranos de Uruguay (escala 1:50.000) y el rol de los determinantes ambientales (climáticos y geomorfológicos) sobre dicho patrón. Para ello se utilizaron técnicas de modelación espacial (e.j.: GLM, GAM, Modelos geoestadísticos). Finalmente, en el capítulo 4 se estudia la diversidad local de comunidades arbóreas serranas (riqueza y composición) y sus factores causales. Para ello se relevaron a

campo en parcelas de Gentry-Boyle (0,1 ha) en distintas localidades de bosque serrano, abarcando todo el gradiente latitudinal y longitudinal del ecosistema en Uruguay.

CAPÍTULO 1

DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DEL BOSQUE SERRANO Y DE QUEBRADA EN URUGUAY

Introducción

Los sistemas de monitoreo de bosques a escala nacional son fundamentales para la gestión del territorio y la mitigación de impactos del cambio climático y la intensificación de uso de suelo (World Bank, 2008). Información sobre la extensión espacial y funcionamiento de los bosques contribuye al aporte de datos para estadísticas globales respecto al estado de los bosques y además son requerimientos para participar en iniciativas internacionales como REDD+ (FAO, 2013). Además de su rol central en reducir emisiones de carbono (Malhi et al., 2002), los bosques son uno de los ecosistemas terrestres más biodiversos (Joppa et al., 2008) y brindan múltiples servicios ecosistémicos, incluyendo el control de inundaciones y pestes; provisión de recursos y zonas de recreación (Millennium Ecosystem Assessment, 2005; Mori et al., 2016). La identificación y cuantificación de estos servicios, así como la evaluación de su estatus de conservación y la definición de planes de manejo, depende en parte de la calidad y continuidad de datos sobre su distribución espacial y su disponibilidad en las instituciones responsables de su gestión. El esfuerzo destinado al mapeo de bosques se ha incrementado en las últimas décadas (Lefsky et al., 2001; Giri y Long, 2014; Achard et al., 2014), enfocado en monitorear cambios en su distribución asociados al cambio global (Hansen et al., 2013).

La estimación del área de bosque a través de la cobertura del dosel arbóreo se ha convertido en uno de los principales indicadores ecológicos incorporados a los inventarios forestales (Korhonen et al., 2006; McDowell et al., 2015). El dosel arbóreo -o canopia- se define como la proporción de suelo de bosque cubierto por la proyección vertical de la corona de los árboles (Jennings et al., 1999). Constituye una de las principales características estructurales de los bosques y es fundamental en el mantenimiento de la biodiversidad y servicios ecosistémicos (Ozanne et al., 2003). El dosel arbóreo es el hábitat de gran parte de la fauna y flora de bosques, participa del ciclo hidrológico mediante la evapotranspiración y la intercepción de las precipitaciones y tiene un importante rol en la regulación del clima (Wedeux y Coomes, 2015). Adicionalmente, en ecosistemas de sabanas se ha constatado su importancia en el ciclo del N y el C en el suelo, así como en la dinámica del fuego (Coetsee et al., 2010; Holdo et al., 2012; van Nes et al., 2018). Asimismo, la densidad de la canopia está fuertemente vinculada con las reservas de carbono en bosques y sabanas (Asner et al., 2014; Gaughan et al., 2013). Se han desarrollado múltiples herramientas para medir la cobertura de dosel arbóreo a campo y más recientemente el sensoramiento remoto –con satélites o lidar- se ha generalizado como una de las principales técnicas para su estimación a escalas grandes (Joshi et al., 2006; Henry et al., 2015). Asimismo, la necesidad de generar estrategias de adaptación y mitigación al cambio

climático ha impulsado el desarrollo de sistemas de monitoreo de la productividad primaria y almacenamiento de carbono a escala nacional (Asner et al., 2014).

En el caso de Uruguay los bosques -o montes- nativos ocupan según la última cartografía oficial el 4.8% de su superficie terrestre (MGAP-MVOTMA, 2019), aunque esta cifra varía dependiendo de las imágenes utilizadas, los métodos de estimación y las escalas de análisis (Cal et al., 2011, MGAP-MVOTMA, 2019). Existen pocos trabajos que aborden el estudio de los cambios temporales en la extensión del bosque nativo a escala nacional (Gautreau, 2010; Bernardi et al., 2019). El último informe sobre Recursos Forestales Mundiales - Uruguay elaborado por la Dirección General Forestal en base a cartografía, reporta una tendencia incremental de la superficie de bosque nativo desde 1980 (FAO, 2020). También una investigación reciente de Bernardi et al. (2019) reportan un aumento del 7% del área de bosque nativo a nivel nacional entre 1966 y 2011. Estudios a menor escala han reportado una disminución del área de bosque nativo producto de actividades antrópicas, y particularmente del avance de la superficie agro-forestal en el oeste del país (Díaz y Achkar, 2010; Tiscornia et al., 2014). En esta línea, uno de los objetivos del Proyecto REDD+ en Uruguay, que comenzó a funcionar en 2016 de forma interinstitucional en el MGAP y el MVOTMA fue cuantificar las tendencias recientes de cambio en la superficie de bosque nativo.

En Uruguay se han llevado adelante numerosos estudios enfocados en caracterizar la variabilidad espacio-temporal de la productividad primaria neta de distintas coberturas del suelo (Baeza et al., 2006; Paruelo et al., 2010, Vassallo et al., 2013, Baeza et al., 2014 Guido et al., 2014; Ceroni et al., 2015), pero solo un estudio reciente se ha enfocado específicamente en los patrones de productividad del bosque nativo a nivel nacional (Lucas et al., 2017). La participación de Uruguay en la Convención de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático, así como su reciente incorporación al Fondo Cooperativo para el Carbono de los Bosques, ponen de manifiesto la necesidad de contar con información actualizada y precisa de la distribución y función de nuestros bosques nativos.

Para contribuir al monitoreo de los ecosistemas de bosque nativo de Uruguay y responder la primera pregunta de esta tesis: ¿Cuál es la distribución geográfica del bosque serrano y de quebrada en Uruguay? El objetivo de este capítulo es generar una capa actualizada de la distribución espacial (presencia y cobertura) del bosque serrano y de quebrada en Uruguay (en adelante BSQ). Para ello se trabajó con Sistemas de Información Geográfica (SIG), imágenes satelitales a distintas resoluciones (Landsat 8 y Google Earth), coberturas institucionales previas de este ecosistema (LCC-2008) y datos de campo relevados en el marco Inventario Nacional Forestal de la Dirección General Forestal.

Materiales y métodos

Generación de la cobertura de bosque serrano y de quebrada

Para generar la capa de bosque serrano y de quebrada (BSQ en adelante) se utilizaron imágenes Landsat 8 (resolución: 30x30m), sensores OLI-TRIS del período septiembre de 2014 y enero de 2015, obtenidas del Servicio Geológico de los Estados Unidos – USGS (earthexplorer.usgs.gov). En total se usaron 13 imágenes que cubren toda la superficie terrestre de Uruguay, que se integraron en un mosaico utilizando el programa ArcGIS (v. 10.1.). Este mosaico fue recortado ajustándolo a los límites administrativos de Uruguay y luego se trabajó con las bandas 4, 5 y 6.

Además de las imágenes satelitales, para la construcción de la capa de BSQ se utilizaron imágenes de alta resolución (1 m²) del programa Google Earth (v. 7.1.2.2041), principalmente del año 2015. Adicionalmente, a modo de guía se utilizó la categoría de “Monte Nativo Serrano y de Quebrada” de una capa de usos del suelo de Uruguay generada de forma interinstitucional (Cal et al., 2011). Dicha capa, que en adelante llamaremos “LCC-2008”, se generó con imágenes Landsat 5 TM (30 x 30 m) de los años 2007 y 2008 (escala 1:100.000).

En base a la información detallada anteriormente, la distribución del bosque serrano fue digitalizada en formato vectorial realizando una interpretación visual, ajustando los polígonos a la forma de los parches de bosque serrano. Concluido este proceso, se obtuvo una cobertura del bosque (BSQ-2015) que incluyó las siguientes formaciones: bosque serrano, de quebrada, de escarpas y mares de piedra (*sensu* Alonso y Bassagoda, 2002). La resolución final de la capa fue de 0,5 ha, ya que los polígonos correspondientes a parches menores a ese tamaño fueron eliminados para reducir errores de interpretación.

La capa de BSQ-2015 obtenida fue posteriormente revisada con datos de campo del Inventario Forestal Nacional (IFN) que relevó 1460 parcelas de bosque nativo (0,02ha), de las cuales 186 estaban categorizadas como bosque serrano o de quebrada (DGF, 2019). Luego del chequeo de la capa de BSQ con los datos del IFN, la misma fue corregida para incluir los parches ($\geq 0,5$ ha) indicados por parcelas del IFN y que no estaban originalmente contemplados, para disminuir los errores de omisión.

Para hacer una evaluación primaria de la variabilidad espacial de la cobertura de bosque serrano y de quebrada, la capa BSQ 2015 fue intersectada con una grilla de 1 (km²) de resolución. Posteriormente se hizo un muestreo de 439 píxeles que fueron evaluados respecto al porcentaje de cobertura boscosa y cada uno de los píxeles fue asignado a una de las siguientes categorías de cobertura: 0-24%, 25-49%, 50-74% y 75-100% (Toranza et al., 2019).

Resultados

A partir de la interpretación visual de las imágenes y a la asignación de parches de bosque a la categoría “bosque serrano y de quebrada”, se obtuvo una cobertura BSQ para el año 2015 (BSQ-2015) (Fig. 1.1). Según la BSQ-2015, el bosque serrano y de quebrada abarca una superficie de 328.601 ha, lo que constituye un 1,9% de la superficie terrestre de Uruguay (Fig. 1.1).

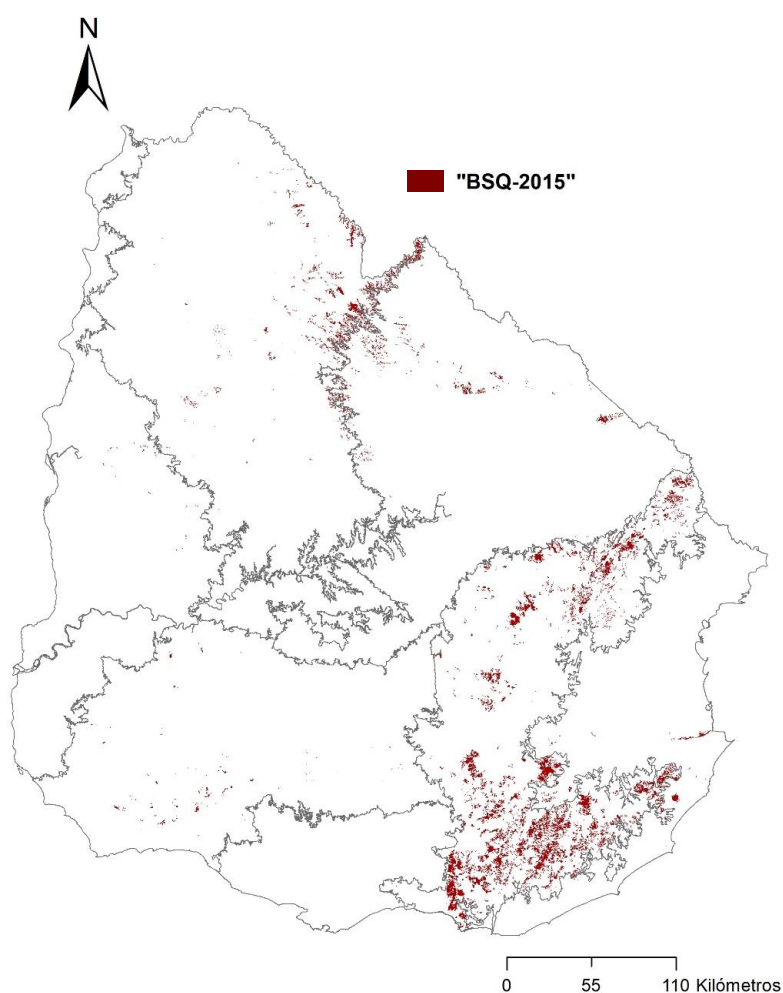


Figura 1.1. Mapa actualizado del bosque serrano y de quebrada para el año 2015 (BSQ-2015) en Uruguay, mostrando su distribución por ecorregión.

La capa generada cuenta con 4226 polígonos y tiene una resolución de 0,5 ha. La configuración del bosque es altamente parcheada, en este sentido la superficie media de los polígonos es de 45 ha y su mediana de 24 ha (Fig. 1.2).

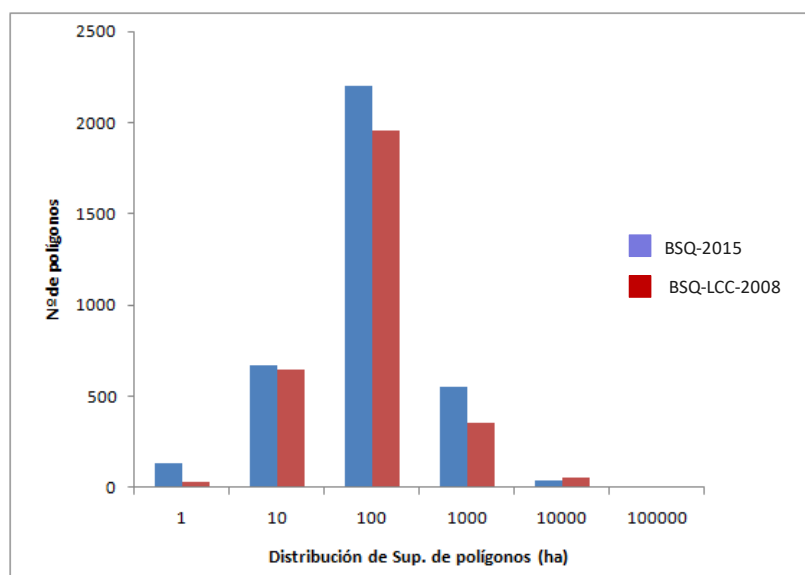


Figura 1.2. Distribución de la superficie de los polígonos del bosque serrano y de quebrada mapeados en este estudio (BSQ-2015) y en la categoría “Bosque Nativo Serrano y de Quebrada” de la cobertura interinstitucional de usos del suelo de Uruguay (BSQ-LCC-2008).

Respecto a la capa LCC-2008 en este trabajo fueron excluidas áreas categorizadas como bosque serrano y de quebrada que correspondían a otras coberturas de suelo, tales como pastizal serrano y forestación. La diferencia en la estimación de superficie boscosa entre la capa BSQ-2015 y LCC-2008 fue de 55.617 ha (Tabla 1.1). Esta diferencia en la estimación de la superficie entre las capas LCC-2008 y BSQ-2015 varía entre ecorregiones y entre departamentos (Tabla 1.1 y 1.2).

Tabla 1.1. Superficie de bosque serrano y de quebrada por ecorregión según la cobertura institucional LCC-2008 y la cobertura generada aquí BSQ-2015 y la diferencia entre ambas. Ecorregiones definidas por Brazeiro (2015).

Ecorregión	Superficie LCC-2008 (ha)	Superficie BSQ-2015 (ha)	Diferencia (ha)
Sierras del Este	319.450	237.888	-81.562
Cuesta Basáltica	36.203	55.982	+19.779
Cuenca Sed. Gondwánica	19.528	21.223	+1.695
Graven de la Lag. Merín	6.425	6.765	+340
Escudo Cristalino	2.173	5.539	+3.366
Cuenca Sed. del Oeste	349	1.024	+675
Graven del Sta. Lucía	90	150	+60
Total	384.218	328.601	55.617

En relación a las ecorregiones de Uruguay propuestas por Brazeiro *et al.* (2015), un 71% de la superficie del bosque serrano y de quebrada se distribuye en la ecorregión “Sierras del Este”, seguida por la ecorregión “Cuesta basáltica” con un 16% de la superficie de bosques serranos del país (Fig. 1.2a). Los departamentos con mayor superficie de bosque serrano son Maldonado, Lavalleja y Rocha respectivamente (Tabla 1.2 y Fig. 1.2b).

Tabla 1.2. Superficie de bosque serrano y de quebrada por departamento según la cobertura institucional LCC-2008 y la cobertura generada en este trabajo BSQ-2015 y la diferencia entre ambas.

Departamento	Superficie LCC-2008 (ha)	Superficie BSQ-2015 (ha)	Diferencia (ha)
Maldonado	85.829	74.118	-11.711
Lavalleja	77.148	64.203	-12.945
Rocha	63.859	41.403	-22.456
Cerro Largo	50.801	38.383	-12.418
Treinta y Tres	52.338	28.763	-23.575
Tacuarembó	23.385	28.951	+5.566
Rivera	21.911	23.609	+1.698
Salto	4.659	10.931	+6.272
Artigas	0	10.199	+10.199
Colonia	1.095	3.150	+2.055
Paysandú	947	1.822	+875
Florida	491	1.600	+1.109
San José	829	930	+101
Flores	5	373	+368
Río Negro	45	273	+228
Soriano	0	754	+754
Durazno	525	250	-275
Canelones	228	105	-123
Montevideo	0,2	0	0,2

Las diferencias entre las capas de LCC-2008 y BSQ-2015 también se reflejan en los valores de cobertura boscosa. En la capa de LCC-2008 los píxeles de bosque serrano y de quebrada (1 km²) presentaron un promedio de $55 \pm 25\%$ de cobertura, con 11% de los píxeles en la categoría de mayor cobertura (76-100%). En la capa BSQ-2015 el promedio de cobertura boscosa fue de $69 \pm 23\%$, con 17% de píxeles en la categoría de mayor cobertura (Fig. 1.3). Hay que mencionar aquí que en la capa BSQ-2015 el 44% de los píxeles (1 km²) de bosque analizados presentaba una cobertura inferior al 50% y un 12% de los píxeles inferior al 25%.

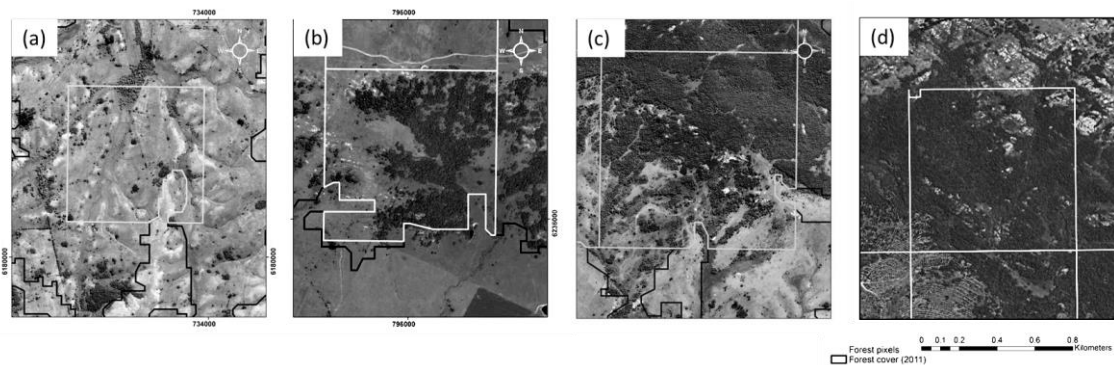


Figura 1.3. Imágenes mostrando ejemplos de la categorización de píxeles de BSQ según el porcentaje de cobertura boscosa. Los tonos oscuros corresponden a bosque serrano y los claros a pastizal o rocas. Los recuadros blancos corresponden a los píxeles (1 km²) sobre los que se hizo el análisis de cobertura boscosa. Categorías de cobertura (%): (a) 1-25, (b) 26-50, (c) 51-75, (d) 76-100.

Discusión

La cuantificación de la superficie de bosque a nivel nacional es fundamental para entender, conservar y gestionar efectivamente su biodiversidad. A su vez nos permite integrar iniciativas globales de conservación de la biodiversidad, mitigar las emisiones de carbono (FAO, 2016) y cumplir con los compromisos asumidos por el país en la materia (MVOTMA, 2016). En este capítulo se generó una cobertura de bosque serrano y de quebrada con alta resolución (0,5 ha), que constituye el pilar fundamental para responder preguntas sobre su distribución y configuración espacial, así como los mecanismos que subyacen a su distribución espacial y su diversidad.

Contribuyendo a evaluar distintas metodologías que resulten eficaces para el monitoreo de bosque nativo a través de herramientas de teledetección (Cal et al., 2011; MGAP-MVOTMA, 2019), en este trabajo se presenta una cobertura de bosque serrano y de quebrada de Uruguay, generada mediante la interpretación visual de imágenes de alta resolución (Toranza et al., 2019). Dada la configuración altamente parcheada del ecosistema y del complejo mosaico de paisaje que conforman el bosque y pastizal serrano, este trabajo abre preguntas tales como: ¿cómo se deben clasificar áreas con menos de un 25% de cobertura boscosa? o ¿cuál es el método más adecuado para el monitoreo de la expansión del bosque o deforestación en zonas con baja cobertura arbórea?

Delimitación del bosque serrano y de quebrada de Uruguay

Un factor principal para la delimitación de bosques en Uruguay es una definición unificada y operativa de bosques. Para su delimitación con imágenes satelitales, es útil establecer una cobertura mínima de dosel— a una escala espacial definida — tanto para determinar el área boscosa como para identificar y monitorear áreas de expansión o degradación (Sasaki y Putz, 2009; FRA, 2015). Según el instructivo de Registro de Bosque Nativo de la Dirección General Forestal: *“Se considera superficie forestada toda aquella que tenga una densidad mayor a 200 árboles por hectárea con un cubrimiento de copas del 50%”* (DGF, 2018), es decir un 50% de cobertura boscosa por hectárea. Paralelamente el país aplica la definición de bosques de FAO: *“Tierras que se extienden por más de 0,5 hectáreas dotadas de árboles de una altura superior a 5 metros y una cubierta de dosel superior al 10%, o de árboles capaces de alcanzar esta altura in situ...”*, (FRA, 2015), e incluye en la Ley forestal bajo la categoría de bosque nativo a ecosistemas abiertos de sabana como los bosques parques y palmares (Brazeiro et al., 2020). La capa interinstitucional LCC-2008 incluye una gran superficie de zonas con menos del 25% de cobertura boscosa bajo la categoría “Bosque nativo serrano y de quebrada”. Dichas áreas están principalmente dominadas por pastizales serranos y en menor medida por forestación. En este trabajo, aplicando una metodología de interpretación visual y asignación de parches y posteriormente con la clasificación de píxeles (1 km²) por cobertura boscosa, detectamos que el 12% de los píxeles de BSQ-2015 tienen una cobertura de bosque inferior al 25% y están dominados por pastizales o rocas.

El bosque serrano y de quebrada de nuestro país es un ambiente naturalmente parcheado, que forma un mosaico con la matriz de pastizales y que a su vez puede estar fragmentado por la acción antrópica pasada y reciente (Brussa y Grela, 2007; Gautreau y Lezama, 2009). Nuestro trabajo reafirma la naturaleza parcheada y heterogénea del bosque serrano y de quebrada, donde cerca de la mitad de los píxeles analizados tiene una cobertura inferior al 50% y un 12% tienen menos de 25% de cobertura boscosa. Esto implica que una importante área de este ecosistema designada como bosque, corresponde en realidad a un mosaico de paisaje dominado por ecosistemas abiertos de pastizal interactuando con parches de bosque de distintos tamaños.

Cuantificación de cobertura de bosque serrano y de quebrada

Uno de los aspectos centrales del mapeo de bosque es obtener coberturas con un alto grado de precisión, que permitan el monitoreo temporal de la deforestación y las reservas de carbono en bosques nativos (Asner et al., 2013; Dutrieux et al., 2015; Griffiths et al., 2018).

Esto constituye uno de los grandes desafíos a los que se enfrenta Uruguay para sostener en el tiempo el monitoreo de sus bosques nativos.

En la discusión sobre la cobertura de bosque nativo en el país, observamos que la cobertura BSQ-2015 generada en este estudio, estima una superficie de bosque serrano y de quebrada que es 19% menor respecto a la categoría “Monte nativo serrano y de quebrada” de la capa oficial de usos del suelo LCC-2008. Esto se debió principalmente a la eliminación de áreas de pastizal serrano y menor grado de forestación que la capa anterior incluía. Esta diferencia entre las capas BSQ-2015 y LCC-2008 varían geográficamente cuando se evalúan por ecorregión o departamento. En este sentido, la capa BSQ-2015 estima un 27% menos de cobertura de bosque serrano en la ecorregión Sierras del Este y un 34% más en los suelos basálticos del norte del país. Estas diferencias halladas pueden deberse a dos factores principales: las imágenes utilizadas (Landsat 5 TM vs. Landsat 8) y la metodología empleada para la generación de las coberturas (Cal et al. 2011; Toranza et al., 2019).

La digitalización de polígonos a una alta resolución (0,5 ha) mediante interpretación visual integrando distintas fuentes de información (imágenes Landsat 8 y Google Earth, capa vectorial previa LCC-2008), permitió una delimitación más ajustada de los parches de bosque. Por otra parte, aunque hubo una disminución en la superficie total de bosque serrano y de quebrada mapeada, en el norte y oeste del país la capa BSQ-2015 presenta un aumento de la superficie de este ecosistema, asociado a una mayor inclusión de áreas de bosque de quebrada y de escarpa. Estos ajustes son de vital importancia con miras al monitoreo y la detección de amenazas para este tipo de bosque, en especial en un escenario de acelerados cambios en el uso del suelo (De Sy et al., 2012).

Conclusiones

Hoy existe una discusión importante sobre la extensión y las tendencias de cambio del bosque nativo en Uruguay (Bernardi et al., 2019; MVOTMA-MGAP, 2019), pero sin una evaluación y definición clara de las metodologías y escalas adecuadas para su monitoreo a largo plazo. La naturaleza parcheada del bosque serrano y de quebrada, su estrecha interrelación con ambientes de pastizal y matorral, así como con las plantaciones forestales, dificultan su delimitación precisa. Lo que a su vez puede llevar a errores en la estimación de la cobertura total de bosque nativo a nivel nacional. Asimismo, la falta de coberturas actualizadas por tipo de bosque con alta resolución, son quizá la principal limitante para avanzar en la comprensión de sus patrones espacio/temporales y de los procesos ecológicos que los gobiernan, así como la dinámica de interacción de estos bosques con el pastizal.

La cobertura de bosque serrano y quebrada abarca tanto áreas degradadas en proceso de recuperación, como también áreas de avance del bosque sobre el pastizal. Aunque los productos nacionales de clasificación de cobertura de suelo disponibles al público son valiosos y han sido ampliamente utilizados, en el caso de los ecosistemas de escasa superficie se requiere un enfoque más preciso para poder detectar con certeza los cambios espacio-temporales en su cobertura y función. Este es el caso de la mayoría de los bosques nativos de Uruguay (Betancourt y Brazeiro, 2017) y palmares que se encuentran altamente amenazados (Rivas, 2015; Bortolini, 2018), así como los humedales que tienen alto valor para la biodiversidad y otros ecosistemas críticos que tienen una cobertura < 5% del país.

En cuanto a la delimitación del bosque serrano y de quebrada y del bosque nativo en general entendemos que es necesario tener en cuenta las siguientes recomendaciones:

1. La delimitación del bosque nativo requiere una definición general de bosque, específicamente con el objetivo de determinar su cobertura utilizando imágenes satelitales o sensoramiento remoto. Se recomienda establecer una cobertura boscosa mínima, como por ejemplo 10% de cobertura el dosel en 1 km² como recomienda FAO (FRA, 2015), para lograr distinguir áreas de bosque de otros ecosistemas abiertos como sabanas o pastizales.
2. Considerar definiciones de bosques reconocidas a nivel internacional que permitan su comparación con la cobertura en otros países, especialmente las que abarcan áreas importantes de sabanas y áreas boscosas de baja densidad de árboles (ej. woodlands).

Dados los resultados obtenidos, se considera que la interpretación visual, integrando distintas fuentes de información (imágenes satelitales con distinta resolución, coberturas previas y datos de a campo), es una aproximación valiosa que debe considerarse para la caracterización del bosque serrano y de quebrada en particular y de los distintos tipos de bosque en general en el caso de Uruguay. Paralelamente, el uso de imágenes satelitales disponibles globalmente nos permite realizar comparaciones con otros sistemas boscosos, y en particular con aquellos sistemas que como el bosque serrano y de quebrada de Uruguay conformen mosaicos de paisaje con ecosistemas abiertos como pastizales o sabanas.

Bibliografía

- Achard F, Ebeuchle R, Mayaux P, Stibig H-J, Bodart C, Brink A, Carboni S, Desclée B, Donnay F, Eva HD, Lupi A, Raši R, Seliger R, Simonetti D.** 2014. Determination of tropical forest deforestation rates and related carbon losses from 1990-2010. *Global Change Biology*, 20: 2540-2554.
- Alonso PE, Bassagoda MA.** 2002. Aspectos fitogeográficos y diversidad biológica de las formaciones boscosas del Uruguay. *Ciência & Ambiente*, 24: 35-50.
- Asner GP, Knapp DE, Martin RE, Tupayachi R, Anderson CB, Mascaro J, Sinca F, Chadwick KD, Higgins M, Farfan W, Llactayo W, Silman MR.** 2014. Targeted carbon conservation at national scales with high-resolution monitoring. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 10: E2016-E5022.
- Baeza S, Baldassini P, Bagnato C, Pinto P, Paruelo JM.** 2014. Caracterización del uso/cobertura del suelo en Uruguay a partir de series temporales de imágenes MODIS. *Agrociencia Uruguay*, 18(2): 95-105.
- Baeza S, Paruelo JM, Altesor A.** 2006. Caracterización funcional de la vegetación del Uruguay mediante el uso de sensores remotos. *Interciencia*, 31(5): 382-388.
- Betancourt A, Brazeiro A.** 2017. Clasificación, mapeo y caracterización general de los bosques de Uruguay. En: Brazeiro A. [Eds.]. Seminario Recientes avances en investigación para la gestión y conservación del bosque nativo de Uruguay. Libro de Resúmenes. Facultad de Ciencias/MGAP/BMEL.
- Bernardi RE, Buddeberg M, Arim M, Holmgren M.** 2019. Forests expand as livestock pressure declines in subtropical South America. *Ecology & Society*, 24(2): 19.
- Bojanowski J, Kowalik W, Bochenek Z.** 2009. Noise reduction of NDVI time-series: a robust method based on Savitzky-Golay filter. *Roczniki Geomatyki*, 7(2), pp.13-21.
- Bond WJ.** 2019. Open Ecosystems: ecology and evolution beyond the forest edge. Oxford University Press, Oxford, UK. 177pp.
- Bond E.J., Keeley J.E.** 2005. Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 387-394.
- Bortolini SV.** 2018. Distribución, abundancia y estado de conservación de la palmera *Butia yatay* en Uruguay: Efectos de las actividades agroforestales y del cambio en el uso del suelo. [Tesis de Maestría] Montevideo: Universidad de la República. 71p.
- Brazeiro A, Panario D, Soutullo A, Gutierrez O, Segura A, Mai P.** 2015. Identificación y delimitación de eco-regiones de Uruguay. En: Brazeiro A. [Ed.]. Eco-Regiones de Uruguay: Biodiversidad, presiones y conservación. Aportes a la Estrategia Nacional de Biodiversidad. Montevideo: Facultad de Ciencias, CIEDUR, VS-Uruguay, SZU. pp. 46-59.
- Brazeiro A.** 2014. Los bosques de Uruguay y sus servicios ecosistémicos. En: Caballero N. [Ed.]. Memoria de los Foros Técnicos sobre servicios ecosistémicos en Uruguay / IICA. Montevideo: IICA. pp. 19-23.
- Brussa C, Grela I.** 2007. Flora arbórea del Uruguay, con énfasis en especies de Rivera y Tacuarembó. Rivera, COFUSA, 544pp.
- Cal A, Álvarez A, Petraglia C, Dell' Aqua M, López N, Fernandez VM.** 2011. Mapa de Cobertura del Suelo de Uruguay = Land Cover Classification System. Montevideo: Mosca. 52p.
- Ceroni M, Achkar M, Gazzano I, Burgueño J.** 2015. Estudio del NDVI mediante análisis multiescalar y series temporales utilizando imágenes SPOT, durante el período 1998-2012 en el Uruguay. *Revista de Teledetección*, 43: 31-42.
- Coetsee C, Bond WJ, February EC.** 2010. Frequent fire affects soil nitrogen and carbon in an African savanna by changing woody cover. *Oecologia*, 162: 1027-1034.
- De Sy V, Herold M, Achard F, Asner GP, Held A, Kellndorfer J, Verbesselt J.** 2012. Synergies of multiple remote sensing data sources for REDD+ monitoring. *Current opinion in environmental sustainability*, 4: 696-706.

- DGF.** 2019. Resultados del Inventario Nacional Forestal de Bosque Nativo. Etapas 2009-2016. MGAP, Montevideo. 43pp [En línea]. Consultado 15 junio 2020. Disponible en: <https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/comunicacion/publicaciones/resultados-del-inventario-nacional-forestal-bosque-nativo>.
- DGF.** 2018. Formulario e Instructivo Para La Presentación De La Solicitud De Registro De Bosque Nativo. Montevideo [En línea]. Consultado 15 junio 2015. Disponible en: <http://www.mgap.gub.uy/sites/default/files/multimedia/instructivoregistratonativo.pdf>
- Dutrieux LP, Verbesselt J, Kooistra L, Herold M.** 2015. Monitoring forest cover loss using multiple data streams, a case study of a tropical dry forest in Bolivia. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 107: 112-125.
- Díaz I, Achkar M.** 2010. Estimación de superficie de monte nativo en el Litoral Norte de Uruguay mediante la utilización de imágenes satelitales LANDSAT 5TM para los años 2001-2009. Montevideo: Informe de Actividad, Proyecto Monte Nativo – CIEDUR.
- 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.** 2020. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2020. Principales resultados. FAO, Roma, Italia. 12pp.
- FAO.** 2016. Map Accuracy Assessment and Area Estimation: A Practical Guide. National forest monitoring assessment working paper No.46/E. FAO, Roma, [En línea]. Consultado 10 marzo 2018. Disponible en: <http://www.fao.org/3/a-i5601e.pdf>
- FAO.** 2013. National Forest Monitoring Systems: Monitoring and Measurement, Reporting and Verification (M & MRV) in the context of REDD+ Activities. FAO, Roma, [En línea]. Consultado 10 agosto 2018. Disponible en: <http://www.fao.org/3/a-bc395e.pdf>
- FRA.** 2015. FRA 2015 – Términos y definiciones. Documento de Trabajo de la Evaluación de los Recursos Forestales No. 180. FAO, Roma, Italia. 32 pp.
- Gaughan AE, Holdo RM, Anderson TM.** 2013. Using short-term MODIS time-series to quantify tree cover in a highly heterogeneous African savanna. *International Journal of Remote Sensing* 34: 6865-6882.
- Gautreau P.** 2010. Rethinking the dynamics of woody vegetation in Uruguayan campos, 1800–2000. *Journal of Historical Geography*, 36: 194-205.
- Gautreau P, Lezama F.** 2009. Clasificación florística de los bosques y arbustales de las sierras del Uruguay. *Ecología Austral*, 19: 81-92.
- Giri C, Long J.** 2014. Land-cover characterization and mapping of South America for the year 2010 using Landsat 30 m satellite data. *Remote Sensing*, 6: 9494-9510.
- Griffiths P, Jakimow B, Hostert P.** 2018. Reconstructing long term annual deforestation dynamics in Pará and Mato Grosso using the Landsat archive. *Remote Sensing of Environment*, 216: 497-513.
- Guido A, Diaz-Varela R, Baldassini P, Paruelo J.** 2014. Spatial and Temporal Variability in Aboveground Net Primary Production of Uruguayan Grasslands. *Rangeland Ecology & Management*, 67: 30-38.
- Hansen MC, Potapov PV, Moore R, Hancher M, Turubanova SA, Tyukavina A, Thau D, Stehman SV, Goetz SJ, Loveland TR, Kommareddy A, Egorov A, Chini L, Justice CO, Townshend JRG.** 2013. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science*, 342: 850 – 853.
- Henry M, Réjou-Méchain M, Cifuentes Jara M, Wayson C, Piotto D, et. al.** 2015. An overview of existing and promising technologies for national forest monitoring. *Annals of Forest Science*, 72: 779–788.

- Holdo RM, Mack MC, Arnold SG.** 2012. Tree canopies explain fire effects on soil nitrogen phosphorus and carbon in a savanna ecosystem. *Journal of Vegetation Science*, 23: 352–360.
- Jennings SB, Brown ND, Sheil D.** 1999. Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry*, 72(1): 59–74.
- Joppa LN, Loarie SR, Pimm SL.** 2008. On the protection of “protected areas”. *Proceeding of the National Academy of Sciences*, 105: 6673–6678.
- Joshi C, De Leeuw J, Skidmore AK, van Duren IC, van Oosten H.** 2006. Remotely sensed estimation of forest canopy density: A comparison of the performance of four methods. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 8: 84–95.
- Korhonen L, Korhonen KT, Rautainen M, Stenberg P.** 2006. Estimation of forest canopy cover: a comparison of field measurement techniques. *Silva Fennica*, 40(4): 577–588.
- Lefsky MA, Cohen WB, Spies TA.** 2001. An evaluation of alternate remote sensing products for forest inventory, monitoring and mapping of Douglas-fir forest in western Oregon. *Canadian Journal of Forest Research*, 31: 78–87.
- Lezama F, Baeza S, Altesor A, Cesa A, Chaneton EJ, Paruelo JM.** 2014. Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *Journal of Vegetation Science*, 25: 8–21.
- Lucas C, Ceroni M, Baeza S, Muñoz AA, Brazeiro A.** 2017. Sensitivity of subtropical forest and savanna productivity to climate variability in South America, Uruguay. *Journal of Vegetation Science*, 28: 192–205.
- Malhi Y, Meir P, Brown S.** 2002. Forests, carbon and global climate. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 360(1797), pp.1567–1591.
- McDowell NG, Coops NC, Beck PSA, Chambers JQ, Gangodagamage C et al.** 2015. Global satellite monitoring of climate-induced vegetation disturbances. *Trends in Plant Science*, 20: 114–123.
- MGAP – MVOTMA.** 2019. Metodología y resultados de la validación del mapa de cobertura de bosque nativo de Uruguay para el año 2016 con imágenes Landsat 8. Riaño, M.E., Bernardi, L., Boccardo, A., Miguel, C., Olivera, J., Penengo, C. y Rama, G. Proyecto REDD+ Uruguay. Montevideo, Uruguay, págs. 1–14.
- Millennium Ecosystem Assessment.** 2005. Ecosystem and human well-being: Synthesis. Washington: Millennium Ecosystem Assessment, Island Press. 137p.
- Mori SA, Lertzman KP, Gustafsson L.** 2016. Biodiversity and ecosystem services in forest ecosystems: a research agenda for applied forest ecology. *Journal of Applied Ecology*, 54: 12–27.
- MVOTMA.** 2016. Estrategia Nacional para la Conservación y Uso Sostenible de la Diversidad Biológica del Uruguay 2016–2020. MOVOTMA, Montevideo, Uruguay. 58 pp.
- Ozanne CMP, Anhuof D, Boulter SL, Keller M, Kitching RL, Korner C, Meinzer FC, Mitchell AW, Nakashizuka T, Silva Dias PL, Stork NE, Wright SJ, Yoshimura M.** 2003. Biodiversity meets the atmosphere: A global view of forest canopies. *Science*, 301: 183–186.
- Paruelo JM, Piñeiro G, Baldi G, Baeza S, Lezama F, Altesor A, Oesterheld M.** 2010. Carbon stocks and fluxes in rangelands of the Rio de la Plata Basin. *Rangeland Ecology & Management*, 63: 94–108.
- Sasaki N, Putz FE.** 2009. Critical need for new definitions of “forest” and “forest degradation” in global climate change agreements. *Conservation Letters*, 2(5), pp.226–232.
- Tiscornia G, Achkar M, Brazeiro A.** 2014. Efectos de la intensificación agrícola sobre la estructura y diversidad del paisaje en la región sojera de Uruguay. *Ecología Austral*, 24: 212–219.

- van Nes EH, Staal A, Hanston S, Holmgren M, Pueyo S, Bernardi RE, Flores BM, Xu C Scheffer M.** 2018. Fire forbids fifty-fifty forest. *PLoS ONE*, 13(1): e0191027. <https://doi.org/10.1371/journal>.
- Vassallo MM, Diegues HD, Garbulsky, MF, Jobbagy EG, Paruelo J.** 2013. Grassland afforestation impact on primary productivity: a remote sensing approach. *Applied Vegetation Science*, 16: 390-403.
- Wedeux BMM, Coomes DA.** 2015. Landscape-scale change in forest canopy structure across a partially logged tropical peat swamp. *Biogeosciences*, 12: 6707-6719.
- World Bank.** 2008. Forests Sourcebook: Practical Guidance for Sustaining Forests in Development Cooperation. The International Bank for Reconstruction and Development / The World Bank, Washington, DC.

CAPÍTULO 2

DETERMINANTES AMBIENTALES DE LA PRESENCIA Y COBERTURA DEL BOSQUE SERRANO Y DE QUEBRADA EN URUGUAY

Introducción

Avanzar en la comprensión de los mecanismos que subyacen a los patrones de distribución y cobertura arbórea, además de ser una de las preguntas clásicas de la ecología, es esencial para un manejo adecuado de los ecosistemas de bosque en el contexto actual de cambio global (Peñuelas et al., 2017; Trumbore et al., 2015). Los bosques han tenido una gran influencia en la diversificación de especies y son los ecosistemas terrestres más biodiversos (Joppa et al., 2008). Asimismo, proveen a las sociedades humanas una gran cantidad de servicios ecosistémicos como: regulación (clima, de inundaciones, control de plagas); provisión (madera, fibras, recursos genéticos; agua); soporte (hábitat de fauna y flora, producción primaria) y estético-espirituales (e.g. zonas de recreación) (Fisher et al., 2009; Watson et al., 2018).

El clima es uno de los principales determinantes de la presencia y cobertura arbórea a nivel mundial (Sugden et al., 2008) y a su vez los bosques juegan un rol central en la regulación del clima y el secuestro de CO₂ (Canadell and Raupach, 2008; Townsend et al., 2011). En este sentido, la precipitación y su variabilidad ha sido identificada como uno de los principales factores reguladores de la cobertura arbórea en distintos continentes (Aleman et al., 2017; Hirota et al., 2011; Holmgren et al., 2013; Webb et al., 2005), interactuando con otros factores ambientales como la topografía, las características del suelo y las perturbaciones (Aleman et al., 2017; Crowthe et al., 2015; McNelly et al., 2021). Asimismo, se ha señalado la existencia de tres estados alternativos de cobertura arbórea en regiones tropicales y subtropicales, bosques, sabanas y pastizales, que se darán con mayor o menor probabilidad en función de la precipitación anual (Hirota et al., 2011). Sin embargo, este patrón de determinación climática de la cobertura arbórea no es universal, habiendo diferencias entre distintas regiones (Favier et al., 2012). Esto es particularmente visible en zonas tropicales y subtropicales dominadas por ecosistemas abiertos de sabanas o pastizales, donde el nivel de precipitación es lo suficientemente alto -1000-1500 mm anuales- como para sostener ecosistemas boscosos (Hirota, 2011; Bond, 2019).

Algunos trabajos han planteado que el clima establece límites inferiores y superiores, pero que son otros factores los que determinan la cobertura real de árboles (Favier et al., 2004; Sankaran et al., 2008). Se han planteado distintos mecanismos para explicar la baja cobertura arbórea en zonas de alta precipitación. Por ejemplo, en las sabanas de Texas se observó que la relación entre la precipitación anual y la cobertura arbórea tiene forma sigmoideal, con una gran limitación de la cobertura a bajas precipitaciones (<500 mm), un aumento hasta los 650 mm anuales, y luego una estabilización de la cobertura arbórea con un desacople de la precipitación

(Yang et al., 2016). Los autores plantean un rol de la textura del suelo como factor regulador de la cobertura arbórea (Yang et al., 2016), lo que había sido señalado previamente para sabanas en África (Skarpe, 1992). Por otra parte, en las últimas décadas se ha avanzado en investigar el efecto del fuego y/o la herbivoría en interacción con la vegetación herbácea como las causas de la baja cobertura boscosa en ecosistemas abiertos tropicales y subtropicales de distintas regiones del mundo (Staver, 2011; van Nes, 2018; Bernardi et al., 2016a; Pausas y Bond, 2019).

La topografía también ha sido identificada como un factor explicativo de la cobertura arbórea en distintas regiones. Un estudio reciente muestra que la cobertura en el Este de China está explicada principalmente por la evapotranspiración real y la pendiente del relieve (Nüchel et al., 2019). Otro estudio en un paisaje de mosaico en los Ghats occidentales en India, evaluó el rol de los determinantes topográficos y bioclimáticos sobre la presencia de bosques y praderas, encontrando que la altitud fue el principal predictor (Das et al., 2015).

Paralelamente, existen numerosas evidencias de que el cambio climático ha generado alteraciones a distintos niveles, incluyendo ecosistemas y biomas. El calentamiento global ha provocado corrimientos de los ecosistemas forestales hacia latitudes y altitudes mayores (Cazzolla Gatti et al., 2019; Sittaro et al., 2017), así como retracciones (Mátyás, 2010; Peñuelas and Boada, 2003) y expansiones (Fisichelli et al., 2014). Por otra parte, los bosques han sufrido un gran impacto por el cambio en el uso y cobertura del suelo (CUCS), principal componente del cambio global (Henders et al., 2015; Sala et al., 2000). En los primeros años del siglo XXI la deforestación provocó la pérdida de 2,3 millones de km² de bosque en el mundo (Hansen et al., 2013). Dichas pérdidas, en gran medida de origen antrópico, están ligadas en un 27% a la producción de commodities, 26% a silvicultura, 24% a la agricultura rotativa y 23% a incendios forestales (Curtis et al., 2018). Adicionalmente, los componentes del cambio global actúan de forma sinérgica y las respuestas de los ecosistemas al cambio climático se dan en un contexto de CUCS, lo que representa un doble riesgo (Le Page et al., 2017; Zak et al., 2008).

Los bosques de los Campos en la región los Pastizales del Río de La Plata (Soriano et al., 1991), ubicados en la transición entre el Bosque Atlántico y la Pampa, han sido poco estudiados. La precipitación media de esta región es superior a los 1300 mm anuales, sin embargo, la vegetación dominante son los pastizales, con una cobertura arbórea muy baja (Overbeck et al., 2007). Los bosques y sabanas se desarrollan de forma parcheada en el paisaje, y suelen asociarse a condiciones particulares como cursos de agua, sierras y quebradas, o a cierto tipo de suelos (Brazeiro et al., 2020; Brussa and Grela, 2007). Prácticamente no hay estudios que analicen la presencia de bosques y sus determinantes ambientales en los Campos. Recientemente Bernardi et al. (2016a) evaluaron el rol de distintos factores ambientales y

perturbaciones sobre la cobertura boscosa en el Sudeste de Sudamérica y en la región de los Campos. A mayor escala, tanto en el sureste como en la zona subtropical de Sudamérica, la cobertura de los bosques se asoció a la precipitación media anual y fue afectada por las perturbaciones como la ocurrencia de fuego y la densidad de ganado (Bernardi et al., 2016a). Sin embargo, a una escala menor en la región de los Campos, dichas asociaciones no se evidenciaron, siendo la distancia a los ríos el determinante de la cobertura boscosa (Bernardi et al., 2016a). Esta falta de conocimiento sobre los ecosistemas boscosos y los procesos que los gobiernan dificulta la evaluación de su estatus de conservación (UICN, 2016) y plantea un enorme desafío para su gestión en un contexto de gran CUCS en la región (Baeza et al., 2014; Brazeiro et al. 2020a; De Faccio-Carvalho et al., 2021).

Uruguay está totalmente incluido en la región de los Campos y los bosques ocupan unas 835.349 ha, lo que representa menos del 5% del territorio (DGF, 2018). Los mismos cumplen un rol fundamental brindando diversos servicios ecosistémicos (Brazeiro, 2014). Entre ellos se destaca que son el hábitat principal de varios grupos de plantas y la mayoría de los vertebrados terrestres del país (Brazeiro et al., 2014; Brussa and Grela, 2007) y su elevada productividad primaria (Lucas et al., 2017). Asimismo, los bosques cumplen un rol fundamental al evitar la erosión costera y mantienen la calidad del agua a través de la protección de las cabeceras de cuencas (Brazeiro, 2014). También brindan una serie de bienes de consumo, principalmente leña (DGF, 2018) y otros productos forestales no maderables (Castiñeira et al., 2018). Finalmente, cabe mencionar que la mayoría de los bosques están integrados al ciclo de producción ganadera, brindando sombra, abrigo, así como forraje en los momentos de sequía (Bernardi et al., 2016b; Etchebarne and Brazeiro, 2014).

En los últimos 50 años el país ha tenido un leve aumento de la superficie de bosques, que se concentró principalmente en las áreas serranas y costeras del Este de Uruguay (Bernardi et al., 2019). Este resultado va en línea con lo observado en estudios de campo en Uruguay (Brazeiro et al., 2018) y en bosques del sur de Brasil (Oliveira et al., 2017). Esta expansión de los bosques, podría ser producto del aumento de la precipitación y la temperatura en la región (Anadon et al., 2014; Salazar et al., 2007), asociada a una disminución de la carga ganadera en las últimas décadas (Bernardi et al., 2019). Ante este panorama, entender como los factores ambientales se vinculan con el patrón de presencia y cobertura de los bosques es fundamental.

Asociado a los antecedentes expuestos, este capítulo busca entender ¿Cuál es el rol de los factores ambientales en la distribución geográfica del bosque serrano y de quebrada en Uruguay? y ¿Cómo se relaciona espacialmente la distribución del bosque serrano y de quebrada con los usos actuales del suelo? Dado que el bosque serrano y de quebrada se asocia a ambientes

con características topográficas particulares (serranías y quebradas), y que los mismos están estrechamente vinculados a los bosques paranaenses del sur de Brasil, adaptados a un clima subtropical, en este capítulo planteamos la hipótesis de que la distribución del bosque serrano estará en gran medida determinada por factores climáticos y topográficos. En relación a esta hipótesis se predice que (1) Factores topográficos como la pendiente y altitud se asociarán positivamente con la presencia y cobertura del bosque serrano y de quebrada en Uruguay y (2) las condiciones climáticas de mayor precipitación y temperatura incrementarán la presencia y cobertura del bosque serrano y de quebrada. Los objetivos de este capítulo son entender los determinantes ambientales de la presencia y cobertura del bosque serrano de Uruguay y explorar el uso y cobertura del suelo actual y potencial (suelos de prioridad forestal) sobre la distribución observada y potencial de este ecosistema.

Metodología

Área de estudio

Uruguay, ubicado (30°05'08" - 34°58'27" S; 53°10'58" - 58°26'01" O) en el sureste de América del Sur, tiene una superficie continental de 176.215 km². El clima es templado (Cfa, *sensu* Köppen-Geiger), con una temperatura media anual que oscila entre 16 y 20 °C y una media precipitación anual entre 1100 y 1400 mm al año. La temperatura es fuertemente estacional, mientras que la lluvia se distribuye de forma relativamente uniforme durante el año, pero con alta variabilidad interanual (INUMET: www.inumet.gub.uy). El país está principalmente cubierto de pastizales con escasas áreas de bosques y sabanas naturales, lagunas y humedales, así como una importante superficie que ha sido modificada para cultivos agrícolas y forestales (Baeza et al., 2014). Los principales usos del suelo son la ganadería, cultivos y plantaciones forestales exóticas que ocurren en aproximadamente el 90% del territorio (MGAP, 2016). La ganadería para carne y leche producida en los pastizales naturales y semi-naturales es la principal actividad productiva, y la soja, trigo, arroz, cebada, girasol y maíz los principales cultivos anuales (MGAP, 2016). En cuanto a la silvicultura, las principales especies utilizadas son de los géneros *Eucalyptus* (*E. globulus* y *E. grandis*) y *Pinus* (*P. ellottii*, *P. taeda* y *P. pinaster*) (Petraglia and Dell'Acqua, 2006). Se han descrito siete ecorregiones naturales en Uruguay de acuerdo a su: geomorfología, suelos, fisiografía y biota (Brazero, 2015).

Presencia y cobertura actual del bosque serrano

Los datos de presencia y cobertura del bosque serrano se obtuvieron a partir de la capa generada en el capítulo 1 de esta tesis (Fig. 1.1). La capa de bosques fue intersectada con una

grilla que cubre toda la superficie terrestre de Uruguay cuyas celdas son de 1 km². La presencia de bosque corresponde a su presencia en una celda y la cobertura al área cubierta por bosque en una celda.

Este trabajo aborda el estudio del bosque serrano y de quebrada que se distribuye en el este y noreste de Uruguay, principalmente (94%) en tres ecorregiones: Sierras del Este, Cuesta Basáltica y Cuenca Sedimentaria Gondwánica, que contienen el 71%, 17% y 6% de la superficie del bosque respectivamente (Toranza et al., 2019). Estas tres ecorregiones abarcan 100.645 km², es decir un poco más de la mitad de la superficie del país. La clasificación de bosques de Uruguay presentada por Brazeiro et al. (2020b), plantea las siguientes categorías para esta formación: bosque serrano rupícola (arenisca, cristalino y basalto) y bosque de quebrada, ambas contenidas enteramente en las ecorregiones mencionadas anteriormente. Solo el 4% de la formación que no se encuentra comprendido en estas ecorregiones, y corresponde a lo que Brazeiro et al. (2020b) clasificaron como bosque de escarpa y bosque de mar de piedra. Incluso desde el punto de vista florístico, el bosque serrano rupícola y de quebrada presentan una distancia importante con esas formaciones del oeste y suroeste de Uruguay (ver capítulo 4). Por lo tanto, con el fin de acotar el área ambiental de calibración del modelo a la zona principal presencia del bosque, y a la vez reducir sustancialmente la cantidad de ceros para generar un modelo explicativo más robusto, la modelación se realizó en base a la presencia observada de bosque serrano y de quebrada en las 3 ecorregiones donde se distribuye principalmente (Fig. 2.1), y luego fue proyectada a todo Uruguay.

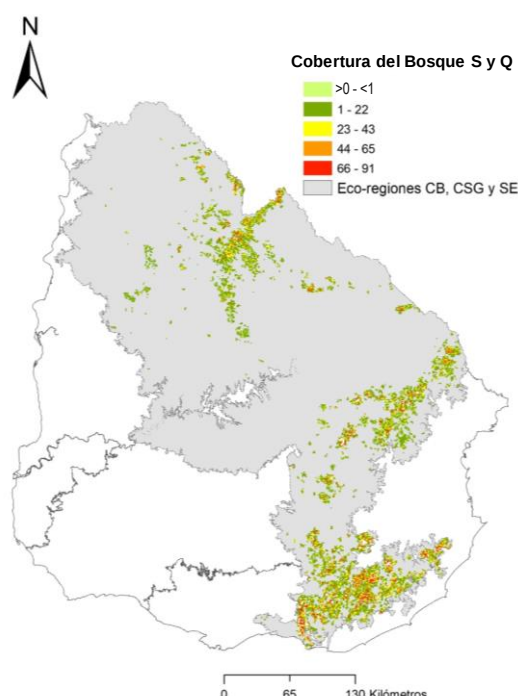


Figura 2.1. Mapa mostrando la presencia y cobertura (1 km²) del bosque serrano y de quebrada en las tres ecorregiones dónde se distribuye principalmente: Cuesta Basáltica (CB), Cuenca Sedimentaria Gondwánica (CSG) y las Sierras del Este (SE).

Información ambiental

Para modelar la relación entre la presencia y cobertura del bosque serrano con las variables ambientales, se cruzó la información ambiental con la grilla de 1 km² de resolución con la que se había intersectado previamente la presencia y cobertura de bosque. En esta base se compiló información climática, topográfica, edáfica y geomorfológica proveniente de distintas fuentes (Tabla 2.1). Aquí cabe mencionar que las variables ambientales fueron subdivididas en dos grupos: (1) no climáticas y (2) climáticas, respondiendo a las distintas hipótesis explicativas de la presencia y cobertura de bosques. La colinealidad fue analizada contemplando estos dos grupos de forma independiente.

Modelación de la presencia y cobertura del bosque serrano y de quebrada

Para evitar la inclusión de variables altamente colineales en los modelos, se realizó una exploración de correlaciones pareadas entre variables y estimaciones de factores de inflación de varianza (VIF). Para esto, las variables se agruparon como ambientales no climáticas y climáticas y luego fueron evaluadas en conjunto. Finalmente se retuvo un grupo de variables que presentaron un $r^2 < 0,70$ y un $VIF < 2$ (Dormann et al. 2013). El criterio para la selección de

variables altamente correlacionadas se basó por un lado en su relevancia e interpretabilidad ecológica y por otro en la exploración de la importancia explicativa de las variables. Para ello se aplicaron técnicas de boosted regression trees – BRT- para evaluar su relación con las variables de respuesta y para explorar la presencia de posibles interacciones entre los predictores (Dimitrakopoulos et al., 2017; Elith et al., 2008; Mayr et al., 2012). Los BRT son ampliamente utilizados por la sólida evidencia de su efectividad en encontrar y clasificar variables por su importancia explicativa, brindando un insumo robusto para la selección de variables e identificación de interacciones importantes (Brummer et al., 2016; Tukiainen et al., 2016).

En la actualidad se aplican múltiples técnicas para modelar la distribución de los ecosistemas y entender los factores que la determinan. En las últimas décadas se ha dado un aumento en la sofisticación de los modelos estadísticos utilizados en ecología, impulsados por el avance tanto de la estadística como la capacidad informática (Dormann et al., 2018; Griffith and Peres-Neto, 2006). Las técnicas de regresión múltiple y aquellas derivadas de estas (ej: GLM y GAM), que buscan generalizarlas relajando las asunciones de normalidad y homocedasticidad, son las más utilizadas en la modelación de fenómenos ecológicos (Guisan et al., 2002).

Para relacionar la presencia y cobertura de bosque con los predictores, se utilizaron modelos aditivos generalizados (GAM) que son una de las técnicas más utilizadas actualmente (Pedersen et al., 2019). Los GAM son una extensión no paramétrica de los modelos lineales generalizados, que aplican suavizadores –smoothers- no paramétricos a cada predictor y calculan aditivamente el componente de la respuesta (Nogués-Bravo and Araújo, 2006). Una de las ventajas de los GAM es que no hacen suposiciones *a priori* de la forma de la relación entre la variable de respuesta y los predictores. Los GAM se expresan según la siguiente función genérica:

$$g(E(Y)) = \alpha + s_1(X_{1i}) + s_2(X_{2i}) + \dots + s_p(X_{pi})$$

Donde g es la función de enlace que relaciona el predictor lineal con el valor esperado de la variable de respuesta Y , X_{ip} es un predictor y s_p es una función de suavizado.

En este trabajo, para entender la relación de los predictores ambientales con la distribución y la cobertura del bosque serrano y de quebrada, se aplicaron GAM, implementándolos con el paquete “mgcv” de R (Wood, 2018), para tener una mayor flexibilidad al modelar relaciones no lineales con las variables ambientales. Para evitar el sobreajuste en la modelación y asegurar que la función de suavizado de cuenta de máximos, mínimos y/o puntos de inflexión, se fijó en 4 el número máximo de nudos del GAM, equivalente a un polinomio de

tercer grado. La distribución, basada en datos de presencia/ausencia de bosque, se modeló aplicando la función de enlace “logit”, para casos de distribución binomial del error mientras que, en el modelo de la cobertura se utilizó la función de enlace “logit” para datos con distribución beta, más adecuada para modelar datos de proporciones (Cribari-Neto and Zeileis, 2010).

El ajuste de los modelos fue evaluado a través del R^2_{ajustado} y la Devianza explicada. Los modelos fueron comparados entre sí mediante el criterio de información de Akaike (AIC por su sigla en inglés). El AIC es una medida de la bondad de ajuste de un modelo estadístico, en la cual se da peso tanto a la capacidad explicativa del modelo como a la cantidad de variables incorporadas al mismo (Johnson and Omland, 2004). La autocorrelación espacial de los residuos fue explorada en los modelos mediante semivariogramas y correlogramas, utilizando el Índice de Morán (Legendre, 1993).

Tabla 3.1. Variables ambientales compiladas a escala de celda (1 km²), distinguiendo entre no climáticas y climáticas, que fueron utilizadas en los análisis de la presencia y cobertura del bosque serrano y de quebrada. Las mismas están discriminadas por categoría (discreta o continua) y se indica la fuente de donde fueron extraídas.

Variables ambientales	Definición	Categoría	Fuente
No climáticas			
Geoformas	Geoforma dominante en la celda	Discreta	Panario (1988)
Unidades geológicas	Unidad geológica dominante en la celda	Discreta	Preciozzi et al. (1985)
Suelos	Suelo dominante en la celda	Discreta	FAO (2010)
H _{suelos} / R _{suelos}	Diversidad y variedad de suelos	Continua	Altamirano <i>et al.</i> (1976)
Alt _{med} , Alt _{máx} , Alt _{var} , R _{alt}	Altitud media, máxima, rango y varianza	Continua	IDE / MTOP
Pend _{med} , Pend _{máx} , R _{pend}	Pendiente media, máxima y rango	Continua	DEM/
Textura	Textura media en la celda (liviana, media y pesada)	Continua	Proyecto PPR (Panario 2015)
Rocosidad	Rocosidad máx. y med. en la celda (baja, media y alta)	Continua	Proyecto PPR (Panario 2015)
Profundidad	Profundidad med. en la celda (sup., medio y prof.)	Continua	Proyecto PPR (Panario 2015)
Índice CONEAT	Promedio del índice CONEAT en la celda	Continua	RENARE/MGAP (2017-2018)
Densidad de Ríos	Largo de ríos (km)/ área de la celda (km ²)	Continua	OAN
Climáticas			
T media	Temperatura media anual	Continua	INUMET
T cálido	Temperatura del mes más cálido (enero)	Continua	INUMET
T frío	Temperatura del mes más frío (julio)	Continua	INUMET
T hum.	Temperatura del mes más húmedo (abril)	Continua	INUMET
T trim. cal.	Temperatura del trimestre cálido (enero, febrero y marzo)	Continua	INUMET
T trim. frío	Temperatura del trimestre frío (junio, julio, agosto)	Continua	INUMET
Isotermalidad	Isotermalidad (RangoDi/RangoR)*100	Continua	INUMET
RangoT	Rango de temperatura anual	Continua	INUMET
Variables	Definición	Categoría	Fuente

RangoDi	Rango diurno media mensual (Tmáx – Tmin)	Continua	INUMET
P anual	Precipitación media anual	Continua	INUMET
P húmedo	Precipitación del mes más húmedo (abril)	Continua	INUMET
P trim. cálido	Precipitación media (ene-feb-mar)	Continua	INUMET
P. trim. húmedo	Precipitación del trimestre húmedo (abril, mayo y junio)	Continua	INUMET
P trim. frío	Precipitación trimestre frío (junio-julio-agosto)	Continua	INUMET

Una vez identificado el mejor modelo explicativo, se generó una proyección de la distribución potencial del bosque utilizando el paquete “sdm” de R. SDM permite implementar modelos de distribución de especies y hábitats con gran flexibilidad, pudiendo utilizar uno o varios métodos de modelación (Naimi and Bastos-Araújo, 2016). Asimismo, este paquete devuelve como parte de los resultados una capa ráster con la proyección del modelo o modelos implementados y sus errores, lo que permite asimismo trabajar las proyecciones en un sistema de información geográfica (Naimi and Bastos-Araújo, 2016).

Para espacializar y validar el GAM explicativo, se realizaron 50 corridas en SDM y se proyectó la distribución potencial de bosque serrano. Para ello se utilizaron las variables ambientales previamente identificadas en el modelo explicativo. Para la validación del modelo los datos de presencia/ausencia de bosque fueron divididos en conjuntos aleatorios con 70% de los datos para entrenamiento y 30% para prueba, y posteriormente se aplicó validación cruzada. La precisión del modelo obtenido fue evaluada mediante el AUC (“Area Under the Curve”) de la Curva ROC (“Receiver Operating Characteristic”). Adicionalmente se utilizaron otros estimadores de la precisión del modelo como: COR (“Point Biserial Correlation”) y TSS (“True Skill Statistics”) (Elith et al., 2006; Shabani et al., 2018). Para el cálculo de este último se aplicó el umbral por defecto de sdm: “maximum sensitivity plus specificity”, que maximiza este indicador.

Finalmente, la distribución potencial del bosque serrano y de quebrada fue exportada de R y comparada con la distribución observada en ArcGis 10. En las zonas en las que se proyecta la distribución potencial del bosque (probabilidad $\leq 0,5$), pero no está en la actualidad, se evaluó el uso del suelo (DINOT, 2015) y el grado de superposición con los suelos de prioridad forestal.

Resultados

Modelos explicativos de presencia y cobertura del bosque serrano y de quebrada

Se encontró una importante colinealidad entre las variables ambientales compiladas en la base ambiental (Fig. 1-Anexo I); por lo que luego de los análisis se seleccionó un conjunto de 13 variables ambientales independientes para la modelación (Fig. 1d-Anexo I). El análisis con BRT no detectó la existencia de interacciones relevantes entre las variables ambientales que se vinculen con las variables de respuesta.

La presencia y cobertura del bosque serrano y de quebrada de Uruguay se asociaron con factores climáticos y ambientales vinculados a la variación de la temperatura, precipitación, topografía y condiciones edáficas (Tabla 2.2). En este sentido, el mejor modelo GAM explicó un 49,4% de la devianza y el R^2 ajustado fue de 0,46 en el caso de la presencia del bosque,

mientras que en el caso de la cobertura el modelo explicó el 54,2% de la devianza y el R^2 ajustado fue de 0,18 (Tabla 2.2).

El efecto de las variables ambientales sobre la presencia del bosque se presenta en la Figura (2.2). La variable que determinó en mayor grado la presencia del bosque serrano y de quebrada fue la pendiente, habiendo un efecto positivo de la misma sobre la presencia del bosque (Fig. 2.2 y Fig. 2-Anexo 1). También se detectó un efecto positivo de la altitud media de la celda (Tabla 2.2). De las variables climáticas, el rango anual de temperatura fue la variable que más fuertemente se asoció con la presencia y cobertura de bosque serrano, observándose una relación negativa con esta variable (Fig. 2.2 y Tabla 2.2). Se encontró una clara relación positiva entre la presencia de bosque y la precipitación anual media (Fig. 2.2) y una relación no lineal con la precipitación de los meses fríos (junio, julio y agosto) (Fig. 2.2). Finalmente, se detectó un efecto edáfico, habiendo un aumento de la presencia de bosque con el aumento de la rocosidad y una clara disminución en los suelos de textura pesada (Fig. 2.2).

Los residuos del GAM de distribución fueron normales (Fig. 3a-Anexo I) y no presentaron dependencia espacial (Fig. 3b-Anexo I), por lo que no fue necesario el uso de estadística espacial.

Tabla 2.2. Resultado de los modelos: GLM y GAM aplicados para evaluar la relación entre la presencia y cobertura de bosque serrano y de quebrada y las variables ambientales. Se indica el grado de significancia de los suavizadores y su D.E (desviación estándar). Se presenta el coeficiente de determinación ajustado (R^2_{aj}) y el porcentaje de la devianza explicado por los modelos GAM. RangoT: rango anual de temperatura, P. anual: precipitación anual media, P trim. frío: temperatura del trimestre frío (junio, julio y agosto), Pend_{med}: pendiente media en la celda, Text_{med}: textura media en la celda, Alt_{med}: altitud media de la celda, Roc_{med}: rocosidad media en la celda.

	Modelo GLM	Modelos GAM	
Predictores	Presencia	Presencia	Cobertura
RangoT	-0,87***	s***	s*
P. trim. frío	-0,30***	s***	s***
P. anual	0,34***	s***	s*
Pend _{med}	1,24***	s***	s***
Text _{med}	-0,35***	s***	
Alt _{med}	0,47***	s***	s***
Roc _{med}	0,39***	s***	s***
Lat/Long			s***
R^2_{aj}	0,45	0,46	0,18
Dev. explicada	47,8%	49,4%	54,2%

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

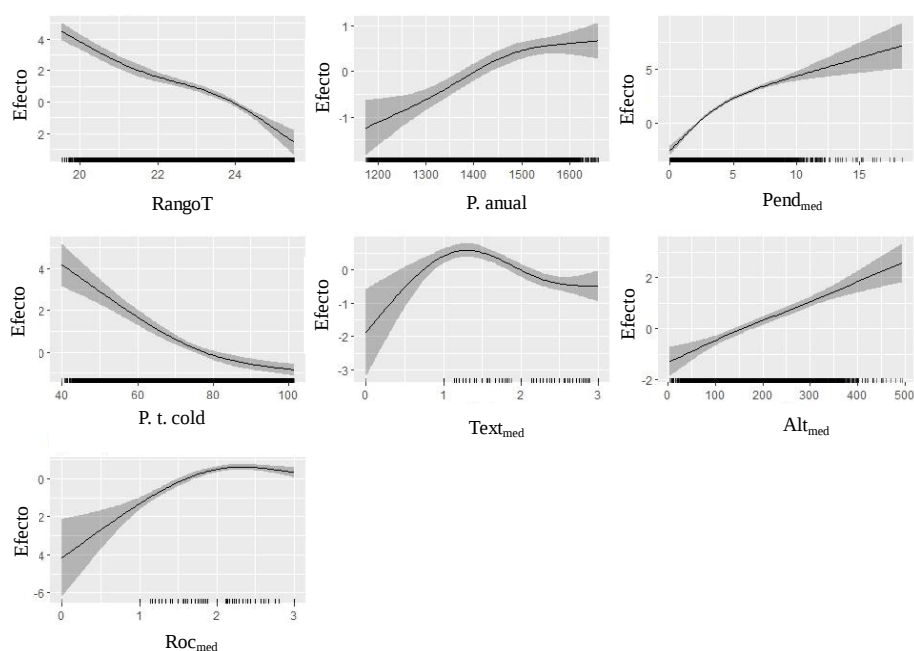


Figura 2.2. Efecto parcial de las variables ambientales incluidas en el GAM sobre la presencia de bosque serrano y de quebrada. Notar que se usan diferentes escalas en el eje Y (Efecto) en los distintos determinantes.

La cobertura de bosque presentó una distribución de tipo beta (Fig. 4-Anexo I). A continuación, se presentan los mapas de cobertura observada y predicha por este modelo (Fig. 2.3).

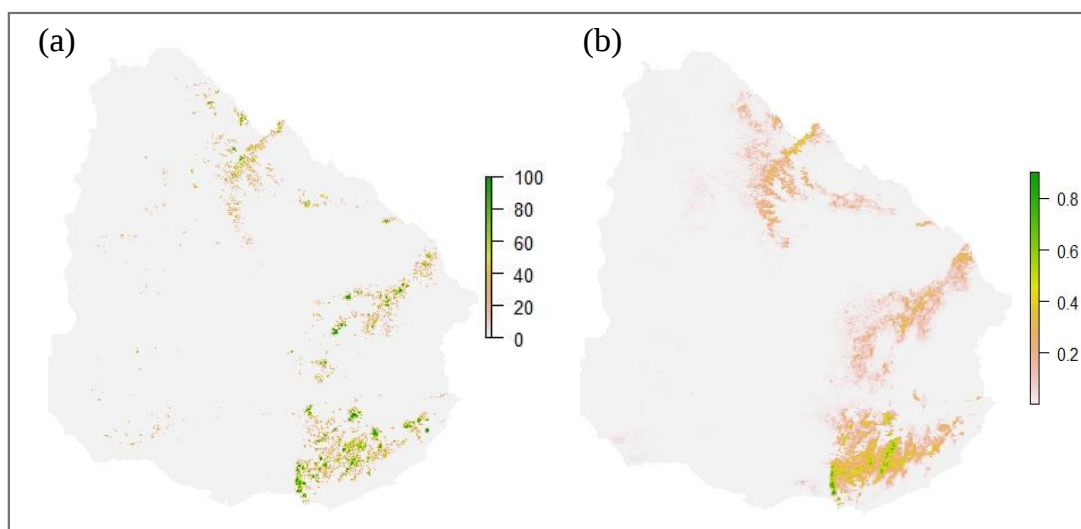


Figura 2.3. Mapas mostrando, (a) la cobertura observada de bosque serrano a una resolución de 1 km² y (b) la cobertura modelada con GAM y corregida en base al modelo de presencia de bosque, utilizando a 10.000 puntos. La cobertura observada se mapea en porcentaje por celda.

Al igual que en el caso de la presencia, la pendiente tiene una fuerte asociación positiva con la cobertura de bosque, en este caso claramente lineal (Fig. 2.4). Sin embargo, mientras la relación entre la presencia y la altitud es lineal, la relación con la cobertura es unimodal (Fig. 2.4), con un máximo de cobertura alrededor de los 250 m y luego una relación negativa a altitudes mayores. El aumento de la rocosidad media tiene un efecto positivo sobre la cobertura de bosque serrano, observándose una relación no lineal con esta variable (Fig. 2.4). En lo que refiere a las variables climáticas, nuevamente aparece un efecto negativo del rango anual de temperatura sobre la cobertura, pero con un leve efecto positivo en valores altos del rango (Fig. 2.4). En cuanto a la precipitación, la relación de la cobertura con la precipitación anual media es claramente positiva hasta los 1450 mm anuales; por encima de los cuales la cobertura del bosque tiende levemente a bajar (Fig. 2.4). El efecto de la precipitación media del trimestre frío (junio, julio y agosto) es débil y presenta una relación no lineal con la cobertura, siendo positiva entre los 70 y 90 mm (Fig. 2.4). No se encontró un efecto de la textura del suelo en la celda con la cobertura del bosque.

Los análisis realizados a los residuos del GAM de cobertura no mostraron problemas de heterocedasticidad y no presentaron dependencia espacial s (Fig. 5-Anexo I).

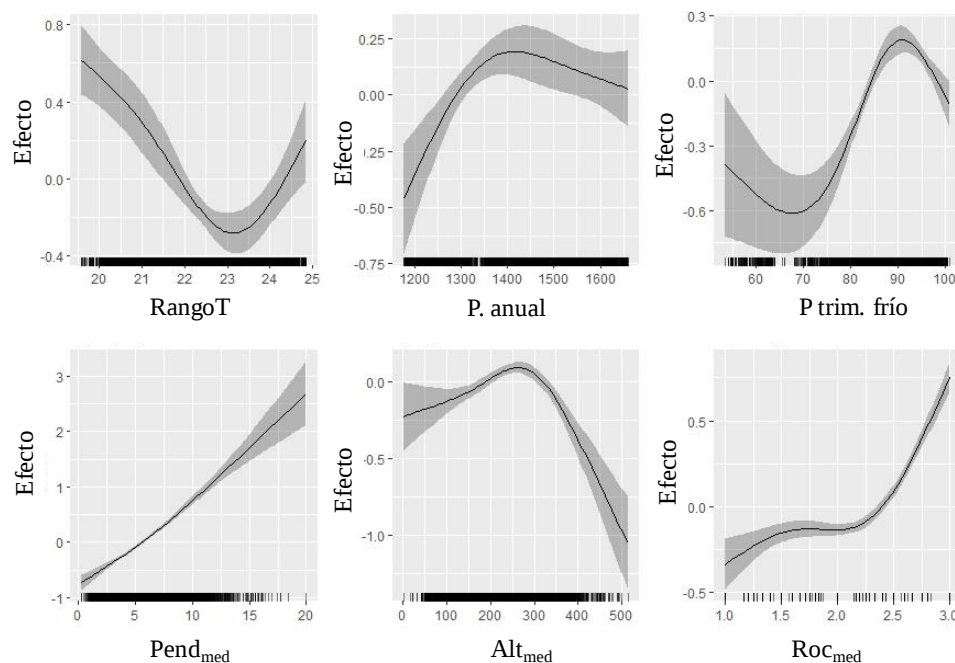


Figura 2.4. Efecto parcial de las variables ambientales incluidas en el GAM sobre la cobertura de bosque serrano y de quebrada. Notar que se usan diferentes escalas en el eje Y (Efecto) en los distintos determinantes.

Proyección de la distribución potencial del bosque serrano y de quebrada

El modelo SDM-GAM mostró una alta efectividad en la predicción de la presencia del bosque de acuerdo todos los métodos de evaluación del desempeño, con un AUC= 0,95; COR= 0,70; TSS= 0,76 (Fig. 6-Anexo I). En el Anexo I se presenta un mapa mostrando la incertidumbre asociada a las múltiples réplicas (100) de este modelo (Fig. 7-Anexo I). Nuevamente, se observó que la pendiente y secundariamente el rango anual de temperatura son las variables que más fuertemente se relacionan con la presencia/ausencia del bosque (Fig. 2.5).

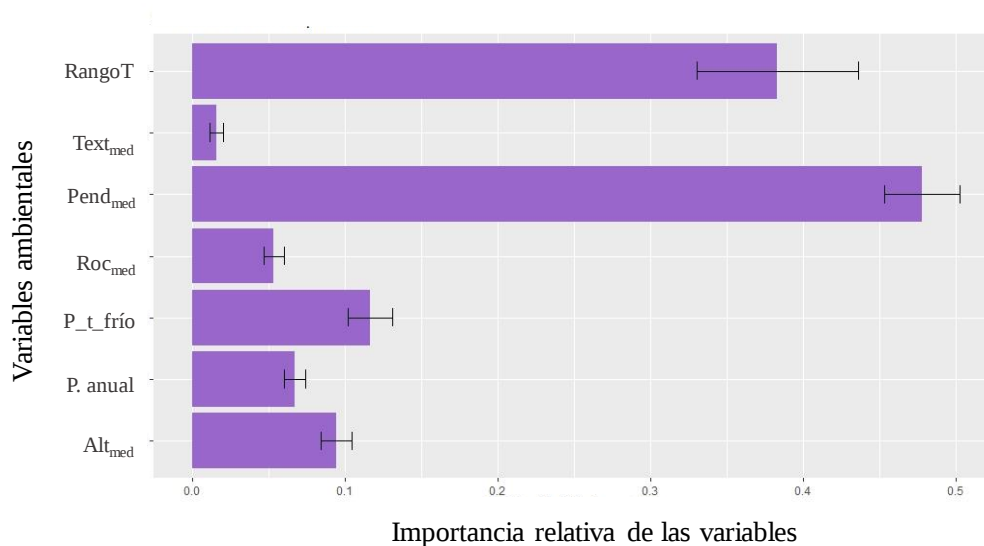


Figura 2.5. Importancia relativa de las variables ambientales incluidas en el modelo SDM-GAM de distribución potencial del bosque serrano y de quebrada.

En la Figura (2.6) se muestra la proyección del área de distribución potencial del bosque serrano y de quebrada para Uruguay (2.6a), junto con la presencia observada del bosque (2.6b). El modelo muestra zonas de alta probabilidad en las Cuchilla de Haedo y la Cuchilla Grande, y algunas zonas de baja probabilidad hacia el oeste del país, que coinciden con sitios donde se observa una escasa presencia de esta formación asociada a escarpas y mares de piedra.

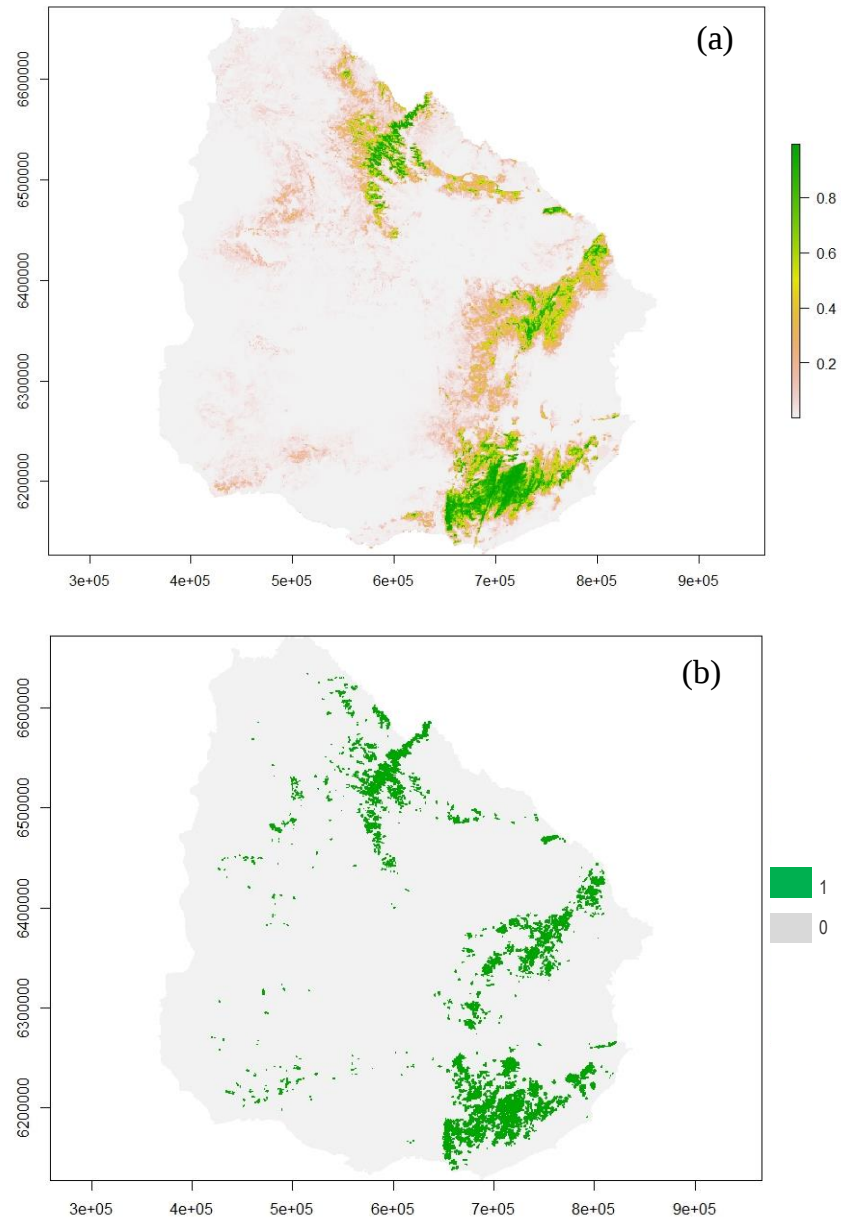


Figura 2.6. Mapas de la presencia del bosque serrano y de quebrada. (a) área de distribución potencial (presencia proyectada por el modelo SDM) y (b) distribución observada.

Evaluación del cambio en el uso del suelo actual y potencial sobre la distribución potencial del bosque serrano y de quebrada

La proyección espacial del modelo SDM del bosque serrano y de quebrada fue discretizada en un mapa de presencia/ausencia. Se proyectó la distribución del bosque en aquellas zonas donde la probabilidad de presencia según el modelo era igual o superior a 0,5 (i.e., alta aptitud ambiental). En este sentido, el área de aptitud ambiental (786.400 ha) es algo más del doble que la superficie observada de bosque (334.487 ha) (Fig. 2.7a). Posteriormente, se seleccionó el área de aptitud ambiental sin presencia actual de bosque, lo que sería equivalente a su área de distribución potencial.

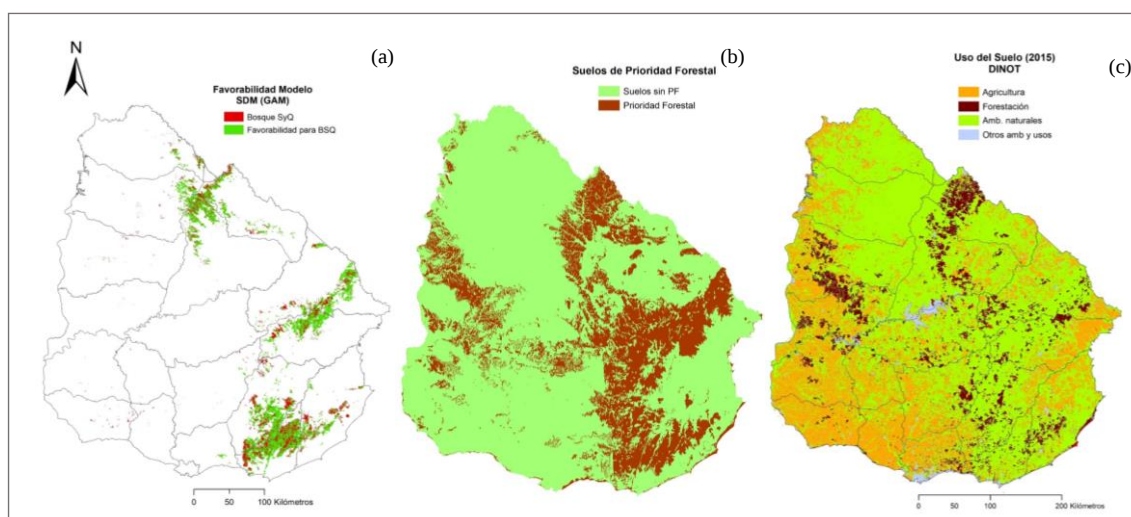


Figura 2.7. Mapas mostrando: (a) Área de aptitud ambiental para el bosque serrano y de quebrada según el modelo SDM-GAM (verde), junto con la distribución observada (rojo), (b) área de prioridad forestal y (c) uso del suelo actual en Uruguay (Fuente: DINOT 2015).

Al cruzar dicha área de distribución potencial del bosque con los Suelos de Prioridad Forestal (Fig. 2.7b) definidos en la Ley Forestal de 1987 (N° 15.939), se encontró que coinciden en un 99,8% (786.250 ha). Es decir que prácticamente toda el área ambientalmente favorable para el bosque serrano y de quebrada ha sido declarada como prioritaria para la silvicultura con especies exóticas, principalmente *Eucalyptus sp.* y *Pinus sp.*

Cuando se cruzó el área de distribución potencial del bosque con el uso del suelo actual (Fig. 2.7b), se encontró que la forestación ocupa el 15,6% (123.228 ha), la agricultura el 2,1% (16.387 ha), los ambientes naturales, pastizales u otros tipos de bosques, el 81,5% (640.768 ha) y otros usos 0,6% (5.011 ha). Gran parte del área ambientalmente apta para el bosque es actualmente pastizal, particularmente pastizales serranos y de basalto que se encuentran mayoritariamente bajo algún régimen de pastoreo. Los datos de carga ganadera disponibles para su evaluación en el área de distribución potencial del bosque serrano y de quebrada se

encuentran a escala de secciones policiales (Fig. 8-Anexo I). Si bien esto nos brinda información con una resolución gruesa, indicando que la carga media en el área es de 0,63 UG/ha (Fig. 8-Anexo I), no nos da una referencia de la carga real experimentada por los pastizales serranos aledaños a los bosques serranos y quebrada.

Discusión

Factores explicativos de la presencia y cobertura del bosque serrano

Los resultados de este trabajo brindan sustento a la hipótesis planteada, corroborándose las predicciones planteadas, ya que la presencia y cobertura arbórea del bosque serrano y de quebrada en Uruguay son explicadas por una combinación de factores entre los que se encuentran el clima, la topografía y los suelos. Aunque gran parte de la literatura indica un rol preponderante del clima, particularmente de la precipitación media anual sobre la presencia y cobertura de bosques (Hirota et al., 2011), en este estudio la pendiente fue identificada como el principal predictor de la presencia y cobertura del bosque serrano, mientras que la precipitación media anual tuvo un efecto positivo pero menor. Los modelos aplicados son robustos tanto de la presencia como de la cobertura de bosque. La predicción espacial del modelo ambiental mostró un gran desempeño, con una muy alta tasa de predicción correcta (TSS), y en particular baja tasa de omisión. El modelo generado con datos de 3 ecorregiones Cuesta Basáltica, Cuenca Sedimentaria Gondwánica y las Sierras del Este, logra predecir la presencia de bosque serrano en sitios del oeste y suroeste del país, donde el bosque se desarrolla asociado a ambientes muy particulares como escarpas y mares de piedra. Esto refuerza la validez del modelo ajustado, y el rol de los determinantes ambientales identificados (topografía, clima, suelo).

Dentro de los factores explicativos, la topografía juega un rol predominante sobre la presencia y cobertura del bosque serrano y de quebrada en Uruguay. La pendiente tiene un efecto positivo y muy fuerte y un gran poder explicativo sobre ambas variables de respuesta. Secundariamente se detectó un efecto positivo, pero más moderado de la altitud media. Estos resultados concuerdan con lo encontrado previamente en bosques de serranías y montañas en otras regiones del mundo (Bunyán et al., 2015; Hörch, 2003; Sandel and Svenning, 2013). Por ejemplo, la pendiente es el principal determinante de la presencia de bosques montanos insertos en paisajes de mosaico bosque-pradera en áreas montañosas de la India (Das et al., 2015).

El paisaje de sierras y quebradas en Uruguay también es un mosaico donde los bosques son altamente parcheados y se encuentran insertos en una matriz dominada por pastizales (Toranza et al., 2019), fisonómicamente similar a los que se observan en otras regiones del

planeta (Erdos et al., 2018). Un estudio previo encontró que a escala de paisaje, la variación macrotopográfica y edáfica explican el gradiente florístico y separan a los bosques de los matorrales en comunidades serranas de Uruguay (Gautreau and Lezama, 2009). Los autores atribuyen el efecto de la topografía sobre la vegetación a cambios en la superficialidad del suelo y la disponibilidad de agua (Gautreau and Lezama, 2009). Asimismo, un libro sobre la flora arbórea de Uruguay señala el rol de las condiciones topográficas como determinantes de la presencia del bosque de quebrada. La pendiente abrupta en las quebradas genera condiciones edáficas, de humedad y temperatura muy particulares que permiten el desarrollo de este tipo de bosques (Brussa, 1993; Brussa and Grela, 2007). En este sentido los bosques de quebrada son una formación azonal, altamente determinada por la topografía y en especial por la fuerte pendiente.

La altitud influyó en menor medida sobre el bosque serrano, pero presentó una relación lineal y positiva con su presencia, cumpliendo la primera predicción del capítulo. Sin embargo, en el caso de la cobertura, la forma de la relación no es positiva sino unimodal, aumentando hasta los 250-300 m y con una disminución de la cobertura hasta los 500 m. Este fenómeno es claramente observable en las serranías, donde el bosque llega hasta cierto límite, estando las cimas de las sierras generalmente dominadas por pastizales y afloramientos rocosos (Evia, 2000). Este tipo de relación ha sido encontrada en muchos bosques de regiones montañosas, en ese caso vinculado con la disminución de la temperatura a mayores altitudes (Ettinger et al., 2011). En el caso de Uruguay, dado el escaso rango altitudinal, la disminución de la cobertura no estaría explicada por un efecto térmico, sino por otros factores como la superficialidad del suelo, los afloramientos rocosos asociados a las cimas y el viento (Batllori et al., 2012; Evia, 2000; Holtmeier and Broll, 2013). Un estudio realizado en Las Sierras Grandes de Córdoba, un ambiente similar, mostró que el viento es el principal factor que evita la regeneración de *Polylepis australis* cerca de la cima, relegando los bosques a las quebradas (Sparacino et al., 2019). En Uruguay, el viento ha sido identificado por varios autores como uno de los factores que limitan de la cobertura de bosque en las cimas de las sierras y cumbres de las quebradas, aunque dicha hipótesis no ha sido evaluada explícitamente (Brussa et al., 1993).

Además de la topografía, se identificaron dos variables edáficas, textura y rocosidad, que se asocian con la presencia y cobertura del bosque serrano. Las propiedades del suelo son reconocidas como otros de los factores que contribuyen a explicar la cobertura de bosques a nivel mundial (Skarpe, 1992; Yang et al., 2016). Los bosques serranos ocurren preferentemente en suelos de textura liviana y con alta rocosidad. Los suelos de texturas livianas, con un mayor porcentaje de arena, son típicos de ambientes forestales; tienen mayor drenaje y facilitan la

exploración radicular, lo que en última instancia determina un mejor acceso al agua por parte de los árboles (Meurisse et al., 1990). De hecho, estudios previos en zonas serranas ha mostrado cómo un mayor porcentaje de arena mejora el índice de sitio a distintas profundidades, indicando que son suelos con alto potencial para el crecimiento de árboles (Delgado-Caballero et al., 2009). Por su parte, existen múltiples evidencias del rol de los afloramientos rocosos en regiones montañas sobre la dinámica de reclutamiento y expansión de bosques, en particular en mosaicos de bosque-pradera (Carlucci et al., 2011; Fujita and Munzo, 2015). El nucleamiento se describe como un fenómeno en el cual se generan zonas de reclutamiento de arbóreas en el pastizal alrededor de plantas nodrizas o afloramientos rocosos, donde las plántulas tienen un microclima favorable y protegido del ramoneo (Smit et al., 2005). En Uruguay, este fenómeno fue evidenciado recientemente en el ecotono bosque-pastizal de las Sierras de San Miguel (Brazeiro et al., 2018).

Dentro de las variables climáticas, el rango anual de temperatura fue la que tuvo mayor influencia, de hecho, fue el segundo predictor con más peso sobre la presencia y cobertura de bosque serrano. Tanto la presencia como la cobertura disminuyeron hacia las zonas con mayor rango de temperatura. En un estudio realizado con datos de bosques subtropicales atlánticos y pampeanos, el rango anual de temperatura apareció como un factor importante para agrupar y discriminar los distintos tipos de bosque (Oliveira-Filho et al., 2015). En dicho estudio, los bosques pampeanos se posicionaron en zonas de mayor rango de temperatura que los atlánticos, y dentro de los pampeanos, los ribereños más aún que los serranos (Oliveira-Filho et al., 2015). Dada la composición de los bosques serranos y de quebrada, representando el límite sur de la flora paranaense (Grela, 2004), es entendible que, si bien toleran una mayor amplitud térmica que los bosques atlánticos, se vean afectados negativamente por dicha variable.

Múltiples estudios señalan a la precipitación anual como determinante de la cobertura de bosques neotropicales. Un estudio reciente mostró que la precipitación media anual promueve la cobertura boscosa en los bosques subtropicales y del sudeste de Sudamérica (Bernardi et al., 2016). Aunque el efecto de la precipitación sobre cobertura boscosa fue testada y no encontrada a una escala espacial menor en la región de los Campos (Bernardi et al., 2016). Específicamente, dicho estudio identificó a la distancia a los ríos como la única variable explicativa de la cobertura boscosa en la región (Bernardi et al., 2016). En el presente estudio, se encontró que tanto la presencia como la cobertura de bosque serrano y de quebrada aumentaron con la precipitación media anual en Uruguay. Es más, el efecto de la precipitación parece claramente positivo hasta los 1450-1500 mm anuales, lo que abarca casi todo el rango de precipitación media del país. Sin embargo, aunque el efecto de la precipitación fue

consistente tuvo menos poder explicativo en comparación con otros predictores como la pendiente o el rango anual de temperatura. Por otra parte, no se encontró un efecto de la densidad de ríos sobre la presencia ni cobertura del bosque. Las diferencias con lo reportado por Bernardi et al. (2016) para la cobertura boscosa de la región de los Campos pueden tener al menos dos explicaciones. En primer lugar, ambos estudios fueron realizados a distintas escalas espaciales. En segundo lugar, porque en este trabajo se analizó un único ecosistema, el bosque serrano y de quebrada, mientras que el estudio anterior modeló la cobertura boscosa sin distinguir entre tipos de bosque incluyendo: ribereños, serranos, parques y costeros. Probablemente eso también explica el efecto de la distancia a los ríos sobre la cobertura, ya que el bosque ribereño es el dominante en la región de los Campos. Asimismo, cabe la posibilidad que el fuerte efecto topográfico encontrado en este estudio pudiera estar dando cuenta del efecto de los cursos de agua. El hallazgo de estas diferencias entre estudios apoya la importancia de los análisis deconstructivos y a distintas escalas espaciales para entender los mecanismos subyacentes a los patrones ecológicos (Marquet et al., 2004).

Uso y cobertura del suelo en el área de aptitud ambiental del bosque serrano

En los últimos años la región de los Campos ha experimentado un alarmante proceso de transformación del uso y la cobertura del suelo vinculado a la producción de commodities (Baeza and Paruelo, 2020; Gautreau, 2014). Escenarios elaborados en base a metas de desarrollo productivo predicen que este proceso se profundizará en las próximas décadas (Brazeiro et al., 2020a). La proyección espacial del modelo generado aquí indica que el área de aptitud ambiental para el bosque serrano (probabilidad de presencia $\geq 0,5$) coincide mayormente con ambientes de pastizal bajo distintos regímenes de pastoreo, y secundariamente con áreas forestadas, siendo el CUCS relativamente bajo hasta el momento en la zona.

La agricultura ocupa menos del 2% del área de distribución potencial del bosque serrano y de quebrada, mientras que las plantaciones forestales ocupan actualmente el 15%. En este sentido, los suelos de prioridad forestal, donde se espera que avance la forestación, coinciden casi completamente con el área de distribución actual y potencial del bosque. Esto podría representar una barrera para el avance del bosque, además de una amenaza para el pastizal serrano (Brazeiro et al., 2020b). Asimismo, se ha sugerido que la expansión de la forestación a futuro en el corredor serrano puede representar una amenaza para las dinámicas de dispersión de las especies y representar una barrera a la conectividad regional de esta flora (Gutiérrez et al., 2015). Esto es de especial preocupación actualmente, ya que en diciembre de 2020 la Cámara de Representantes de Uruguay dio media sanción a un proyecto de ley, actualmente en

discusión en el Senado, que estipula que las plantaciones forestales podrán hacerse exclusivamente en suelos de prioridad forestal, con la consecuente concentración de la forestación y aumento de la superficie plantada en la zona de pastizales serranos y en el entorno de los bosques serranos y de quebrada.

El área de distribución potencial del bosque serrano y de quebrada proyectada aquí coincide en más de un 80% con ambientes de pastizal. Recientemente se reportó que los bosques costeros y serranos del este de Uruguay se han expandido sobre los pastizales en las últimas cuatro décadas (Bernardi et al., 2019). Esto va en línea con los hallazgos de este estudio, que indican que gran parte del pastizal serrano es asimismo apto para el desarrollo del bosque. La explicación de esta expansión es multicausal, por un lado, vinculada a la mejora de las condiciones climáticas desde las últimas glaciaciones (Pillar and Quadros, 1997) y por otro a la disminución de la carga de ganado en las últimas décadas (Bernardi et al., 2019). Este fenómeno ha sido también observado en estudios de campo en la región, tanto en Uruguay (Brazeiro et al., 2018) como en los bosques serranos del sur de Brasil (Müller et al., 2012), donde también se identifica al ganado como un factor modulador de la expansión de la cobertura boscosa.

A pesar de que la precipitación anual ha sido identificada como un gran determinante de la cobertura boscosa (Hirota et al., 2011), en múltiples regiones del mundo donde las precipitaciones anuales permitirían el desarrollo de bosques (1000-1500 mm), dominan los ecosistemas abiertos (Bond, 2019). En dichas áreas se han identificado a las perturbaciones (i.e.: fuego y/o ganado) como el principal modulador de la cobertura boscosa (Staver et al., 2011; Bernardi et al., 2016; Dantas et al., 2018; Pausas y Bond, 2019). En este estudio no se evaluó el efecto del ganado sobre la distribución de los bosques serranos y de quebrada de Uruguay, debido a la limitante impuesta por la resolución de los datos de carga ganadera. Sin embargo, sabemos que la carga media en el área de aptitud ambiental para este bosque es de 0,64 UG/ha (Anexo I). Dicha carga evaluada a campo mostró que disminuye en un 75% la expansión del bosque serrano sobre el pastizal en la zona de San Miguel –Rocha, cuando se la comparó con zonas excluidas al ganado (Brazeiro et al., 2018). Adicionalmente, un estudio sobre el efecto del ganado en la regeneración arbórea en bosques serranos de Uruguay, encontró que en áreas excluidas al ganado hubo un aumento de la densidad de plántulas (20%) y juveniles (60%), en comparación con áreas pastoreadas (Etchebarne and Brazeiro, 2016). En este sentido, debemos remarcar que el modelo ambiental aplicado aquí tiene una alta explicatividad sobre la presencia del bosque, pero da cuenta de menos del 20% de la variación espacial de la cobertura boscosa. Esto indica que existen otros factores no contemplados aquí, como la herbivoría, que podrían

estar jugando un rol importante en la cobertura boscosa y en la dinámica de interacción bosque-pastizal.

Conclusiones

En base a modelos robustos y con gran poder explicativo, se obtuvo una fuerte evidencia de que la presencia y la cobertura arbórea del bosque serrano de Uruguay son explicadas mayormente por la topografía (pendiente), y secundariamente por el clima (pluviosidad, rango anual de temperatura) y condiciones del suelo (rocosidad, textura), brindando sustento a la hipótesis planteada en este capítulo. Este resultado apoya la idea de que la preponderancia de la pluviosidad como determinante de la distribución de bosques a escala global y regional, pierde peso a escala subregional, y factores de mayor variabilidad local, como el relieve, ganan importancia. Por otra parte, nuestros resultados complementan lo reportado a una escala espacial mayor, donde se analizaron los determinantes de la cobertura arbórea del conjunto de bosques de la región de los Campos, identificando a la distancia a los ríos como la principal variable (Bernardi et al., 2016). En el caso de esta tesis, enfocada en los bosques serranos y de quebrada de Uruguay no se detectó un efecto de la distancia a los ríos, aunque no se descarta que el mismo esté incluido en el fuerte efecto topográfico detectado. Asimismo, esto demuestra la ventaja de la aproximación deconstructiva (i.e., análisis de la variabilidad general por subgrupos homogéneos) y a múltiples escalas espaciales para entender los procesos y mecanismos subyacentes a los patrones de distribución de los diferentes ecosistemas boscosos de Uruguay.

La proyección de la distribución detectó un área de aptitud ambiental para la presencia de bosque serrano (786.400 ha) que fue el doble de la superficie actualmente ocupada. El área de distribución potencial del bosque está ocupada en la actualidad principalmente por pastizales. Considerando los estudios sobre la superficie de bosques y pastizales en Uruguay y la reciente expansión de bosques observada en los últimos 50 años a nivel nacional y regional, hipotetizamos que las zonas favorables actualmente sin bosques corresponden a antiguos pastizales serranos donde las condiciones ecológicas actuales favorecerían la expansión del bosque serrano, y no áreas que perdieron bosques. Una eventual expansión del bosque serrano en estas zonas de aptitud ambiental dependerá de varios factores, entre los que se destacan: el clima, la herbivoría, especialmente la presión de pastoreo y el avance de la forestación en los suelos de prioridad forestal, que se solapan casi completamente con el área de distribución potencial del bosque serrano y de quebrada.

Bibliografía

- Aleman, J.C., Blarquez, O., Gourlet-Fleury, S., Bremond, L., Favier, C., 2017. Tree cover in Central Africa: determinants and sensitivity under contrasted scenarios of global change. *Sci. Rep.* 7, 41393.
- Anadon, J., Sala, O.E., Maestre, F.T., 2014. Climate change will increase savannas at the expense of forests and treeless vegetation in tropical and subtropical Americas. *J. Ecol.* 102, 1363–1373.
- Baeza, S., Paruelo, J., 2020. Land Use/Land Cover Change (2000–2014) in the Rio de la Plata Grasslands: An analysis based on MODIS NDVI time series. *Remote Sens.* 12, 381–403.
- Baeza, S., Baldassini, P., Bagnato, C., Pinto, P., Paruelo, J., 2014. Caracterización del uso/cobertura del suelo en Uruguay a partir de series temporales de imágenes MODIS. *Agrociencia Uruguay.* 18, :95-105.
- Batlloori, E., Camarero, J.J., Gutiérrez, E. 2012. Climatic drivers of three growth and recent recruitment at Pyrenean alpine tree line ecotone, in: Myster, R.W. (Ed.), *Ecotones between forest and grassland*. Springer, New York, pp. 247-269.
- Bernardi, R.E., Buddeberg, M., Arim, M., Holmgren, M., 2019. Forests expand as livestock pressure declines in subtropical South America. *Ecol. Soc.* 24, 19.
- Bernardi, R.E., Holmgren, M., Arim, M., Scheffer, M., 2016a. Why are forests so scarce in subtropical South America? The shaping roles of climate, fire and livestock. *Forest Ecol. Manag.* 363, 212–217.
- Bernardi, R.E., de Jonge, I.K., Holmgren, M., 2016b. Trees improve forage quality and abundance in South American subtropical grasslands. *Agric. Ecosyst. Environ.* 232, 227–231.
- Bond, W.J., 2019. *Open Ecosystems: ecology and evolution beyond the forest edge*. Oxford University Press, Oxford, UK. 177pp.
- Brazeiro, A., Achkar, M., Toranza, C., Bartesaghi, L., 2020a. Agricultural expansion in Uruguayan grasslands and priority areas for vertebrate and woody plant conservation. *Ecol. Soc.* 25, 15.
- Brazeiro, A., Betancourt, A., Haretche, F., 2020b. Bosques nativos de Uruguay: distribución, diversidad y propuesta de clasificación. *Plantae*, 3: 18-33.
- Brazeiro, A., Brussa, P.N., Toranza, C., 2018. Efectos del ganado en la dinámica del ecotono bosque-pastizal en paisajes serranos de Uruguay. *Ecosistemas.* 27, 14-23.
- Brazeiro, A., 2015. *Eco-Regiones de Uruguay: Biodiversidad, presiones y conservación. Aportes a la Estrategia Nacional de Biodiversidad*, first ed. Facultad de Ciencias, CIEDUR, VS-Uruguay, SZU, Montevideo.
- Brazeiro, A., 2014. Los bosques de Uruguay y sus servicios ecosistémicos, in: Caballero, N. (Ed.), *Memoria de los foros técnicos sobre servicios ecosistémicos en Uruguay*. IICA, Montevideo, pp. 19-23.
- Brummer, T.J., Byrom, A.E., Sullivan, J.J., Hulme, P.E., 2016. Alien and native plant richness and abundance respond to different environmental drivers across multiple gravel floodplain ecosystems. *Divers. Distrib.* 22, 823–835.
- Brussa, C., Grela, I., 2007) *Flora arbórea del Uruguay, con énfasis en especies de Rivera y Tacuarembó*, first ed. COFUSA, Montevideo.
- Brussa, C.A., Majó, B., Sans, C., Sorrentino, A., 1993. Estudio fitosociológico del monte nativo en las nacientes del arroyo lunarejo, Departamento de Rivera. *Fac. Agron. Bol. Invest.* 38, 32p.

- Bunyan, M., Bardhan, S., Singh, A., Jose, S., 2015. Effect of topography on the distribution of tropical montane forest fragments: a predictive modelling approach. *J. Trop. For. Sci.* 27, 30-38.
- Canadell, J.G., Raupach, M.R., 2013. Managing forest for climate change mitigation. *Science*. 320, 1456-1457.
- Carlucci, M.B., Duarte, L.D., Pillar, V.D., 2011. Nurse rocks influence forest expansion over native grasslands in southern Brazil. *J. Veg. Sci.* 22, 111-119.
- Castiñeira Latorre, E., Canavero, A., Pochettino, M.L., 2018. Comparison of medicinal plant knowledge between rural and urban people living in the Biosphere Reserve “Bioma Pampa-Quebradas del Norte”, Uruguay: an opportunity for biocultural conservation. *Ethnobiol. Conserv.* 7, 4. doi:10.15451/ec2018-03-07.04-1-34.
- Cazzolla Gatti, R., Callaghan, T., Velichevskaya, A., Dudko, A., Fabbio, L., Battipaglia, G., Liang, J., 2019. Accelerating upward treeline shift in the Altai Mountains under last century climate change. *Nature*. 9, 7678.
- Cribari-Neto, F., Zeileis, F., 2010. “Beta Regression in R.” *J. Stat. Softw.* 34, 1–24.
- Crowther, T.W., Glick, H.B., Covey, K.R., Bettigole, C., Maynard, D.S., Thomas, S.M., Smith, J.R., Hintler, G., Duguid, M.C., Amatulli, G., Tuanmu, M.-N., Jetz, W., Salas, C., Stam, C., Piotto, D., Tavani, R., Green, S., Bruce, G., Williams, S.J., Wiser, S.K., Huber, M.O., Hengeveld, G.M., Nabuurs, G.-J., Tikhonova, E., Borchardt, P., Li, C.-F., Powrie, W., Fischer, M., Hemp, A., Homeier, J., Cho, P., Vibrans, A.C., Ummannay, P., Piao, S.L., Rowe, C.W., Ashton, M.S., Crane, P.R., Bradford, M.A., 2015. Mapping tree density at a global scale. *Nature*. 525, 201-205.
- Curtis, P.G., Slay, C.M., Harris, N.L., Tyukavina, A., Hansen, M.C., 2018. Classifying drivers of global forest loss. *Science*. 361, 1108–1111.
- Dantas, V.L., Hirota, M., Oliveira, R.S., Pausas, J.G., 2016. Disturbance maintains alternative biome states. *Ecol. Lett.* 19, 12–19.
- Das, A., Nagendra, H., Anand, M., Bunyan, M., 2015. Topographic and bioclimatic determinants of the occurrence of forest and grassland in tropical montane forest-grassland mosaics of the Western Ghats, India. *PLoS ONE*. 10, e0130566.
- DeFaccio Carvalho, P.C., Savian, J.V., Della Chiesa, T., De Souza Filho, W., Terra, J.A., Pinto, P., Posselt Martins, A., Villarino, S., Da Trindade, J.K., De Albuquerque Nunes, P.A., Piñeiro, G., 2021. Land-use intensification trends in the Rio de la Plata Region of South America: Toward specialization or recoupling crop and livestock production. *Front. Agr. Sci. Eng.* 8, 97–110.
- Delgado-Caballero, C.E., Gómez-Guerrero, A., Valdez-Lazalde, J.R., De los Santos-Posadas, H., Fierros-González, A.M., Horwath, W.R., 2009. Site index and soil properties in Young plantations of *Eucalyptus grandis* and *E. urophylla* in Southeastern Mexico. *Agrociencia*. 43, 61-72.
- DGF, 2018. Manual de manejo de bosque native en Uruguay, first ed. MGAP, Montevideo.
- Dimitrakopoulos, P.G., Koukoulas, S., Galanidis, A., Delipetrou, P., Gounaridis, D., et al., 2017. Factors shaping alien plant species richness spatial patterns across Natura 2000 Special Areas of Conservation of Greece. *Sci. Total Environ.* 601–602, 461–468.
- Dormann, C.F., Calabrese, J.M., Guillerá-Aroita, G., Matechou, E., Bahn, V., et al., 2018. Model averaging in ecology: a review of Bayesian, information-theoretic, and tactical approaches for predictive inference. *Ecol. Monogr.* 88, 485-504.
- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., García Márquez, J.G., Gruber, B. et al., 2012. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*. 36, 27–46.
- Elith, J., Leathwick, J.R., Hastie, T., 2008. A working guide to boosted regression trees. *J. Anim. Ecol.* 77, 802–813.

- Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., et al., 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*. 29, 129-151.
- Erdos, L., Ambar, D., Anenkhonov, O.A., Bátori, Z, Cserhalmi, D., Kiss, M., et al., 2018. The edge of two worlds: A new review and synthesis on Eurasian forest-steppes. *Appl. Veg. Sci.* doi:10.1111/avsc.12382.
- Etchebarne, V., Brazeiro, A., 2016. Effects of livestock exclusion in forests of Uruguay: Soil condition and tree regeneration. *Forest Ecol. Manag.* 362, 120-129.
- Evia, G., 2000. *Ecología del paisaje en Uruguay: Aportes para la conservación de la diversidad biológica*, first ed. Consejería de Medio ambiente/DINAMA, Sevilla.
- Fisichelli, N.A., Frelich, L.E., Reich, P.B., 2014. Temperate tree expansion into adjacent boreal forest patches facilitated by warmer temperatures. *Ecography*. 37, 152–161.
- Griffith, D.A., Peres-Neto, P.R., 2006. Spatial modeling in ecology: The flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology*. 87, 2603-2613.
- Johnson, J. B., Omland, K. S., 2004. Model selection in ecology and evolution. *TREE*. 19, 101–108.
- Joppa, L.N., Loarie, S.R., Pimm, S.L., 2008. On the protection of “protected areas”. *PNAS*. 105, 6673–6678.
- Favier, C., Aleman, J., Bremond, L., Dubois, M.A., Freycon, V., Yangkola, J-M., 2012. Abrupt shifts in African savanna tree cover along a climatic gradient. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21, 787–797.
- Favier, C., Chave, J., Fabing, A., Schwartz, D., Dubois, M.A., 2004. Modelling forest–savanna mosaic dynamics in man-influenced environments: effects of fire, climate and soil heterogeneity. *Ecol. Modell.* 171, 85-102.
- Fisher, B., Turner, R.K., Morling, P., 2009. Defining and classifying ecosystem services for decision making. *Ecol. Econom.* 68, 643-653.
- Fujita, T., Mizuno, K., 2015. Role of nurse rocks on woody plants establishment in a South Africa grassland. *Tropics*. 24, 57-64.
- Gautreau, P., 2014. *Forestación, territorio y ambiente. 25 años de silvicultura transnacional en Uruguay, Brasil y Argentina*. Trilce, Montevideo.
- Gautreau, P., Lezama, F., 2009. Clasificación florística de los bosques y arbustales de las sierras del Uruguay. *Ecol. Austral.* 19, 81-92.
- Grela, I., 2004. *Geografía florística de las especies arbóreas de Uruguay: Propuesta para la delimitación de dendrofloras*. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Universidad de la República, Montevideo, 97pp.
- Gutiérrez, O., Panario, D., Achkar, M., Bartesaghi, L., Brazeiro, A., 2015. Identificación y delimitación de corredores de conservación, in: Brazeiro, A. (Ed.), *Eco-Regiones de Uruguay: Biodiversidad, presiones y conservación*. Aportes a la Estrategia Nacional de Biodiversidad. Facultad de Ciencias/CIEDUR/VS-Uruguay/SZU, Montevideo, pp. 101-113.
- Hansen, M.C., Potapov, P.V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S.A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S.V., Goetz, S.J., Loveland, T.R., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C.O., Townshend, J.R.G., 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*. 342, 850-853.
- Henders, S., Persson, U.M., Kastner, T., 2015. Trading forests: land-use change and carbon emissions embodied in production and exports of forest-risk commodities. *Environ. Res. Lett.* 10, 125012.
- Hirota, M., Holmgren, M., VanNes, E.H., Scheffer, M. 2011. Global resilience of tropical forest and savanna to critical transitions. *Science*. 334, 232-235.

- Holmgren, M., Hirota, M., VanNes, E.H., Scheffer, M. 2013. Effects of interannual climate variability on tropical tree cover. *Nat. Ecol. Evol.* 3, 755-758.
- Holtmeier, F-K., Broll, G. Wind as an ecological agent at treelines in North America, The Alps and the European subartic. *Phys. Geogr.* 31, 203-233.
- Hörsch, B., 2003. Modelling the spatial distribution of montane and subalpine forests in the central Alps using digital elevation models. *Ecol. Model.* 168, 267-282.
- Legendre, P., 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm. *Ecology.* 74, 1659-1673.
- Le Page, Y., Morton, D., Hartin, C., Bond-Lamberty, B., Cardoso Pereira, J.M., Hurtt, G., Asrar, G., 2017. Synergy between land use and climate change increases future fire risk in Amazon forests. *Earth Syst. Dynam.* 8, 1237–1246.
- Lucas, C.M., Ceroni, M., Baeza, S., Muñoz, A.A., Brazeiro, A., 2017. Sensitivity of subtropical forest and savanna productivity to climate variability in South America, Uruguay. *J. Veg. Scie.* 28, 192-205.
- Marquet, P.A., Fernández, S.A., Navarrete, S.A., Valdovinos, C., 2004. Diversity emerging: toward a deconstruction of biodiversity patterns, in: Lemolino, M., Heaney, L. (Eds.), *Frontiers of biogeography: New direction in the geographic of nature*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 191-209.
- Mátyás, C., 2010. Forecasts needed for retreating forests. *Nature.* 464, 1271.
- Mayr, A., Denske, N., Hofner, B., Kneib, T., Schmid, M., 2012. Generalized additive models for location, scale and shape for high dimensional data—a flexible approach based on boosting. *J. Appl. Stat.* 61, 403–427.
- McNellie, M.J., Oliver, I., Ferrier, S., Newell, G., Manion, G., Griffioen, P., White, M., Koen, T., Somerville, M., Gibbons, P., 2021. Extending vegetation site data and ensemble models to predict patterns of foliage cover and species richness for plant functional groups. *Landscape Ecol.* <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01221-x>
- Meurisse, R.T., Robbie, W.A., Niehoff, J., Ford, G., 1990. Processes and properties in Western-Montane forest types and landscapes – some implications for productivity and management, in: Harvey, A.E., Neuenschwander, L.F. (Eds.) *Proceedings—Management and Productivity of Western-Montane Forest Soils*. US Forest Service, Boise. pp. 7-19.
- MGAP, 2016. Anuario estadístico agropecuario 2016. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca, Montevideo.
- Naimi, B., Bastos-Araújo, M.B., 2016. Sdm: a reproducible and extensible R platform for species distribution modelling. *Ecography* 39, 001-008.
- Nogués-Bravo, D., Araújo, M.B., 2006. Species richness, area and climate correlates. *Global Ecol. Biogeogr.* 15, 452–460.
- Nüchel, J., Bocher, P.K., Svenning, J-C., 2019. Topographic slope steepness and anthropogenic pressure interact to shape the distribution of tree cover in China. *Appl. Geogr.* 103, 40-55.
- de Oliveira, T.E., Freitas, D.S., Gianezini, M., Ruviano, C.F., Zago, D., Mércio, T.Z., Dias, E.A., Lampert, V.N., Barcellos, J.O.J., 2017. Agricultural land use change in the Brazilian Pampa Biome: The reduction of natural grasslands. *Land Use Policy.* 63, 394–400.
- Oliveira-Filho, A.T., Budke, J.C., Jarenkow, J.A., Eisenlohr, P.V., Neves, D.R.M., 2015. Delving into the variations in tree species composition and richness across South American subtropical Atlantic and Pampean forests. *J Plant Ecol.* 8, 242-260.
- Overbeck, G.E., Müller, S.C., Fidelis, A., Pfadenhauer, J., Pillar, V.D., Blanco, C.C., Boldrini, I.I., Both, R., Forneck, E.D., 2007. Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 9, 101-116.

- Pausas, J.G., Bond, W.J., 2019. Alternative biome states in terrestrial ecosystems. *Trends Plant Sci.* 25: 250-263.
- Pedersen, E.J., Miller, D.L., Simpson, G.L., Ross, N., 2019. Hierarchical generalized additive models in ecology: an introduction with mgcv. *PeerJ.* 7, e6876.
- Peñuelas, J., Sardans, J., Filella, I., Estiarte, M., Llusà, J., Ogaya, R., Carnicer, J., Bartrons, M., Rivas-Ubach, A., Grau, O., Peguero, G., Margalef, et al., 2017. Impacts of global change on Mediterranean forest and their services. *Forest.* 8, 463; doi:10.3390/f8120463.
- Peñuelas, J., Boada M., 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NW Spain). *Glob. Chang. Biol.* 9, 131-140.
- Petraglia, C., Dell'Acqua, M., 2006. Actualización de la carta forestal del Uruguay con imágenes del año 2004, first ed. RENARE-MGAP, Montevideo.
- Pillar, V., Quadros, F.L.F., 1997. Grassland-forest boundaries in southern Brazil. *Coenoses.* 12, 119-126.
- Sala, O.E., 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science.* 287, 1770-1774.
- Salazar, L.F., Nobre, C.A., Oyama, M.D., 2007. Climate change consequences on the biome distribution in tropical South America. *Geophys. Res. Lett.* 34 DOI: 10.1029/2007GL029695.
- Sankaran, M., Ratnam, J., Hanan, N., 2008. Woody cover in African savannas: the role of resources, fire and herbivory. *Glob. Ecol. Biogeog.* 17, 236-245.
- Sandel, B., Svenning, J.-C., Human impacts drive a global topographic signature in tree cover. *Nat. Commun.* 4, 2474. DOI: 10.1038/ncomms3474.
- Saravia, A., César, D., Montes, E., Taranto, V. y Pereira, M., 2011. Manejo del rodeo de cría sobre campo natural. Instituto Plan Agropecuario, Montevideo.
- Shabani, F., Kumar, L., Ahmadi, M., 2018. Assessing accuracy methods of species distribution models: AUC, specificity, sensitivity and the true skill statistic. *Global J. Human-Social Sci. Res. (B).* 18. Available at: <https://socialscienceresearch.org/index.php/GJHSS/article/view/2469>.
- Sittaro, F., Paquette, A., Messier, C., Nock, C.A., 2017. Tree range expansion in eastern North America fails to keep pace with climate warming at northern range limits. *Glob. Chang. Biol.* 23, 3292-3301.
- Skarpe, C., 1992. Dynamics of Savanna Ecosystems. *J. Veg. Sci.* 3, 293- 300.
- Smit, C., Béguin, D., Buttler, A., Müller-Schärer, H., 2005. Safe sites for tree regeneration in wooded pastures: A case of associational resistance? *J. Veg. Sci.* 16, 209-214.
- Soriano, A., León R.J.C., Sala, O.E., Lavado, R.S., Deregibus, V.A., Cahuepé, M.A., Scaglia, O.A., Velázquez, C.A., Lemcoff, J.H., 1991. Rio de la Plata Grassland, in: Coupland, R.T. (Ed.), *Ecosystems of the world 8A. Natural grasslands*. Elsevier, New York, pp. 367-407.
- Sparacino, J., Renison, D., Devegili, A.M., Suarez, R., 2019. Wind protection rather than soil water availability contributes to the restriction of high-mountain forest to ravines. *New For.* doi.org/10.1007/s11056-019-09722-z
- Staver, A.C., Archibald, S., Levin, S.A., 2011. The global extent and determinants of savanna and forest as alternative biome states. *Science.* 334, 230-232.
- Sudgen, A., Smith, J., Peninisi E., 2008. The future of forest. *Science.* 320, 1435.
- Toranza, C., Lucas, C.M., Ceroni, M., 2019. Spatial distribution and tree cover of Hillside and Ravine forest in Uruguay: the challenges of mapping patchy ecosystems. *Agrociencia Uruguay.* 23, 1-12.
- Townsend, A.R., Cleveland, C.C., Houlton, B.Z., Alden, C.B., White, J.W.C., 2011. Multi-element regulation of the tropical forest carbon cycle. *Front. Ecol. Environ.* 9, 9-17.

- Trumbore, S., Brando, P., Hartmann, H., 2015. Forest health and global change. *Science*. 349, 814-818.
- Tukiainen, H., Bailey, J.J., Field, F., Kangas, K., Hjort, J., 2016. Combining geodiversity with climate and topography to account for threatened species richness. *Conserv. Biol.* 31, 364–375.
- UICN, 2016. Directrices para la aplicación de las Categorías y Criterios de la Lista Roja de Ecosistemas de UICN, first ed. Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, Gland.
- Van Nes, E.H., Staal, A., Hanston, S., Holmgren, M., Pueyo, S., Bernardi, R.E., Flores, B.M., Xu, C., Scheffer, M., 2018. Fire forbids fifty-fifty forest. *PLoS ONE*. 13: e0191027. <https://doi.org/10.1371/journal>.
- Watson, J.E.M., Evans, T., Venter, O., Williams, B., Tulloch, A., Stewart, C., Thompson, I., Ray, J.C., Murray, K., Salazar, A., McAlpine, C., Potapov, P., Painter, M., Wilkie, D., Filardi, C., Laurance, W.F., Houghton, R.A., Maxwell, S., Grantham, H., Samper, C., Wang, S., Laestadius, L., Runting, R.K., Silva-Chávez, G.A., Evin, J., Lindenmayer, D., 2018. The exceptional value of intact forest ecosystems. *Nat. Ecol. Evol.* 2, 599-610.
- Webb, T.J., Woodward, F.I., Hannah, L., Gaston, K.J., 2005. Forest Cover-Rainfall Relationships in a Biodiversity Hotspot: The Atlantic Forest of Brazil. *Ecol. Appl.* 15, 1968-1983.
- Wood, S.N., 2018. Package “mgcv” – CRAN. Mixed GAM Computation Vehicle with GCV/AIC/REML Smoothness Estimation, Version 1.8-24.
- Yang, X., Crews, K.A., Yan, B., 2016. Analysis of the pattern of potential woody cover in Texas savanna. *Int. J. Appl. Earth Obs. Geoinf.* 52, 527–531.
- Zak, M.R., Cabido, M., Cáceres, D., Díaz, S., 2008. What drives accelerated land cover change in central Argentina? Synergistic consequences of climatic, socioeconomic, and technological factors. *Environ. Manag.* 42, 181–189.

CAPÍTULO 3

PATRONES GEOGRÁFICOS DE RIQUEZA DE ÁRBOLES EN BOSQUES SERRANOS Y DE QUEBRADA DE URUGUAY

Introducción

Entender los patrones de diversidad, es fundamental tanto por sus aspectos teóricos, como asegurar una efectiva conservación y manejo de los servicios ecosistémicos (Lomolino et al., 2010). Aunque la diversidad biológica se expresa a distintos niveles de organización, el nivel de especies ha sido el más estudiado por ecólogos y biogeógrafos y la riqueza de especies su principal indicador (Fernández et al., 2007). Revisiones y meta-análisis recientes han mostrado que a escalas grandes el clima y secundariamente la heterogeneidad ambiental son sus principales determinantes (Hawkins et al., 2003; Field et al., 2009; Stein et al., 2014; Valdés et al., 2015).

La hipótesis más antigua y mejor estudiada en este campo, se conoce como “Teoría de especies-energía” (Wright, 1983; Currie y Paquin, 1987; Willig et al., 2003). Propone que la diversidad de especies está limitada por la cantidad de energía que entra a los ecosistemas y predice que cuanto mayor sea la disponibilidad de energía, mayor será la riqueza de especies presentes en un lugar (Clarke y Gaston, 2006). Según Hawkins et al., (2003) esta teoría puede desagregarse en más de un mecanismo alternativo. (1) Hipótesis de productividad: plantea que la riqueza está limitada por la cantidad de energía que ingresa a la cadena trófica, (2) Hipótesis de disponibilidad de energía: plantea que la temperatura del ambiente regula las tasas vitales, lo cual determina en última instancia la velocidad de los procesos de especiación. (3) Hipótesis de la tolerancia al congelamiento: vinculada a la capacidad de los organismos de tolerar temperaturas extremas en latitudes altas. Hasta el momento, tanto el marco teórico como la evidencia empírica sustentan el rol central de la energía (Kreft y Jetz, 2007; Whittaker et al., 2007), y en las plantas de la dinámica entre agua y energía (O’Brien, 1998; O’Brien et al., 2000; Hawkins et al., 2003), en la determinación de los patrones de diversidad. Independientemente de los indicadores utilizados en los modelos (e.g.: evapotranspiración real y potencial, índice verde normalizado, temperatura, precipitación), ésta da cuenta de más del 60% de la variabilidad de la riqueza en la mayoría de los estudios analizados, y en el caso del hemisferio sur, estaría principalmente regulada por la disponibilidad de agua (Hawkins et al., 2003).

Además del efecto de predictores climáticos, numerosos trabajos señalan la importancia de otros factores determinantes de la biodiversidad terrestre, en particular la heterogeneidad ambiental o geodiversidad (Shmida y Wilson, 1985; Gaston y Blackburn, 2000; Bailey et al., 2017). La heterogeneidad ambiental da cuenta de la variación en diversidad no explicada climáticamente (Kerr y Packer, 1997; Tukiainen et al., 2016), y su efecto se daría principalmente a través del aumento de disponibilidad de hábitats y una mayor segregación de

recursos limitantes (Ricklefs, 1990). Los indicadores de heterogeneidad ambiental pueden variar de acuerdo al grupo considerado (Hulbert, 2004; Ruggiero y Kitzberger, 2004), pero en los ecosistemas terrestres suele usarse la disponibilidad de hábitats y la geodiversidad (e.g.: suelos, topografía, elevación).

La contribución relativa de estas dos hipótesis varía con el grano y la extensión del estudio, siendo el clima más importante como determinante de los patrones de diversidad a escalas grandes y la heterogeneidad ambiental a escala de paisaje o local (Tello y Stevens, 2010; Tukiainen et al., 2016). En este sentido, diversos estudios indican que el clima y la heterogeneidad ambiental tienen un rol complementario en la generación de los patrones geográficos de diversidad (Jiménez et al., 2009; Cramer y Verboom, 2016).

La región de los Campos en los Pastizales del Río de la Plata, o Sabanas uruguayas, comprenden el sur de Brasil, Uruguay y el este de Argentina y es una de las regiones de pastizales más importantes del mundo, así como una de las más transformadas por el cambio de uso del suelo (Soriano, 1992; Dinerstein et al., 1995; Overbeck, 2013; Brazeiro et al., 2020a). Aunque está dominada por ecosistemas herbáceos y herbáceo-arbustivos, presenta ecosistemas boscosos, principalmente ribereños y serranos, así como vegetación de sabana (Oliveira-Filho, 2009; Andrade et al., 2018, Brazeiro et al., 2020b). En relación a los otros bosques subtropicales del sureste de Sudamérica, los bosques semicaducifolios pampeanos se dan en una zona de alto déficit hídrico y rango de variación de temperatura y bajas temperaturas mínimas (Oliveira-Filho et al., 2013; Rezende et al., 2018). En este sentido, se identificó un claro gradiente latitudinal en la riqueza arbórea, con un marcado decrecimiento de especies hacia el sur de Uruguay (Haretche et al., 2012; Oliveira-Filho et al., 2013).

Uruguay representa el límite sur de distribución para las especies arbóreas de origen atlántico y paranaense que ingresan a su territorio (Cabrera y Willink, 1973; Grela, 2004). En este sentido, se ha señalado el carácter transicional de la flora arbórea uruguaya y la existencia de regiones florísticas: (i) este con bosques serranos y ribereños de influencia paranaense, (ii) oeste con una mezcla de especies paranaenses en bosques ribereños y chaqueñas en los bosques de parque (Chebataroff, 1942; Grela 2004; Haretche et al., 2012). Estas floras ingresan y se distribuyen en el país a través de corredores biológicos como el Río Uruguay y el sistema de Sierras del Este y quebradas del norte (Nores et al., 2005; Brussa y Grela, 2007; Gutiérrez et al., 2015). Aunque estas floras han sido identificadas y descritas, no existe hasta el momento ningún estudio sobre los procesos que generan y mantienen su diversidad.

En el marco del cambio climático se proyecta un aumento de los bosques en Uruguay (Salazar et al., 2007; Anadon et al., 2014). De hecho, estudios recientes evidencian la expansión

en las últimas décadas de los bosques en las sierras del este de Uruguay (Brazeiro et al., 2018; Bernardi et al., 2019), vinculados con el clima y la disminución de la presión de pastoreo (Bernardi et al., 2019). Sin embargo, hasta el momento no sabemos cuál es el rol de los determinantes ambientales y en particular del clima sobre diversidad de estos bosques.

Este capítulo busca comprender ¿Cuáles son los patrones regionales (66.000 ha) de riqueza de árboles en los bosques serranos y de quebrada de Uruguay? y ¿Cuáles son sus principales determinantes ambientales? La flora del bosque serrano y de quebrada de Uruguay es la continuación de los bosques subtropicales paranaenses del sur de Brasil, representando su límite austral. A su vez, dicha flora en Uruguay está asociada a distintas características de hábitat (quebradas, sierras, escarpas), topografía y suelo. En este sentido planteamos que: (1) la riqueza de árboles en los bosques serranos y de quebrada de Uruguay tendrá estrecha relación con las condiciones climáticas, siendo especialmente alta en zonas de mayor disponibilidad de agua y temperatura, (2) habrá un efecto positivo de la heterogeneidad ambiental sobre la riqueza de árboles de estos bosques y (3) dado que esta flora ingresa al país a través de corredores biológicos esperamos encontrar señales de estructura espacial y un gradiente latitudinal de riqueza noreste-suroeste asociada a dichos corredores (quebradas y sierras). Los objetivos de este capítulo son describir y explicar el patrón de riqueza de arbóreas del bosque serrano y de quebrada de Uruguay, y entender su relación con el clima y la heterogeneidad ambiental y evaluar el efecto de la conectividad regional sobre el patrón espacial de riqueza de especies.

Metodología

Base de distribución y riqueza de arbóreas serranas

Para este trabajo se utilizó la base de plantas leñosas elaborada por botánicos del Grupo Biodiversidad y Ecología de la Conservación, de Facultad de Ciencias, a través de distintos proyectos de investigación (Brazeiro et al., 2008; Brazeiro, 2015). Para la generación de distribuciones potenciales, se relevaron 7418 especímenes de los herbarios nacionales: Herbario Bernardo Rosengurtt, Facultad de Agronomía (MVFA: 4504 especímenes), Museo y Jardín Botánico Prof. Atilio Lombardo (MVJB: 2145 especímenes), Museo Nacional de Historia Natural (MVM: 732 especímenes) y Museo de Humanidades y Ciencias (MVHC: 23 especímenes); así como más de 1400 registros de campo y 265 registros de “publicaciones grises”. Estos datos fueron georreferenciados en la grilla del Sistema Geográfico Militar (SGM), que abarca el territorio continental uruguayo, y tiene una resolución de aproximadamente 660 km². Una vez compilada la base de registros se actualizaron los mapas

de distribución publicados por Brussa y Grela (2007), adicionando especies no consideradas en ese trabajo. A partir de los registros se generaron las distribuciones potenciales considerando los requerimientos de hábitat de las especies, la continuidad de los ambientes a partir de las localidades de colecta, y la proximidad de ambientes similares a las localidades de colecta. Las especies leñosas fueron categorizadas según su hábito como: arbustos, helechos arborecentes, arbustos arborecentes y árboles. La definición de árbol utilizada en este estudio fue la propuesta por Haretche *et al.* (2012): “*Los árboles son plantas terrestres o hemiepífitas, perennes, erectas, con uno o pocos tallos bien definidos, parcial o totalmente leñosa, de al menos 5cm a la altura del DAP (1,3m), y una altura de al menos 3m*”.

De la flora arbórea de Uruguay, se seleccionaron las especies “típicas” de la formación serrana a partir de la literatura, tomando como base la publicación de Brussa y Grela (2007) y complementándola con otros trabajos (Brussa *et al.*, 1993; Bonifacino *et al.*, 1998; Grela y Brussa, 2003; Gautreau y Lezama, 2009; Etchebarne y Brazeiro, 2016).

Información ambiental

Para modelar la relación de la riqueza potencial de arbóreas serranas con la variabilidad ambiental, se compiló una base ambiental, utilizando la misma grilla del Sistema Geográfico Militar (SGM), con resolución de 660 km². Dicha base compila información de distintas fuentes (Tabla 3.1), que tuvo como objetivo incluir variables ambientales que representaran las principales hipótesis teóricas a ser estudiadas aquí, en particular la hipótesis de especies-energía y la hipótesis de heterogeneidad.

A continuación, se hace una breve puntualización sobre las fuentes de información de las variables ambientales: Las variables climáticas y topográficas descargadas de Worldclim (<http://www.worldclim.org>), se obtienen a partir de la interpolación (ANUSPLIN-SPLINA software) de registros de las estaciones meteorológicas en el período 1950-2000. Para dicha interpolación se usaron estaciones meteorológicas con por lo menos 10 años de registros en ese período de tiempo. Se descargaron las capas con una resolución espacial de 2,5 minutos (~ 5 km) y posteriormente fueron cortadas con el mapa de límites de Uruguay.

La integral anual del índice verde normalizado (IVN-I), un estimador de la productividad primaria neta aérea (PPNA) fue derivada de la curva estacional del IVN a partir de 20 años de imágenes de los satélites NOAA/AVHRR (1981-2000), que fue publicada en el trabajo de Baeza *et al.* (2006). A su vez, también se incluyó como proxy de la PPNA, los datos de NDVI generados por Ceroni *et al.* (2015) a partir del análisis de imágenes del sistema SPOT-VG en el período abril 1998-marzo 2012.

Para la modelación, de la grilla de 302 celdas del SGM se seleccionarán solo aquellas en las que efectivamente se detectó presencia de bosque serrano, por lo que finalmente se trabajó con los datos de 137 celdas.

Tabla 3.1. Variables ambientales compiladas a escala de carta (660 km²), agrupadas según la hipótesis explicativa (HA: Heterogeneidad Ambiental y EE Especies-Energía), que fueron utilizadas en los análisis de riqueza de especies. Las mismas están discriminadas por categoría (discreta o continua) y se indica la fuente de donde fueron extraídas. En el caso de las variables discretas el número de categorías se indica entre paréntesis.

Variables según hipótesis	Definición	Categoría	Fuente
Variables (HA)			
Geoformas	Geoforma dominante en la carta (11)	Discreta	Panario (1988)
Suelos	Suelo dominante en la carta (14)	Discreta	Altamirano <i>et al.</i> (1976)
H _{suelos}	Diversidad (Shannon) de suelos	Continua	Altamirano <i>et al.</i> (1976)
R _{suelos}	Riqueza de suelos	Continua	Altamirano <i>et al.</i> (1976)
Alt _{máx} y Alt _{máx} ²	Altitud máxima y su término cuadrático	Continua	IDE / MTOP
R _{alt}	Rango altitudinal	Continua	IDE / MTOP
Alt _{med}	Altura media	Continua	IDE / MTOP
Alt _{var}	Varianza en altura	Continua	IDE / MTOP
Área de BS	Cobertura de bosque serrano en la carta	Continua	Elaboración propia (Capítulo 1)
Variables (E-E)			
T _{med} , T _{med} ² y CV_T _{med}	Temperatura media, su término cuadrático y el coeficiente de variación	Continua	Worldclim
T _{max} , T _{max} ² y CV_T _{max}	Temperatura máxima	Continua	Worldclim
T _{max1}	Temperatura máxima de enero (mes más cálido)	Continua	Worldclim
T _{min} , T _{min} ² y CV_T _{min}	Temperatura mínima	Continua	Worldclim
T _{min7}	Temperatura mínima de julio (mes más frío)	Continua	Worldclim
Prec _{med} , Prec _{med} ² y CV_Prec	Precipitación media, su término cuadrático y el coeficiente de variación	Continua	Worldclim
Prec ₆	Precipitación de junio	Continua	Worldclim
P cálidos	Precipitación media (ene-feb-mar)	Continua	INUMET
P fríos	Precipitación media (jun-jul-ago)	Continua	INUMET
P anual	Precipitación acumulada anual	Continua	INUMET
BHS	Balance Hídrico Superficial	Continua	INUMET
ETP	Evapotranspiración potencial	Continua	INUMET
ETR	Evapotranspiración real	Continua	Proyecto PPR - DNM
NDVI	Índice de vegetación de diferencia normalizada	Continua	Ceroni (2015)
IVN-I	Integral Anual del Índice Verde Normalizado.	Continua	Baeza <i>et al.</i> (2006)

Modelación de la riqueza de arbóreas serranas

La descripción de la metodología aplicada para el análisis de la colinealidad entre los predictores ambientales, la selección de variables y las características de los modelos GLM y GAM se describen detalladamente en “Modelación de la distribución y cobertura del bosque serrano” de la sección Materiales y métodos del Capítulo 2 de esta tesis.

Actualmente es ampliamente reconocido entre los ecólogos el desafío que conlleva el análisis de datos espaciales de distribución, riqueza de especies y variables ambientales, debido a que generalmente presentan dependencia espacial (Dormann et al., 2007). La dependencia, o autocorrelación espacial, se da cuando el valor de una variable en una carta se asemeja más a los de las cartas cercanas (positiva), y menos a los de aquellas cartas lejanas (negativa) de los esperado por azar, es decir no son independientes entre sí (Legendre y Legendre, 1998). Este efecto de pseudoreplicación espacial de los datos, puede aumentar los errores de Tipo I (falso positivo) en los modelos (Legendre, 1993) y alterar fuertemente los coeficientes en la regresión (Bini et al., 2009), lo que condiciona nuestra capacidad de hacer inferencias y predicciones ecológicas (Miller et al., 2007).

Se ha desarrollado una serie de métodos que intentan dar cuenta de la dependencia espacial de los datos en la modelación de fenómenos ecológicos (Dormann et al., 2007; Miller et al., 2007; Flecher y Fortín, 2018). En este trabajo, luego de comprobar mediante correlogramas y semivariogramas una fuerte presencia de autocorrelación en los residuos del modelo ambiental, decidimos aplicar modelos autocovariados (Augustin et al., 1996). Esta es una aproximación bastante sencilla y similar a una regresión no espacial, que incorpora una autocovariable ($autocov_i$), para modelar el efecto de la vecindad (Flecher y Fortín, 2018).

$$autocov_i = \frac{\sum_{j=1}^{k_i} w_{ij} Y_j}{\sum_{j=1}^{k_i} w_{ij}}$$

Donde:

$autocov_i$ es un promedio ponderado de los k_i valores de la vecindad, a cierta distancia Euclidiana (h_{ij}) del sitio i .

$w_{ji} = 1/h_{ij}$, es el peso de un punto vecino j sobre el sitio i .

En general esta autocovariable se calcula basándose en la vecindad de primer orden, es decir en base a las celdas adyacentes.

En ese caso $y_j = 1$ para las k celdas vecinas y para el resto $y_j = 0$.

(Augustin et al., 1996; Betts et al., 2008).

Dado que algunos autores han señalado que la inclusión de una autocovariable en el modelo puede enmascarar el efecto de otros predictores ambientales, en este trabajo seguimos la aproximación de “residuos autocovariados” (RAC por sus siglas en inglés), propuesta por Crase et al. (2012). Básicamente, el término espacial es construido en base a los residuos del modelo ambiental y luego incorporado al modelo de regresión (Crase et al., 2012).

En este trabajo, luego de aplicar modelos lineales y modelos lineales generalizados (GLM), se definió utilizar GAM, implementándolo con el paquete “mgcv” de R (Wood, 2018), para tener una mayor flexibilidad al modelar relaciones no lineales entre la riqueza de arbóreas serranas y las variables ambientales. El rendimiento de los modelos fue evaluado a través del R^2_{ajustado} y la Devianza explicada. Los modelos fueron comparados entre sí mediante el criterio de información de Akaike (AIC por su sigla en inglés). La autocorrelación espacial de los residuos fue explorada en el modelo netamente ambiental mediante semivariogramas y correlogramas, utilizando el Índice de Morán (Legendre, 1993). Dado que se detectó una fuerte autocorrelación en los residuos, se incorporó una autocovariable, que dio cuenta exitosamente de la misma.

Resultados

En base a los registros y revisión de publicaciones se concluyó que la flora arbórea serrana está compuesta por 73 especies (Tabla 1 del Anexo II), lo que representa aproximadamente la mitad de la flora arbórea nativa del Uruguay (Haretche et al., 2012). Las especies se agrupan en 31 familias, de las cuales un 55% está representada por una única especie. Las familias más importantes de la flora serrana fueron: Myrtaceae con diez especies y Anacardiaceae y Salicaceae ambas con seis especies (Fig. 3.1.).

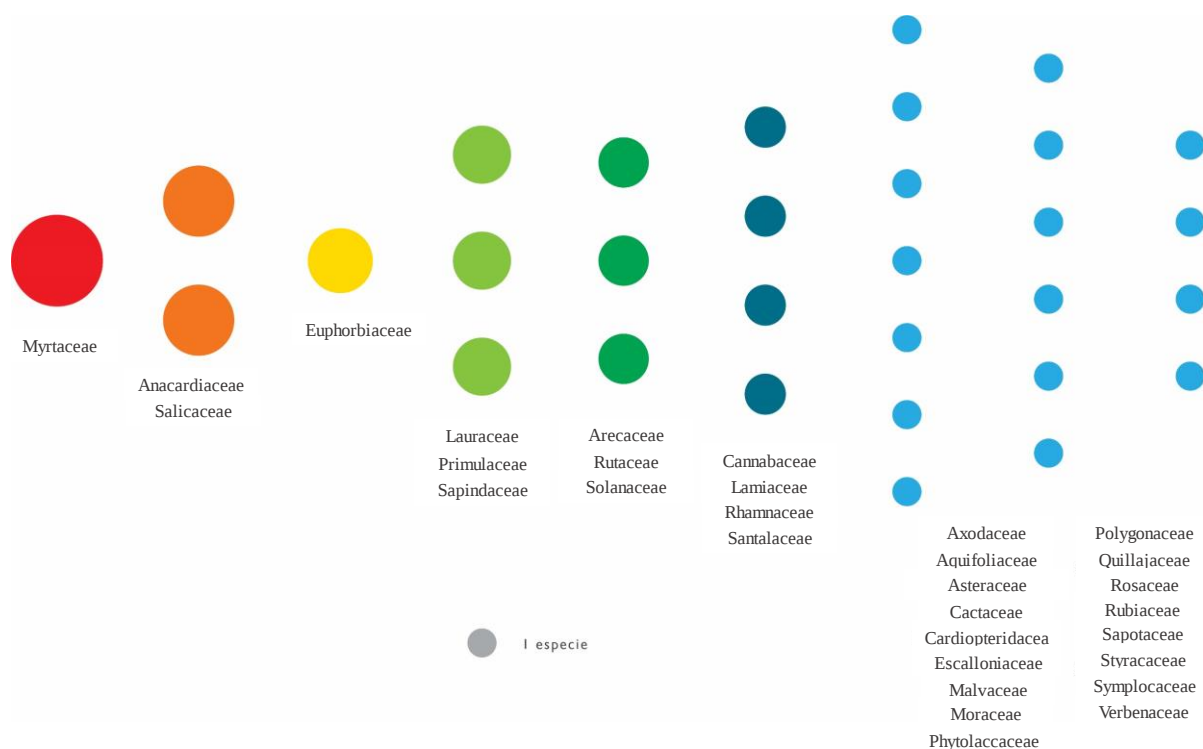


Figura 3.1. Distribución de las especies arbóreas serranas por familia en el conjunto de las cartas donde se distribuye el bosque serrano en Uruguay (660 km²).

El 87% de las especies arbóreas serranas son de origen paranaense o chaqueño-paranaense, acompañadas por un conjunto mucho menor de especies chaqueñas, pampeanas y una especie de distribución pantropical (Fig. 3.2).

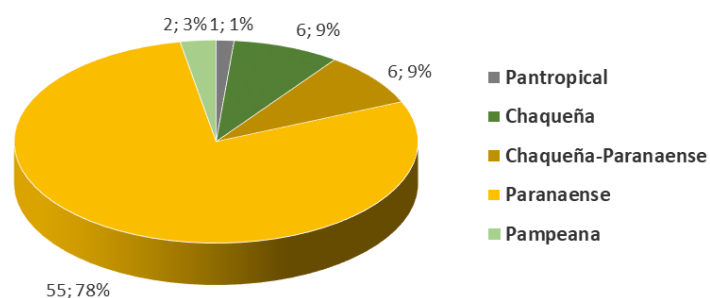


Figura 3.2. Distribución de especies arbóreas serranas por familias, indicando su origen biogeográfico. Solo se muestran familias con 2 o más especies.

La riqueza de arbóreas serranas varía sustancialmente en el espacio, disminuyendo de norte a sur y de este a oeste, con dos núcleos de alta riqueza de especies uno en Rivera y norte de Tacuarembó y otro en Cerro Largo y Treinta y Tres (Fig. 3.3).

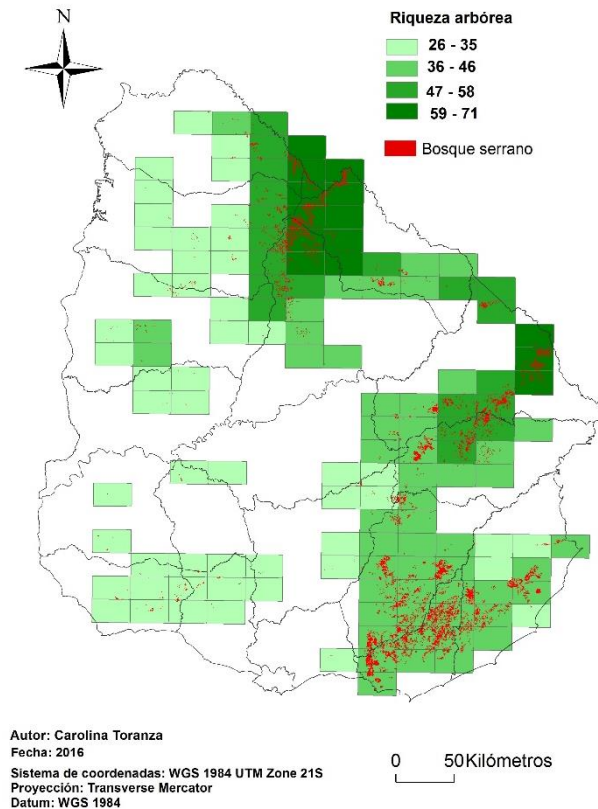


Figura 3.3. Riqueza potencial de especies arbóreas serranas en Uruguay (escala 1:50.000).

Asimismo, la riqueza de arbóreas serranas disminuye con la latitud, siguiendo el gradiente latitudinal riqueza de especies (Fig. 3.4).

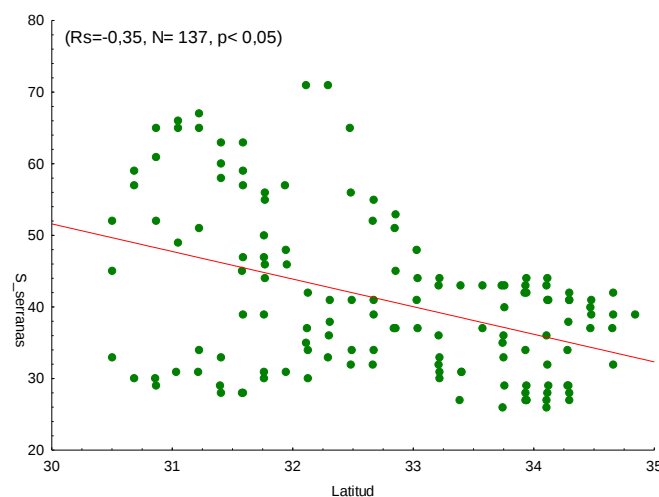


Figura 3.4. Relación entre la riqueza de arbóreas serranas y la latitud.

Una vez que se realizó la selección de variables para disminuir la colinealidad y se identificaron interacciones mediante BRT (Fig. 1-Anexo II), se aplicaron modelos de regresiones polinómicas y posteriormente GAM con variables ambientales. Ambos

modelos explicaron una proporción importante de la variabilidad de la riqueza de arbóreas (Tabla 3.2). Sin embargo, estos modelos lograron controlar adecuadamente la dependencia espacial en los residuos (Fig. 3.5). En consecuencia, se realizó un nuevo GAM con variables ambientales incluyendo una autocovariable. Este modelo explicó un 83% de la variabilidad de la riqueza de especies (Tabla 3.2) y dio cuenta de la dependencia espacial de los residuos (Fig. 3.5).

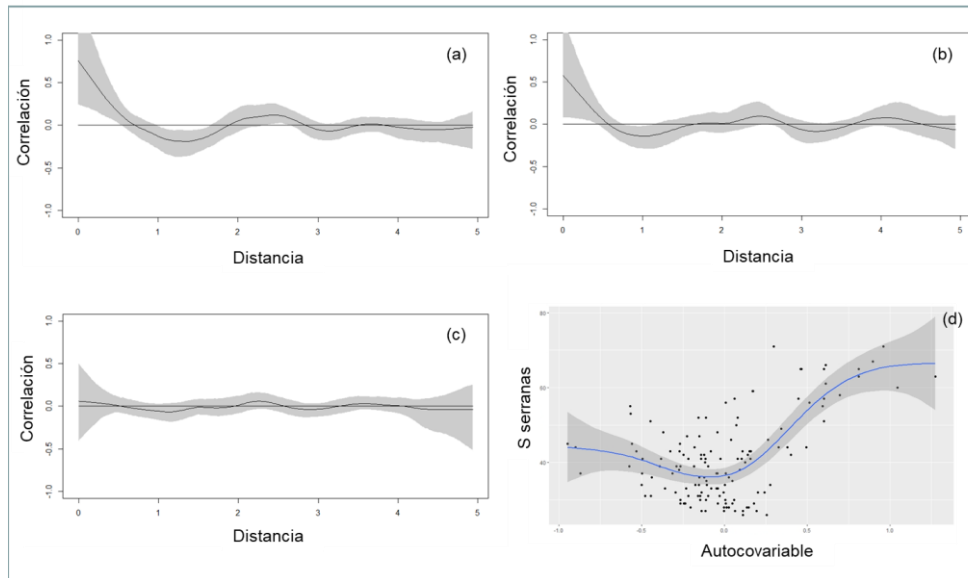


Figura 3.5. Correlogramas mostrando la dependencia espacial de los residuos de los modelos aplicados a la riqueza de especies. (a) Modelo de regresión polinómica, (b) GAM con predictores ambientales, (c) GAM con predictores ambientales y la autocovariable. (d) Relación entre la riqueza de arbóreas serranas y la autocovariable generada con los residuos del modelo GAM ambiental.

Los análisis de modelación evidenciaron una clara y consistente señal de algunas variables ambientales sobre la riqueza potencial de arbóreas serranas. Se encontró una fuerte relación entre la disponibilidad de hábitat, es decir la cobertura de bosque serrano, con la riqueza de especies arbóreas (Tabla 3.2, Fig. 3.6). Cabe comentar que, aunque los modelos no retuvieron el efecto de la altura o la pendiente sobre la riqueza de especies, estas variables presentaron una relación positiva (Fig. 2a y 2c-Anexo II). Aparentemente esta relación riqueza-altura y riqueza-pendiente está mediada por la relación entre la topografía y la cobertura de bosque serrano en la carta (Fig. 2b y 2d-Anexo II). También se encontró un efecto positivo de la evapotranspiración potencial sobre la riqueza. Asimismo, variables vinculadas con la disponibilidad de agua (ej. precipitación anual, precipitación invierno, balance hídrico superficial) también

mostraron una relación positiva con la riqueza potencial de especies. La evapotranspiración potencial, un *proxi* de la disponibilidad de energía, se asoció positivamente a la riqueza arbórea; y en contraste se encontró una relación negativa con la variabilidad de la temperatura máxima (Tabla 3.2). Algunos de los modelos mostraron una asociación positiva entre la productividad con la riqueza de especies, aunque débil, y la misma no fue seleccionada en el modelo final. La inclusión de una autocovariable que captura el componente de espacial en los residuos del modelo ambiental mostró ser una buena aproximación. Ya que no enmascaró los efectos de los predictores ambientales y logra captar bien el componente espacial de la variación de la riqueza no vinculada con la variabilidad ambiental (Fig. 3.5).

Tabla 3.2. Resultado de los modelos aplicados para evaluar la relación entre la riqueza de arbóreas serranas y las variables ambientales. MRP: modelo de regresión polinómica; GAM amb incluyendo solo predictores ambientales y GAM amb+esp que incluye los predictores ambientales y una autocovariable. Se indican las relaciones encontradas (S indica la inclusión de un suavizador) y el grado de significancia. Se presenta el coeficiente de determinación ajustado (R_{aj}^2), la devianza explicada en el caso de los GAM y el AIC.

Predictores	MRP	GAM amb	GAM amb+esp
Log(áreaBS)	(+)***	(+)***	(+)***
Log(áreaBS) ²	(+)**	(+)**	
P_anual	(+)**	S*	
P_fríos	(+)*	S***	S***
P_fríos ²	(-)***		
P_anual:P_fríos	(+)**	(+)***	(+)***
BHSene			(+)*
CV_T_max	(-)**	***	(-)***
PET	(+)*	(+)*	(+)*
NDVI	(+)*	S*	
NDVI ²	(+)**		
Autocovariable			S***
R_{aj}^2	0,70	0,77	0,83
Dev. explicada		81	85
AIC	901	878	828

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Tabla 3.3. Resultados del ANOVA indicando el F para cada variable o función de suavizado incluida en el modelo final GAM amb+esp.

Predictores	F
Log(áreaBS)	31,3***
PET	6,9**
BHSene	4,9*
CV_T_max	18***
P_anual:P_fríos	7,7**
S(P_fríos)	12,7***
S(Autocovariable)	15,8***

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

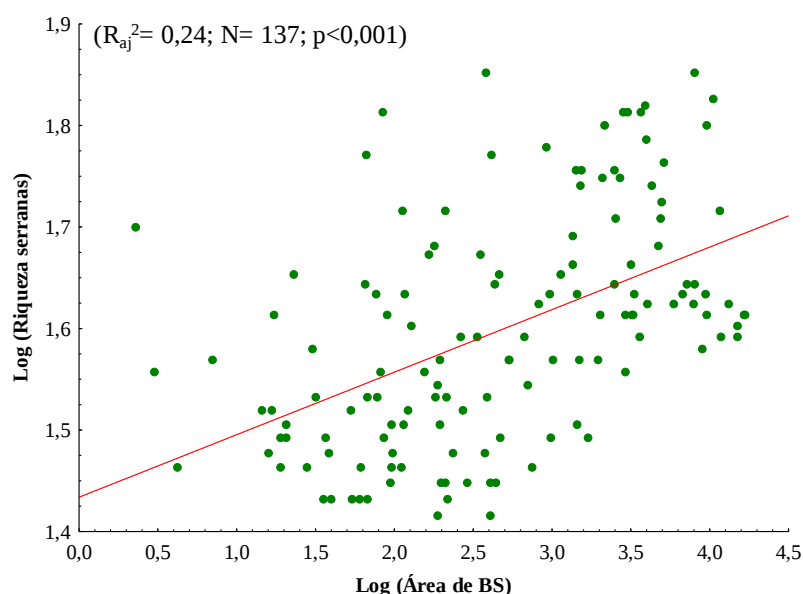


Figura 3.6. Relación log-log entre la riqueza de arbóreas serranas y el área de bosque serrano por carta (66.000 ha).

Finalmente, cabe señalar que se detectaron diferencias en la riqueza de arbóreas serranas entre distintos tipos de suelos (K-S=32,1, gl=8, $p < 0,001$), siendo los acrisoles y luviosoles los tipos de suelo dominantes en las zonas de alta riqueza (Fig. 3.7a). Parte de este efecto del tipo de suelo se mantiene en los residuos del GAM que incluye la autocovariable (K-S= 23,4, gl= 8, $p < 0,01$), es decir una vez que se dio cuenta de otros efectos ambientales y espaciales. Si bien la variación explicada en los residuos es baja, varían entre -2 y 2, se observan residuos positivos sobre celdas con dominio de acrisoles (Fig. 3.7b). Estos suelos se dan principalmente en Rivera, Tacuarembó y Cerro Largo

coincidiendo con los núcleos de riqueza de especies del noreste de Uruguay (Fig. 3-Anexo II).

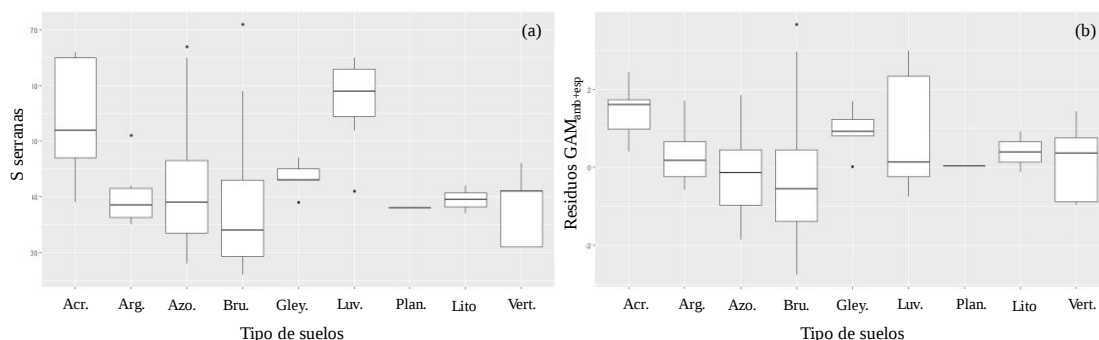


Figura 3.7. Diagrama de caja mostrando: (a) la riqueza de arbóreas serranas y (b) los residuos del modelo GAM ambiental incluyendo la autocovariable, en función del tipo de suelo dominante en la carta. Acr.: acrisoles, Arg.: argisoles, Azo.: azonales, Bru.: brunosoles, Gley.: gleysoles, Luv.: luviosoles, Plan.: planosoles, Lito.: litosoles y Vert.: vertisoles.

Discusión

Patrón espacial de riqueza de arbóreas serranas en Uruguay

La riqueza de arbóreas serranas mostró una importante variabilidad geográfica, con núcleos de alta riqueza en el noreste del país ($S > 70$ especies), y zonas de baja diversidad en los bosques del sur y oeste de Uruguay, situados fuera del corredor de Sierras del Este y quebradas del norte ($S < 30$ especies). En esta línea, se detectó un gradiente latitudinal en la riqueza de especies, que concuerda con lo reportado previamente para los bosques de la región pampeana (Oliveira-Filho et al., 2013; Rezende et al., 2017). La flora arbórea de los bosques serranos es de origen paranaense, como se preveía de acuerdo con trabajos fitogeográficos anteriores (Chebataroff, 1942; Grela, 2004; Brussa y Grela, 2007) y el predominio de la familia Myrtaceae enfatiza su relación con los bosques del sur de Brasil y su continuidad con la flora de la Serra do Sudeste (Jarenkow y Waechter, 2001; Junitz y Jarenkow, 2003). El bajo número de especies por género y la gran cantidad de familias representadas por una sola especie, resaltan el carácter transicional de esta flora (Haretche et al., 2012) y señala la existencia de una interdigitación del bioma de Mata Atlántica en la Pampa, más allá de los límites propuestos para la zona de transición (Gonçalves y Souza, 2014).

La relación entre los patrones espaciales de riqueza arbórea y la variabilidad ambiental ha sido documentada a diferentes escalas espaciales (Kreft y Jetz, 2010; Cramer

y Verboom, 2016; Chu et al., 2019). Los resultados de este trabajo coinciden con estudios previos desarrollados a mesoescala, mostrando el vínculo entre el clima y factores ambientales con la riqueza de plantas en Sudamérica (Jiménez et al., 2009). Los modelos aplicados aquí muestran que casi el 80% de la variación geográfica de la riqueza de arbóreas serranas es explicada por las condiciones ambientales actuales. El clima cumple un rol central en el patrón de riqueza de arbóreas del bosque serrano, detectándose un efecto importante y consistente de variables vinculadas a la disponibilidad de agua y energía, en línea con lo señalado para múltiples grupos biológicos (Hawkins et al., 2003). En este trabajo no se detectó un rol significativo de la heterogeneidad ambiental sobre la riqueza, sino la presencia de determinadas condiciones ambientales tales como la disponibilidad de hábitat y el tipo de suelo, así como un efecto indirecto de la altitud sobre la riqueza de especies.

Rol del clima: dinámica agua-energía y la estacionalidad sobre la riqueza de arbóreas serranas

Distintos mecanismos subyacen al efecto del clima y a las relaciones observadas entre energía y riqueza de especies (Hawkins et al., 2003). En el caso de las plantas, la energía vinculada a la radiación fotosintéticamente activa ha sido señalada como el factor fundamental para entender la variación geográfica de la riqueza (Clarke y Gaston, 2006). Como la captación de energía por parte de las plantas está directamente ligada a la disponibilidad de agua, una de las hipótesis de energía que más contribuye a explicar los patrones espaciales de riqueza en este grupo se vincula con la variación en la disponibilidad de agua (Currie, 1991; O'Brien, et al., 1993; O'Brien, 1998; Kreft y Jetz, 2007). Este estudio aporta evidencia que sustenta esta hipótesis, dado que la variabilidad geográfica de la riqueza de arbóreas serranas se asoció positivamente con distintos predictores vinculados a la disponibilidad de agua.

La precipitación media anual, la precipitación en los meses invernales, así como un factor de interacción estas variables promovieron la riqueza de especies de los bosques serranos en Uruguay. Este hallazgo, además, es consistente con estudios recientes en patrones de riqueza en árboles de la mata atlántica, en particular en la porción sur del bioma (Zwiener et al., 2020). Esta dependencia de la precipitación, detectada hacia el límite sur de distribución de esta flora, enfatiza el rol de la disponibilidad de agua en la relación energía-riqueza en plantas (Clarke y Gaston, 2006).

Además del efecto de la precipitación, se detectó un efecto positivo y consistente de la evapotranspiración potencial sobre la riqueza. Esta variable, que mide la velocidad en la que una superficie saturada pierde agua a la atmósfera, es uno de los proxys de energía más vinculados a los patrones de riqueza de árboles (Currie, 1991, Hawkins et al., 2003). De hecho, los trabajos capitales de O'Brien (1993,1998), argumentan que la evapotranspiración potencial junto con la precipitación son el mejor predictor de riqueza en plantas terrestres. Finalmente, se encontró un efecto positivo del balance hídrico superficial de enero, el mes más cálido y con mayor déficit hídrico, sobre la riqueza de serranas. Este predictor integra la precipitación, la evapotranspiración y las propiedades del suelo, lo que representa una medida real del agua disponible para las plantas (Pausas et al., 2003), lo que afecta directamente las tasas de crecimiento (Iijima et al., 2008). No es sorprendente, que también esta variable fue identificada recientemente como uno de los principales predictores de la riqueza arbórea en la Mata Atlántica (Zwiener et al., 2020).

La riqueza de serranas estuvo negativamente relacionada con la variación anual de la temperatura. Este resultado apoya la hipótesis de variabilidad ambiental, según la cual menos cantidad de especies son capaces de soportar condiciones ambientales variables, lo que genera una disminución desde los trópicos hacia las zonas templadas (Whittaker et al., 2001; Ruggiero y Kitzberger, 2004). El efecto de la variabilidad o estacionalidad climática sobre la riqueza ha sido menos estudiado que el efecto absoluto de las variables como la temperatura (ej: media, máxima y mínima). Sin embargo, se ha documentado en múltiples trabajos el rol de la variabilidad o estacionalidad climática, como factor limitante de la dispersión de los clados tropicales hacia zonas templadas y en los gradientes de riqueza (O'Brien et al., 1993; Wiens et al., 2006; Wang et al., 2010).

La hipótesis de tolerancia al congelamiento, planteada ya por von Humboldt, propone que la temperatura mínima impone restricciones fisiológicas que la convierten en un factor limitante para la dispersión de especies tropicales hacia latitudes altas, lo que contribuye a explicar el gradiente latitudinal de riqueza de especies. (Francis y Currie, 2003; Hawkins et al., 2003). En el presente estudio no encontramos evidencia que sustente esta hipótesis, contrariamente a lo encontrado por anteriores estudios sobre la flora arbórea de esta región (Giehl y Jarenkow, 2012; Oliveira-Filho et al., 2013; Zwiener et al., 2020). La temperatura mínima no fue seleccionada como un predictor importante en ninguno de los modelos, ni tampoco se detectó una relación significativa con la riqueza en análisis de regresión simple. Parte de la explicación puede tener que ver con el estrecho

rango de latitud del estudio (30° - 35° S), o con que las especies tropicales que llegan a Uruguay corresponden a un sub-ensamble del bioma atlántico, ya filtrado por la temperatura.

Rol de la disponibilidad de hábitat y tipo de suelo sobre la riqueza de arbóreas serranas

Diversos trabajos han planteado que la heterogeneidad ambiental complementa el efecto del clima en la determinación de los gradientes de riqueza de especies (Bailey et al., 2017). Este efecto ha sido particularmente identificado a escalas espaciales intermedias o pequeñas (Shmida y Wilson, 1985; Pausas et al., 2003) y ha sido observado en patrones de riqueza de plantas del noroeste de Sudamérica (Jiménez et al., 2009; Distler et al., 2009). Los resultados del presente estudio no son consistentes con esta hipótesis, ya que la riqueza de árboles en los bosques serranos de Uruguay no se vinculó a la heterogeneidad ambiental. La disponibilidad de hábitat (i.e., área de bosque) y secundariamente la presencia de ciertos tipos de suelo, fueron los únicos factores no climáticos que se relacionaron significativamente con la riqueza de árboles serranos.

El efecto del hábitat sobre la riqueza de especies ha sido demostrado a través de diferentes indicadores (Steffan-Dewenter, 2003; Menéndez et al., 2007; Liira et al., 2008; Gao et al., 2018), entre ellos el área (Krauss et al., 2004). En este trabajo, se evaluó la disponibilidad de hábitat como la cobertura de bosque serrano en la carta, corroborándose una relación log-log lineal y positiva entre la riqueza de árboles y la cobertura de bosque serrano. Asimismo, esta variable fue identificada como la de mayor importancia en los modelos GAM ambiental y ambiental+espacial. La relación entre la riqueza y el área de hábitat es uno de los fenómenos ecológicos mejor conocidos y documentados (Lomolino, 2001). Esta relación es especialmente relevante, porque la disponibilidad de hábitat ha sido identificada como uno de los principales factores explicativos de los cambios impulsados por el cambio climático, en la distribución de las especies en múltiples grupos taxonómicos (Platts et al., 2019).

Coincidiendo con otros estudios en riqueza de plantas (Veetas y Ferrer-Castán, 2008; Zellweger et al., 2015), encontramos un efecto del tipo de suelo sobre la riqueza de arbóreas serranas. Esto va en línea con lo encontrado en el capítulo 2, donde se detectó que los bosques serranos en Uruguay se distribuyen principalmente en suelos de textura liviana y alta rocosidad. En particular, la riqueza de arbóreas serranas fue mayor en suelos desaturados y lixiviados, luviosoles y acrisoles. Como se mencionó, aún luego de dar cuenta de otros efectos ambientales, se mantuvo un efecto significativo de la presencia de

acrisoles sobre la riqueza de árboles serranos. Los acrisoles son suelos con una baja saturación de bases y alta acidez y contenido de aluminio, que se dan en superficies antiguas con colinas u ondulaciones, cuya vegetación típica son los bosques (FAO, 2008). Suelen darse en zonas húmedas y relativamente cálidas, como en ciertas zonas de bosques subtropicales o caducifolios templados (FAO, 2008; Adams et al., 2019). Los acrisoles son los suelos menos fértiles del país y están íntimamente asociados a la presencia de bosque. Esta asociación podría ser de muy largo plazo, vinculada a posibles refugios pleistocénicos, lo que incluso podría explicar el origen de estos suelos en Uruguay (Panario *comm. pers.*).

Variación espacial no-ambiental de la riqueza de arbóreas serranas

Como se discute arriba, la variabilidad ambiental explica gran parte del patrón de riqueza de arbóreas del bosque serrano. Sin embargo, la incorporación de una autocovariable, que da cuenta de la variación espacial “no ambiental” mejoró significativamente el modelo y controló la dependencia espacial de los residuos. Esta variable, no representa varianza no explicada, sino la presencia de otros fenómenos espacialmente explícitos, no vinculados con el clima actual tales como: la historia biogeográfica (Diniz-Filho y Bini, 2005, Currie, 2007) y la dispersión de los organismos a través de los corredores serranos. Asimismo, la riqueza de los núcleos de alta diversidad fue subestimada por los modelos aplicados en este trabajo, incluso por el modelo incluyendo la autocovariable (Fig. 4-Anexo II) y podría estar vinculada asimismo a fenómenos históricos u otros procesos ecológicos.

Los cambios climáticos pasados, en especial durante el cuaternario, produjeron la expansión hacia el sur de flora boscosa tropical y subtropical durante los períodos interglaciares y su retracción durante las glaciaciones, que en nuestra región generaron enfriamiento de la temperatura y aumento de la aridez (Rambo, 1954). Según la teoría de refugios pleistocénicos, existieron áreas particulares -refugios- donde esta flora tropical logró persistir aún con condiciones climáticas desfavorables. Estudios recientes sobre la estructura geográfica de la variabilidad genética de distintas plantas como: *Turnera sidoides* (Speranza et al., 2007; Moreno et al., 2018), *Eugenia uniflora* (Jolochín, 2016; Turchentto-Zolet et al., 2016) o *Ilex paraguariensis* (Hernández, 2019), indican que las quebradas del norte y las Sierras del Este actuaron como refugios pleistocénicos y permitieron la persistencia de una flora relictual de características tropicales. Esto contribuiría a entender porque en esas zonas la riqueza de árboles es mayor a la esperada

por el clima y la heterogeneidad ambiental actual, y coincide con lo encontrado en núcleos de alta diversidad de plantas en otras regiones (Médail y Diadema, 2009). En la actualidad, la favorabilidad de las condiciones climáticas y la disminución de la presión de pastoreo en el este de Uruguay (Anadón *et al.*, 2014; Bernardi *et al.*, 2019), estaría propiciando nuevamente la expansión de la flora boscosa por los corredores serranos, lo que podría explicar parte de la estructura espacial no climática en la riqueza de arbóreas.

Una hipótesis alternativa para explicar la alta riqueza de estos núcleos fue planteada por Pérez-Quesada y Brazeiro (2013) para la flora leñosa de Uruguay. Estos autores plantearon la existencia de un efecto de masa (Schmida y Wilson, 1985), asociado a la dispersión de propágulos a través de la continuidad geomorfológica y de hábitat con la Cuesta de Haedo y el Serra do Sudeste del sur de Brasil (Chebataroff, 1942; Grela, 2004). Según los autores, la alta riqueza puede explicarse por la presencia de tipos de hábitat particulares y espacialmente localizados (ej. escarpas y quebradas), que permiten la presencia de especies de distribución restringida en Uruguay (Pérez-Quesada y Brazeiro, 2013), aumentando así la riqueza de leñosas en los núcleos.

CONCLUSIONES

El patrón geográfico de la riqueza de árboles serranos presenta una alta variabilidad a escala gruesa en Uruguay, caracterizada por una marcada tendencia decreciente con la latitud y la presencia de dos núcleos de alta riqueza en el este y noreste del país. En este sentido se corrobora la hipótesis planteada ya que un alto porcentaje de la variación espacial de la riqueza se asocia al clima actual, aumentando con la disponibilidad de agua (pluviosidad) y energía (temperatura, evapotranspiración). A la escala estudiada, no se encontró sustento a la hipótesis de que la heterogeneidad ambiental sea un factor importante para determinar el patrón de riqueza de árboles, pero si la disponibilidad de hábitat (i.e., cobertura de bosque en la carta) y secundariamente el tipo de suelo (asociación con acrisoles). Finalmente, se identificó que una fracción de la variabilidad geográfica de la riqueza que no se explica por el ambiente. Dicha estructura espacial de la riqueza podría estar vinculada con los corredores biológicos de quebradas y sierras del este, pero también puede ser producto de otros fenómenos espaciales y/o históricos aún no comprendidos.

Bibliografía

- Adams M.B., Kelly C., Kabrick J. y Schuler J. Temperate forests and soils, Pp. 83-108 en: Busse M., Giardina C.P., Morris D.M. y Page-Dumroese D.S. (Eds.) *Global change and forests soils* (Developments in soil science volume 36), 1st edition. Elsevier, Amsterdam. 518pp.
- Anadón J.D., Sala O.E. y Maestre F.T. (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.
- Andrade B., Marchesi E., Burkart S., Steubal R.B., Lezma F., *et al.* (2018) Vascular plant species richness and distribution in the Río de la Plata grasslands. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 188: 250–256.
- Augustin N.H., Muggleston M.A. y Buckland S.T. (1996). An autologistic model for the spatial distribution of wildlife. *Journal of Applied Ecology*, 33: 339-347.
- Baeza S., Paruelo J.M. y Altesor A. (2006) Caracterización funcional de la vegetación del Uruguay mediante el uso de sensores remotos. *Interciencia*, 31: 382-388.
- Bailey J.J., Boyd D.S., Hjort J., Lavers C.P. y Field R. (2017) Modelling native and alien vascular plant species richness: At which scales is geodiversity most relevant? *Global Ecology and Biogeography*, 26: 763–776.
- Bernardi R.E., Buddeberg M., Arim M. y Holmgren M. (2019) Forests expand as livestock pressure declines in subtropical South America. *Ecology and Society*, 24(2):19.
- Betts M.G., Ganio L.M., Huso M.M.P., Som N.A., Huettmann F., Bowman J. y Wintle B.A. (2008) Comment on “Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review”. *Ecography*, 32: 374-378.
- Bini L.M., Diniz-Filho J.A.F., Rangel T., Akre T.S.B., Albaladejo R.G., *et al.* (2009) Coefficient shifts in geographical ecology: an empirical evaluation of spatial and non-spatial regression. *Ecography*, 32: 193–204.
- Brazeiro A., Achkar M., Toranza C. y Bartesaghi L. (2020a) Agricultural expansion in Uruguayan grasslands and priority areas for vertebrate and woody plant conservation. *Ecology and Society*, 25(1):15.
- Brazeiro A., Betancourt A. y Haretche F. (2020b) Bosques nativos de Uruguay: distribución, diversidad y propuesta de clasificación. *Plantae*, 3: 18-33.
- Brazeiro A., Brussa P. y Toranza C. (2018) Efectos del ganado en la dinámica del ecotono bosque-pastizal en paisajes serranos de Uruguay. *Ecosistemas*, 27(3): 14-23.
- 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. 122 pp.
- Brazeiro A., Achkar M., Canavero A., Fagúndez C., González E., Grela I., Lezama F., Maneyro R., Bartesaghi L., Camargo A., Carreira S., Costa B., Núñez D., Da Rosa I. y Toranza C. (2008) *Prioridades geográficas para la conservación de la biodiversidad terrestre (Resumen ejecutivo)*. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, 45 pp.
- Bonifacino M., Cattaneo M. y Profumo L. (1998) Caracterización fitosociológica de un bosque de quebrada sobre el A° el Potrero, Cuchilla Negra, Dpto. de Rivera. Tesis de grado, Facultad de Agronomía, Universidad de la República. 104pp.
- Brussa C. y Grela I. (2007) *Flora arbórea del Uruguay, con énfasis en especies de Rivera y Tacuarembó*. COFUSA, Montevideo, Uruguay.
- Brussa C.A., Majo B., Sans C. y Sorrentino A. (1993) Estudio fitosociológico del monte nativo en las nacientes del arroyo lunarejo, Departamento de Rivera. *Fac. Agronomía Boletín de Investigación*, N°38: 32pp.

- Cabrera L. y Willink A. (1973) *Biogeografía de América Latina*. Programa regional de desarrollo científico y tecnológico. Departamento de asuntos científicos, Secretaría General de la OEA, Washington, 120pp.
- Ceroni M., Achkar M., Gazzano I. y Burgueño J. (2015) Estudio del NDVI mediante análisis multiescalar y series temporales utilizando imágenes SPOT, durante el período 1998-2012 en el Uruguay. *Revista de Teledetección*, 43: 31-42.
- Chebataroff J. (1942) La vegetación del Uruguay y sus relaciones fitogeográficas con el resto de América del Sur. *Revista del Instituto Panamericano de Geografía e Historia*, 2: 49-90.
- Chu C., Lutz J.A., Kral K., Vrska T., Yin X., Myers J.A., Abiem I., Alfonso A., et al., (2019) Direct and indirect effects of climate on richness drive the latitudinal diversity gradient in forest trees. *Ecology Letters*, 22: 245–255.
- Clarke A. y Gaston K. (2006) Climate, energy and diversity. *Proceeding of Royal Society B*, 273: 2257–2266.
- Cramer M.D. y Verboom A. (2017) Measures of biologically relevant environmental heterogeneity improve prediction of regional plant species richness. *Journal of Biogeography*, 44(3): 579-591.
- Crane B., Liedloff A.C. y Wintle B.A. (2012) A new method for dealing with residual spatial autocorrelation in species distribution models. *Ecography*, 35: 879–888.
- Currie D.J. (1991) Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *The American Naturalist*, 137: 27-49.
- Currie D.J. (2007). Disentangling the roles of environment and spaces in ecology. *Journal of Biogeography*, 34: 2009-2011.
- Currie D.J. y Paquin V. 1987 Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature*, 329: 326-327.
- Dinerstein E., Olson D.M., Graham D.J., Webster A.V., Primm S.A., et al. (1995) A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean. World Bank, Washington, D.C., USA. [en línea] URL: <http://documents.worldbank.org/curated/en/957541468270313045/pdf/multi-page.pdf>
- Distler T., Jørgensen P.M., Graham A., Davidse G. y Jiménez I. (2009) Determinants and prediction of broad-scale plant richness across the Western Neotropics. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 96: 470-491.
- Dormann C.F., Calabrese J.M., Guillerá-Aroita G., Matechou E., Bahn V., et al. (2018) Model averaging in ecology: a review of Bayesian, information-theoretic, and tactical approaches for predictive inference. *Ecological Monographs*, 88: 485-504.
- Dormann F.C., McPherson J.M., Araújo M.B., Bivand R., Bolliger J. et al. (2007) Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, 30: 609-628.
- Etchebarne V. y Brazeiro A. (2016) Effects of livestock exclusion in forests of Uruguay: Soil condition and tree regeneration. *Forest Ecology and Management*, 362: 120-129.
- Fernández M., Holl J. y Kimberlin S. (2007) Global patterns of biodiversity. Pp: 71-76. En: *Encyclopedia of tidepools and rocky shores*. (Denny M. y Gaines S.D.). University of California Press, California (USA), 735 pp.
- FAO (2008) Descripción, distribución, uso y manejo de Grupos de Suelos de Referencia, Pp. 67-98. En: *Base referencial mundial del recurso suelo*. FAO, Roma. 117pp.
- Field R., Hawkins B.A., Cornell H.V., Currie D.J., Diniz-Filho J.A.F. et al. (2009) Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *Journal of Biogeography*, 36: 132-147.

- Flecher R. y Fortín M-J. (2018) Spatial ecology and conservation modeling. Application with R. 1ra edition. Springer Nature Switzerland. Cham (Switzerland), 523 pp.
- Gao J., Bogonovich M., Du X. y Liu Y. (2018) Habitat is more important than climate and animal richness in shaping latitudinal variation in plant diversity. *Preprints*, doi:10.20944.
- Gautreau P. y Lezama F. (2009) Clasificación florística de los bosques y arbustales de las sierras del Uruguay. *Ecología Austral*, 19:81-92.
- Giehl E.L. y Jarenkow J.A. (2008) Gradiente estrutural no componente arbóreo e relação com inundações em uma floresta ribeirinha, rio Uruguai, sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 22: 741-753.
- Gonçalves E. y Souza A.F. (2014) Floristic variation in ecotonal areas: Patterns, determinants and biogeographic origins of subtropical forests in South America. *Austral Ecology*, 39: 122–134.
- Grela I. (2004) *Geografía florística de las especies arbóreas de Uruguay: Propuesta para la delimitación de dendrofloras*. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, PEDECIBA, Montevideo, Uruguay, 97pp.
- Gutierrez O., Panario D., Achkar M., Bartesaghi L. y Brazeiro A. (2015) Identificación y delimitación de corredores de conservación. En: Brazeiro A. (editor) Pp. 101-113. *Eco-Regiones de Uruguay: biodiversidad, presiones y conservación. Aportes a la Estrategia Nacional de Biodiversidad*. Facultad de Ciencias, CIEDUR, VS-Uruguay, SZU. Montevideo. 122 pp.
- Haretche F., Mai P. y Brazeiro A. (2012) Woody flora of Uruguay: inventory and implication within the Pampean region. *Acta Botanica Brasilica*, 26(3): 537-552.
- Hawkins B.A., Field R., Cornell H.V., Currie D.J., Guégan J.F., Kaufman D.M., Kerr J.T., Mittelbach G.G., Oberdorff T., O'Brien E.M., Porter E.E. y Turner J.R.G. (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84: 3105-3117.
- Hernández P.A. (2019) Estructuración geográfica de la variabilidad genética de *Ilex paraguaiensis* St. Hil. en el Uruguay. Tesis de Maestría en Cs. Agrarias, Fac. de Agronomía, Universidad de la República. 52pp.
- Hulbert A.H. (2004) Species-energy relationships and habitat complexity in bird communities. *Ecology Letters*, 7: 714-720.
- Iijima Y., Kawaragi T., Ito T., Akshalov K., Tsunekawa A. y Shinoda M. (2008) Response of plant growth to surface water balance during a summer dry period in the Kazakhstan steppe. *Hydrological Processes*, 22: 2974–2981.
- Jarenkow J.A. y Waechter J.L. (2001) Composição, estrutura e relações florísticas do componente arbóreo de uma floresta estacional no Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 24: 263-272.
- Jiménez I., Distler T. y Jorgensen P.M. (2009) Estimated plant richness pattern across northwest South America provides similar support for the species-energy and spatial heterogeneity hypotheses. *Ecography*, 32: 433-448.
- Jolochín G. (2016) Análisis biogeográfico de la variabilidad genética de *Eugenia uniflora* L. en Uruguay. Tesis de Maestría Cs. Biológicas, PEDECIBA-Universidad de la República. 45pp.
- Jurinitz, C.F. y Jarenkow J.A. (2003) Estrutura do componente arbóreo de uma floresta estacional na Serra do Sudeste, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 26: 475-487
- Kerr J.T. y Packer L. (1997) Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. *Nature*, 385: 252-254.

- Krauss J., Klein A.-M., Steffan-Dewenter I. y Tschardt T. (2004) Effects of habitat area, isolation, and landscape diversity on plant species richness of calcareous grasslands. *Biodiversity and Conservation*, 13: 1427–1439.
- Kreft H. y Jetz W. (2007) Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceeding of the National Academy of Science*, 104: 5925-5930.
- Legendre P. (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm. *Ecology* 74: 1659-1673.
- Legendre, P. and Legendre, L. (1998) *Numerical ecology*. 2da edition, Elsevier, Amsterdam.
- Liira J., Schmidt T., Aavik T., Arens P., Augenstein I., Bailey D., et al., (2008) Plant functional group composition and large-scale species richness in European agricultural landscapes. *Journal of Vegetation Science*, 19: 3-14.
- Lomolino M.V., Riddle B.R., Whittaker R.J. y Brown, H.J. (2010) *Biogeography* (4th ed.) Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Lomolino M.V. (2001) The species–area relationship: new challenges for an old pattern. *Progress in Physical Geography*, 25: 1–21.
- Médail F. y Diadema K. (2009) Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography*, 36: 1333-1345.
- Menéndez R., González-Megías A., Collingham Y., Fox R., Roy D.B., Ohlemüller R. y Thomas C.D. (2007) Direct and indirect effects of climate and habitat factors on butterfly diversity. *Ecology*, 88: 605-611.
- Miller J., Franklin J. y Aspinall R. (2007) Incorporating spatial dependence in predictive vegetation models. *Ecological modelling*, 202: 225-242.
- Moreno E.M.S., de Freitas L., Speranza P.R. y Solís Neffa V.G. (2018) Impact of Pleistocene geoclimatic events on the genetic structure in mid-latitude South American plants: insights from the phylogeography of *Turnera sidoides* complex (Passifloraceae, Turneroideae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 188:377-390.
- Nores M., Cerana M.M. y Serra D.A. (2005) Dispersal of forest birds and trees along the Uruguay River in southern South America. *Diversity and Distributions*, 11: 205–217.
- O'Brien E.M., Field R. y Whittaker R.J. (2000) Climatic gradients in woody plant (tree and shrub) diversity: water-energy dynamics, residual variation, and topography. *Oikos*, 89(3): 588-600.
- O'Brien E.M. (1998) Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: An Interim General Model. *Journal of Biogeography*, 25: 379-398.
- O'Brien E.M. (1993) Climatic gradients in woody plant species richness: towards an explanation based on an analysis of Southern Africa's woody flora. *Journal of Biogeography*, 20: 181-198.
- Oliveira-Filho A.T., Budke J.C., Jarenkow J.A., Eisenlohr P.V. y Neves D.R.M. (2013) Delving into the variations in tree species composition and richness across South American subtropical Atlantic and Pampean forests. *Journal of Plant Ecology*, 8: 242–260.
- Oliveira-Filho A.T. (2009) Classificação das fitofisionomias da América do Sul Cisandina tropical e subtropical: proposta de um novo sistema – prático e flexível – ou uma injeção a mais de caos? *Rodriguésia*, 60 (2): 237-258.
- Overbeck G.E., Müller S.C., Fidelis A., Pfadenhauer J., Pillar V.D., et al. (2007) Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9: 101–116.

- Pausas J.G., Carreras J., Ferré A. y Font X. (2003) Coarse-scale plant species richness in relation to environmental heterogeneity. *Journal of Vegetation Science*, 14: 661-668
- Pérez-Quesada A. y Brazeiro A. (2013) Contribution of rarity and commonness to patterns of species richness in biogeographic transitions regions: woody plants of Uruguay. *Austral Ecology*, 38: 639-645.
- Platts P.J., Mason S.C., Palmer G., Hill J.K., Oliver T.H., Powney G.D., Fox R., Thomas C.D. (2019) Habitat availability explains variation in climate-driven range shifts across multiple taxonomic groups. *Scientific Report*, 9(1):1 5039.
- Rambo P.B. (1954) Análise histórica da flora de Porto Alegre. *Sellowia*, 6: 9-112.
- Rezende V., Bueno M.L., Eisenlohr P.V. y Oliveira-Filho A.T. (2018) Patterns of tree species variation across southern South America are shaped by environmental factors and historical processes. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 34: 10–16.
- Rezende V., Dexter K.G., Pennington R.T. y Oliveira-Filho A.T. (2017) Geographical variation in the evolutionary diversity of tree communities across southern South America. *Journal of Biogeography*, 44: 2365-2375.
- Ricklefs R.E. (1990) *Ecology* (3rd ed.) W.H. Freeman and Company. New York (USA), 896 pp.
- Ruggiero A. y Kitzberger T. (2004) Environmental correlates of mammal species richness in South America: effects of spatial structures, taxonomy and geographic range. *Ecography*, 27: 401-416.
- Salazar L.F., Nobre C.A. y Oyama M.D. (2007) Climate change consequences on the biome distribution in tropical South America. *Geophysical Research Letters*, 34: 1-6.
- Shmida A. y Wilson M. W. (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12: 1-20.
- Soriano A. 1992. Río de la Plata grasslands. In: Coupland R.T. (editor). *Ecosystems of the world 8A*. Amsterdam: Elsevier, 367–407.
- Speranza P.R., Seijo J.G., Grela, I.A. y Solís Neffa V.G. (2007) Chloroplast DNA variation in the *Turnera sidoides* L. complex (Turneraceae): biogeographical implications. *Journal of Biogeography*, 34: 427–436.
- Steffan-Dewenter I. (2003) Importance of habitat area and landscape context for species richness of bees and wasps in fragmented orchard meadows. *Conservation Biology*, 17: 1036–1044.
- Tello J.S. y Stevens R.D. (2010) Multiple environmental determinants of regional species richness and effects of geographic range size. *Ecography*, 33: 796-808.
- Tukiainen H., Bailey J.J., Field F., Kangas K y Hjort J. (2016) Combining geodiversity with climate and topography to account for threatened species richness. *Conservation Biology*, 31(2): 364–375.
- Turchetto-Zolet A.C., Salgueiro F., Turchetto C., Cruz F., Veto N.M., Barros M.J.F., Segatto A.L.A., Freitas L.B. y Margis R. (2016) Phylogeography and ecological niche modelling in *Eugenia uniflora* (Myrtaceae) suggest distinct vegetational responses to climate change between the southern and the northern Atlantic Forest. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 182: 670-688.
- Valdés A., Lenoir J., Gallet-Moron E., Andrieu E., Brunet J., *et al.* (2015) The contribution of patch-scale conditions is greater than that of macroclimate in explaining local plant diversity in fragmented forests across Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 24: 1094–1105.

- Vetaas O.R. y Ferrer-Castán D. (2008) Patterns of woody plant species richness in the Iberian Peninsula: environmental range and spatial scale. *Journal of Biogeography*, 35: 1863–1878.
- Whittaker R.J., Willis K.J. y Field R. (2001) Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28(4): 453–470.
- Wang Z., Fang J., Tang Z. y Lin X. (2010) Patterns, determinants and models of woody plant diversity in China. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278: 2122–2132.
- Wiens J.J., Graham C.H., Moen D.S., Smith S.A. y Reeder T.W. (2006) Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in Hylid frogs: Treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *The American Naturalist*, 68: 579–596.
- Wood S.N. (2018) Package “mgcv” – CRAN. Mixed GAM Computation Vehicle with GCV/AIC/REML Smoothness Estimation, Version 1.8-24.
- Wright D.H. (1983) Species-energy theory: An extension of species-area theory. *Oikos*, 41(3): 496–506.
- Zellweger F., Baltensweiler A., Ginzler C., Roth T., Braunisch V., Bugmann H. y Bollmann K. (2015) Environmental predictors of species richness in forest landscapes: abiotic factors versus vegetation structure. *Journal of Biogeography*, 43: 1080–1090.
- Zwiener V.P., Padial A.A. y Marques M.C.M. (2020) The mechanisms explaining tree species richness and composition are convergent in a megadiverse hotspot. *Biodiversity and Conservation*, 29:799–815.

CAPÍTULO 4

DIVERSIDAD ARBÓREA EN COMUNIDADES DE BOSQUES SERRANOS DE URUGUAY: DETERMINANTES REGIONALES Y LOCALES

Introducción

Entender los patrones que determinan la diversidad de especies y su variación es una pregunta clásica de la ecología y la biogeografía (Ricklefs, 1990). La diversidad se manifiesta a distintas escalas espaciales y temporales, y los procesos que la generan y la mantienen son dependientes de la escala de análisis (Rosenzweig, 1995; Crawley y Harral, 2001). En este sentido se ha visto que la productividad primaria y variables vinculadas al clima (ej: precipitación, temperatura), cumplen un rol fundamental en los patrones de diversidad a escala gruesa (Kreft y Jetz, 2010), mientras que las interacciones biológicas y la heterogeneidad ambiental son los principales determinantes de la diversidad local (Aubergbach y Shmida, 1987; Eiserhardt et al., 2011). Sin embargo, se sabe que las escalas de diversidad se encuentran conectadas y que los factores que operan a una determinada escala, afectan a escalas superiores e inferiores (Ricklefs, 1990). En este sentido, la diversidad de especies en una comunidad local está determinada, en distinto grado, tanto por procesos regionales e históricos, como por las interacciones interespecíficas en los hábitats donde se desarrollan (Ricklefs y Schluter, 1993). Por ejemplo, en plantas se ha demostrado que factores actuando a escala de paisaje, pueden afectar la diversidad de las comunidades locales y viceversa (Gazol et al., 2012, Sosa y Brazeiro, 2012).

Múltiples hipótesis se han planteado en la búsqueda de un mecanismo común para explicar los gradientes de diversidad a distintas escalas, aunque la puesta a prueba de las mismas es aún escasa. Un estudio de diversidad en aves de Sudamérica realizado a 10 escalas espaciales (grano de estudio), detectó algunos factores comunes operando a distintas escalas, tales como: topografía, precipitación y temperatura (Rahbek y Graves, 2001). Otros trabajos han reportado un efecto común de las perturbaciones (ej. inundaciones) sobre la diversidad a escala de parche y de hábitat en la pampa deprimida (Chaneton y Facelli, 1991). Más recientemente, trabajos enfocados en la diversidad de plantas a múltiples escalas espaciales, han aportado evidencia de una respuesta común de la diversidad a distintas escalas ante determinantes ambientales como la variación climática vinculada con la latitud y la topografía (Moeslund et al., 2013; López-Angulo et al., 2018).

Paralelamente, sabemos que la diversidad local depende del conjunto –pool-regional de especies, que en última instancia determina las especies que potencialmente pueden ocurrir en una localidad determinada, por lo tanto, la diversidad local corresponde a un muestreo de este conjunto regional (Zobel, 1997, Zobel et al., 2011). La teoría del

pool de especies planteada por Zobel (1997) para explicar la riqueza de plantas, que retoma ideas de otros autores (Gleason, 1926; Ricklefs, 1987), propone que la disponibilidad de especies, determinada por la especiación, migración y dispersión, es un importante determinante de la riqueza de especies a nivel local. Por lo tanto, una pregunta central para lograr entender los patrones de biodiversidad, es comprender cómo es la relación entre la diversidad local y la diversidad regional. Para el caso de la riqueza de especies no se ha registrado una relación directamente proporcional (1:1), pero sí se han descrito dos tipos básicos de relación: una relación proporcional (tipo I) donde las comunidades locales estarían insaturadas y otra donde la riqueza local aumenta hasta cierto techo, por encima del cual no crece a pesar de que la riqueza regional continúe aumentando (tipo II), siendo comunidades saturadas (Fig. 4.1) (Gaston, 2000). Las relaciones tipo I han sido interpretadas como pruebas de que los principales procesos determinantes de la riqueza local son aquellos que operan a macroescala, tanto evolutivos como macroambientales. Mientras que las relaciones tipo II, sugieren que factores ecológicos locales, como las interacciones biológicas o las condiciones ambientales a pequeña escala, son quienes determinan la diversidad de los ensamblajes locales (Srivastava, 1999).

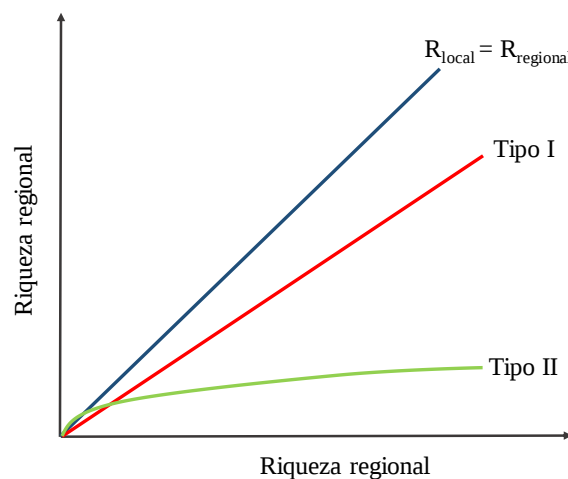


Figura 4.1. Esquema de las posibles relaciones entre la riqueza local y la riqueza regional de especies según la literatura. Modificado de Gaston (2000).

Durante gran parte del siglo XX el paradigma reinante proponía que la diversidad de las comunidades estaba determinada por procesos locales y especialmente por la competencia interespecífica (Jaksic y Marone, 2007). Sin embargo, sobre finales de siglo aumentó significativamente el reconocimiento del rol de los factores regionales y

procesos biogeográficos sobre las comunidades locales (Loreau, 2000). La relación entre la diversidad local y regional está estrechamente vinculada con los componentes de diversidad descritos por Whittaker (1972) y la relación entre la diversidad α y la diversidad β (Loreau, 2000). De hecho, se ha demostrado que la relación diversidad local-regional cambia de saturada a lineal a medida que aumenta el tamaño del hábitat local (Caley y Schluter, 1997). La relación entre la riqueza local y regional de tipo I ha sido ampliamente documentada (Lawton, 1999; Hugueny et al., 2007; Cornell et al., 2008), en especial cuando se compara en un mismo tipo de hábitat (Srivastava, 1999) y de hecho la riqueza regional puede explicar una proporción superior al 75% de la riqueza local (Gaston, 2000).

El estudio de la ecología de comunidades de bosques nativos en los Campos de la Región de los Pastizales del Río de la Plata es escaso. Aunque conocemos bastante sobre la composición de su flora arbórea (Brussa y Grela, 2007; Sobral et al., 2013), el conocimiento sobre su ecología, especialmente en el extremo sur es aún muy limitado (Brazeiro, 2018). Este es el caso de las comunidades de bosques serranos y de quebrada en Uruguay, relacionados con los bosques paranaenses del sur del Brasil. Cabe sin embargo destacar algunos estudios que han aportado al conocimiento de aspectos de la ecología de estos bosques como: su fitosociología (Brussa et al., 1993; Grela, 2003); el efecto del pastoreo sobre la regeneración arbórea (Etchebarne y Brazeiro, 2016); la dinámica en el ecotono bosque-pastizal (Brazeiro et al., 2018), el vínculo entre el clima y el crecimiento arbóreo (Lucas et al., 2018), y la clasificación florístico-fisonómica de las comunidades (Grela y Brussa, 2003; Gautreau y Lezama, 2009). En particular estos últimos dos estudios han abordado aspectos vinculados a la diversidad y los factores que determinan la composición de las comunidades. Gautreau y Lezama (2009) estudiaron tres localidades serranas y señalaron que las variaciones macroambientales, como la geología y el suelo, están estrechamente ligadas a la variación en la composición de las comunidades. Por su parte, Brussa y Grela (2003) luego de estudiar comunidades arbóreas distribuidas en las Sierras de Ríos dejan planteada la siguiente hipótesis “...*la composición florística general de las comunidades que conforman la vegetación leñosa-arbórea-depende más de las características ambientales regionales que de las locales...*”, aunque la hipótesis no fue evaluada en su trabajo.

Los bosques serranos y de quebrada de Uruguay, que albergan el extremo sur de la flora atlántica y paranaense, se desarrollan en el corredor biológico conformado por el sistema de Sierras del Este y Quebradas del norte (Brussa y Grela, 2007). Estudios

recientes muestran que estos bosques no están en equilibrio, sino que se están expandiendo, impulsados por la disminución de la presión de pastoreo ovino y el cambio en el clima (Brazeiro et al., 2018; Bernardi et al., 2019). En el capítulo 3 de esta tesis se muestra que la diversidad a escala regional (66.000 ha) está fuertemente vinculada al clima y a la estructura espacial no ambiental. En este contexto, el presente capítulo aborda la siguiente pregunta general: ¿En qué medida, los factores regionales (i.e., ensamble regional, factores macroambientales) y locales (i.e., topografía, edafología) contribuyen a explicar la riqueza y composición de árboles (0,1 ha) en las comunidades de bosques serranos de Uruguay?

Dados los antecedentes, planteamos como hipótesis que la diversidad de las comunidades serranas en Uruguay está fuertemente influenciada por factores macroambientales como el clima y la diversidad regional, vinculado con la dispersión de la flora paranaense a través del corredor biológico de sierras y quebradas. De esta hipótesis se desprenden las siguientes predicciones: (1) la relación entre la riqueza local (0,1 ha) y regional (66.000 ha) presentará una relación lineal (tipo I); (2) la composición de especies de las comunidades locales estará altamente vinculada a la composición arbórea regional donde está inserta dicha comunidad; (3) los factores ambientales locales (microambientales) no tendrán un efecto importante sobre la diversidad de las comunidades arbóreas (0,1 ha) y (4) la diversidad de las comunidades locales estará vinculada a factores macroambientales como el clima. El objetivo general de este capítulo es describir y explicar la variabilidad local de la riqueza y composición de especies arbóreas en comunidades de bosques serranos de Uruguay, en función de factores regionales y locales.

Materiales y métodos

Muestreo de comunidades serranas

En base a la distribución observada de bosque serrano (Toranza et al., 2019) y a imágenes de alta resolución (Google Earth), se seleccionaron localidades de muestreo intentando abarcar todo el rango (latitud/longitud) de este ecosistema en Uruguay. Para lograr un muestreo representativo de las distintas comunidades serranas, las localidades se distribuyeron de forma estratificada al azar, considerando las distintas regiones previamente identificadas para la flora leñosa de Uruguay (Grela, 2004 y Haretche et al., 2012) y se distribuyeron de forma proporcional al área de bosque dentro de la región (i.e., asignación proporcional, *sensu* Newton, 2008). De esta forma, la mayoría de los

muestreos se concentraron en el este de Uruguay, área de distribución principal del bosque serrano (Fig. 4.2). Hay que mencionar que la selección de las localidades se realizó al azar, pero teniendo en cuenta dos criterios: que fueran parches boscosos de al menos 10 ha y de posible acceso.

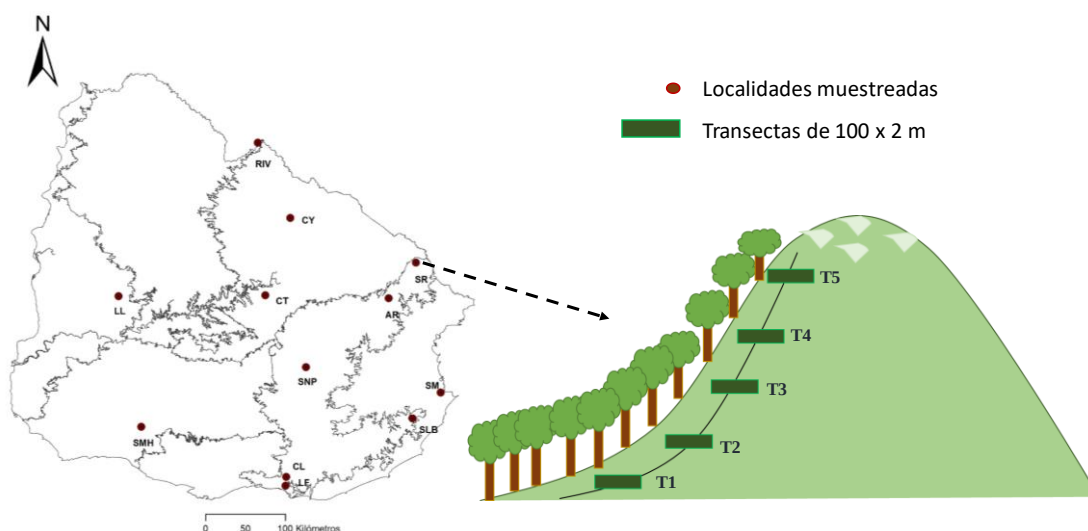


Figura 4.2. Mapa mostrando la distribución de las comunidades serranas muestreadas y esquema de la metodología de muestreo en parcelas modificadas de Gentry-Boyle (0,1 ha). RIV: Rivera, CY: Cuchilla del Yaguarí, CT: Cueva del Tigre, SR: Sierra de Ríos, AR: Arbolito, SNP: Sierra de Nico Pérez, LL: Las Lilas, SM: San Miguel, SLB: Sierra de La Blanqueada, CL: Cerro Lagunitas, LF: Las Flores, SMH: Sierra de Mahoma.

Relevamiento florístico: En cada localidad se censó el componente arbóreo adulto dentro de una parcela modificada de Gentry -o de Gentry-Boyle- de 0,1 ha (Gentry, 1988; Boyle, 1996). En cada localidad se relevaron 5 transectas de 100 x 2 m, que fueron dispuestas desde la base hasta la cima o el límite de la línea de árboles de la ladera, considerando el gradiente de variación fisonómica de la vegetación (Fig. 4.2). Este método es muy efectivo para el relevamiento rápido de la riqueza y composición de bosques y ha sido ampliamente utilizado en bosques neotropicales (Baroloto et al., 2012, Arellano et al., 2016). En los muestreos, comenzando por la parte más alta de la ladera (T5), se establecía al azar un punto de inicio de la transecta y se tiraba una cinta de 50m utilizando una brújula para mantener la orientación, luego se volvía a estirar la cinta otros 50 m para completar la transecta. Se utilizó una vara marcada a 1 m con la que se determinaba el ancho de la transecta, midiendo todos los árboles que enraizaban a 1 m a cada lado de la cinta. Se identificaron todos árboles y a cada árbol se le midieron todos los troncos con un diámetro a la altura del pecho (DAP) $\geq 2,5$ cm y se indicó el estrato al que pertenecían

(sotobosque, dosel o emergente). El DAP de los árboles fue medido utilizando una cinta diamétrica.

Características ambientales locales: Se registraron las coordenadas y la altura al inicio y al final de cada transecta, y cada 10 m se estimó la altura media del dosel y la rocosidad aparente del suelo. Como factores ambientales locales en cada parcela se midió: la pendiente, la orientación de la pendiente, y se tomaron muestras para calcular la compactación (densidad aparente) y el contenido de agua del suelo, además de mezclas compuestas para la caracterización edáfica de los sitios.

En cada localidad se colectaron nueve muestras, al azar dentro de las transectas T1, T3 y T5, con un cilindro de metal biselado de volumen conocido (12 cm de alto y 5 cm de diámetro), que fue enterrado a golpes con una maza. Las muestras colectadas se envolvieron en papel de aluminio y se mantuvieron a temperatura ambiente. Posteriormente, fueron pesadas en una balanza de precisión (2 decimales). Se secaron durante 48hs en una estufa a 100°C y luego fueron pesadas nuevamente. La densidad aparente (D Ap.) se calculó como:

$$D. Ap. = \frac{\text{peso seco del suelo (g)}}{\text{volumen del cilindro (cm}^3\text{)}}$$

Asimismo, se colectaron 3 mezclas compuestas de suelo por localidad, que fueron analizadas en el Laboratorio de UNCIEP (Facultad de Ciencias) para estimar las siguientes variables edáficas: acidez, fósforo disponible en suelo, C orgánico (gC/kg), % M.O. y textura (% de arcilla, limo y arena).

Con la información colectada a campo se generó una base de datos florísticos (Tabla 1-Anexo IV) y una ambiental (Tabla 4.1). En la base ambiental las variables son presentadas categorizadas como: macroambientales y microambientales (Tabla 4.1). Incluye características locales medidas a campo, información climática, topográfica, geomorfológica, edafológica, geológica, espacial (distancia media entre localidades) y de cobertura de bosque en la celda (1 km²) donde se ubicaba la localidad. También se generó una matriz de distancia geográfica (km) entre localidades y una matriz con la composición de especies en la carta (66.000 ha) donde estaban insertas las localidades.

Tabla 4.1. Variables utilizadas para evaluar el efecto de las condiciones ambientales sobre la diversidad de las comunidades boscosas serranas. Las mismas se agruparon en tres categorías: macroambientales (gradientes ambientales de escala regional) y microambientales (condiciones ambientales locales).

Variables	Definición	Categoría	Fuente
Macroambientales			
Geoformas	Geoforma donde se ubica el bosque	Categórica	Panario (1988)
Suelos	Suelo dominante CONEAT	Categórica	CONEAT
Ecorregiones	Ecorregión donde se ubica el bosque	Categórica	Brazeiro et al. (2015)
Geología	Tipo de rocas sobre las que se encuentra el bosque	Categórica	MIEM
Cobertura de bosque	Cobertura de bosque entorno a la localidad (1 km ²)	Continua	(Cap. 1)
Índice CONEAT	Índice CONEAT en la localidad	Continua	RENARE (2017-2018)
T. anual	Temperatura media anual	Continua	INUMET
T. frío	Temperatura del mes más frío (julio)	Continua	INUMET
T. cálido	Temperatura del mes más cálido (enero)	Continua	INUMET
T. trim. cal.	Temperatura del trimestre cálido (enero, febrero y marzo)	Continua	INUMET
T. trim. frío	Temperatura del trimestre frío (junio-julio-agosto)	Continua	INUMET
RangoT	Rango de temperatura anual	Continua	INUMET
P. anual	Precipitación media anual	Continua	INUMET
P. trim. cálido	Precipitación media (ene-feb-mar)	Continua	INUMET
P. trim. frío	Precipitación trimestre frío (junio-julio-agosto)	Continua	INUMET
Microambientales			
Alt_med	Altura media de la ladera	Continua	Medido a campo
Alt_max	Altura máxima de la línea de árboles	Continua	Medido a campo
Rango_alt.	Rango altitudinal de la ladera	Continua	Medido a campo
Pendiente	Pendiente de la ladera	Continua	Medido a campo
Rociedad del suelo	% Rociedad media entre transectas	Continua	Medido a campo
Contenido agua en el suelo	Porcentaje medio de humedad en el suelo	Continua	Laboratorio BEC
Compactación del suelo	Densidad aparente media del suelo	Continua	Laboratorio BEC
Acidez del suelo	pH agua (1:2,5) (promedio de las mezclas)	Continua	Laboratorio UNCIEP

Variables	Definición	Categoría	Fuente
Microambientales (cont.)			
Acidez del suelo	pH agua (1:2,5) (promedio de las mezclas)	Continua	Laboratorio UNCIEP
Fósforo disponible	P. Bray (promedio de las mezclas)	Continua	Laboratorio UNCIEP
Carbono en el suelo	C _{org} (gC/kg) (promedio de las mezclas)	Continua	Laboratorio UNCIEP
Materia orgánica en el suelo	%MO (promedio de las mezclas)	Continua	Laboratorio UNCIEP
Textura	% arcilla, limo, arena (promedio de las mezclas)	Continuas	Laboratorio UNCIEP

Análisis de datos

Caracterización de la diversidad de las comunidades arbóreas serranas

Para todas las localidades se evaluó el grado de completitud de inventario y las curvas de acumulación de especies. Para construir las curvas de acumulación de especies se consideraron las 5 transectas dentro de la parcela de Gentry-Boyle como muestras. Usando los datos de incidencia y abundancia se calcularon los números de Hill (D_q) (Hill, 1973). Los números de Hill se utilizan para describir la diversidad de las comunidades naturales donde: D_0 representa la riqueza de especies, D_1 es el exponencial de la diversidad de Shannon y pondera a las especies según su abundancia relativa, reflejando principalmente las especies comunes o típicas (Chao et al., 2014) y D_2 el inverso del índice de Simpson, que destaca la diversidad de las especies más abundantes o dominantes (Chao et al., 2014). Recientemente se ha propuesto integrar el cálculo de estos índices a curvas de rarefacción (interpolación) y predicción (extrapolación), para estandarizar las muestras teniendo en cuenta el esfuerzo de muestreo y por ende mejorando la comparación entre diferentes comunidades muestreadas (Chao et al., 2014).

Para caracterizar las comunidades serranas desde el punto de vista de la estructura del bosque se calculó el Índice de Valor de Importancia (IVI).

$$IVI = 100(n_j/N + d_j/D + x_j/X)$$

Donde n_j es el número de muestras donde aparece la especie j , y N el número total de muestras, d_j es el número de individuos de la especie j presentes en una muestra, y D es el número total de individuos de la especie j en todas las muestras ($D = \sum d_j$), x_j es la suma del parámetro de tamaño (área basal) de la especie j y X es el parámetro de tamaño total para todas las especies ($X = \sum x_j$) (Newton, 2007).

Además, se estudió la relación entre la densidad media (ind/ha) y la incidencia en los bosques muestreados.

Como una forma de explorar el ordenamiento de las comunidades serranas, se realizó un análisis de escalado multidimensional no métrico (NMDS por su sigla en inglés). Esta técnica de ordenamiento tiene ciertas ventajas tales como: genera un número limitado de ejes, es una aproximación numérica que busca la solución mediante iteración, hace pocas suposiciones sobre las relaciones entre el conjunto de datos, por ejemplo, a diferencia del análisis de componentes principales no asume relaciones lineales y permite el uso de múltiples medidas de distancia en la matriz (Holland, 2019). El algoritmo del NMDS distribuye los puntos (ej. localidades) en un espacio bi o tridimensional,

conservando las diferencias clasificadas según el índice de similitud utilizado. En este trabajo utilizamos el índice de Bray-Curtis para generar la matriz de similitud en base a la abundancia de las especies, el índice de Sorensen para generar una matriz de similitud en base a los datos de presencia. Además de las variables bióticas (i.e, abundancia o presencia/ausencia de especies), se incluyeron en la matriz algunas variables ambientales (latitud, pendiente, cobertura de bosque, precipitación anual, temperatura del mes más cálido, distancia media entre localidades) para explorar como se relacionan con el ordenamiento de los bosques serranos.

Para explorar la similitud entre las comunidades locales serranas se calcularon los índices de Sorensen (presencia/ausencia) y Bray-Curtis (abundancias).

Relación entre la diversidad local (0.1 ha) y la diversidad regional (66.000 ha)

La relación entre la riqueza de las comunidades locales (0,1 ha) y la riqueza regional (66.000 ha), se analizó mediante análisis de regresión de Spearman, y el vínculo entre la composición de las comunidades locales y las especies presentes en la carta (i.e., pool regional), se analizó mediante un Test de Mantel entre las matrices de similitud (Sorensen) a escala local y regional.

Relación entre la diversidad local de arbóreas serranas y los gradientes ambientales

Para estudiar la relación entre la riqueza local de arbóreas serranas y las variables ambientales se realizaron análisis de regresión Spearman. Debe tenerse en cuenta que se relevaron 12 comunidades, por lo que no se pueden generar modelos de regresión que incluyan múltiples variables ambientales, dada la restricción impuesta por el bajo grado de libertad. El efecto de las variables categóricas sobre la riqueza local de arbóreas se exploró mediante análisis de Kruskal-Wallis.

Para estudiar el vínculo entre la composición de las comunidades serranas y diversos factores ambientales se realizaron Test de Mantel y PERMANOVA.

El Test de Mantel es una de las pruebas multivariadas más usadas para analizar datos ecológicos. Básicamente, esta técnica vincula matrices de similitud mediante métodos de permutación. La hipótesis nula (H_0) es que la distancia entre los sitios en la matriz A es independiente de la de la matriz B. El estadístico de Mantel es una suma de productos cruzados de las distancias correspondientes en ambas matrices.

$$Z = \sum_{i=1}^{n_{filas}} \sum_{j=1}^{n_{col.}} A_{ij} B_{ij}$$

Donde A_{ij} y B_{ij} son los elementos de las matrices A y B. Si $Z_{obs} \neq Z$ simulado, entonces se rechaza la hipótesis nula.

El análisis de varianza permutacional multivariante (PERMANOVA por su acrónimo en inglés), es un método de partición de la variación de un conjunto de datos multivariantes, en este caso localidades, que está definida en un espacio dado por determinada distancia o medida de similitud, en respuesta a uno o varios factores en un análisis con diseño de varianza (Anderson et al., 2015). Las inferencias estadísticas no están ligadas a una distribución determinada y se hacen mediante algoritmos de permutación. El PERMANOVA es un método semiparamétrico, que si bien es un método de partición de efectos (como el ANOVA), es flexible respecto al uso de las distancias y no supone normalidad multivariante (Anderson et al., 2015).

Todos los análisis fueron realizados en los programas R, PAST (versión 3.20) y Statistica (versión 10.1).

Resultados

Caracterización ecológica y ambiental de las comunidades arbóreas serranas

En este estudio se relevaron 12 comunidades de bosque serrano con la parcela de Gentry-Boyle (0,1 ha): Rivera y Cuchilla del Yaguarí (Rivera), Sierra de Ríos y Arbolito (Cerro Largo), Cueva del Tigre (Durazno), Sierra de Nico Pérez (Lavalleja), Cerro Lagunita y Sierra de Ánimas Las Flores (Maldonado), Sierra de la Blanqueada y Sierra de San Miguel (Rocha), Sierra de Mahoma (San José) y Las Lilas (Río Negro) (Fig. 4.2 y Fig. 1 a 12-Anexo III). En el Anexo III se muestran también aspectos fisonómicos y estructurales de los bosques serranos muestreados (Fig. 13 a 15-Anexo III).

Caracterización ambiental de las localidades serranas

El bosque serrano se distribuye principalmente en el este de Uruguay, aunque también existen comunidades de bosque serrano en el oeste del país. Las comunidades estudiadas se distribuyeron entre los 30° y 34° de latitud sur y los 53° y 57° de longitud oeste (Tabla 4.2). En cuanto a las características ambientales, los bosques serranos se desarrollan en un amplio rango de precipitación media anual (1220 - 1651 mm). Asimismo, las condiciones topográficas variaron marcadamente. La altura máxima media fue de 210 m, habiendo bosques en localidades con una altura máxima de 73 m y otros de 395 m (Tabla 4.2); mientras que la pendiente media fue de 11%, variando entre 6,7% en el “bosque de mar de piedra” de Sierra de Mahoma y 20,4 % en un bosque de la Sierra

de las Ánimas en Las Flores (Tabla 4.2). Casi todos los bosques serranos se desarrollan en zonas de rocosidad media o alta, y principalmente en áreas de cristalino, salvo algunos bosques (Tabla 4.2).

El análisis de los suelos en los bosques serranos estudiados indica que los mismos se desarrollan en suelos fuertemente ácidos (pH 5,1 - 5,5) o muy fuertemente ácidos (pH 4,5 – 5), con alto contenido de materia orgánica a una profundidad de 0,12 m (Tabla 4.3). Son suelos francos y franco arenoso en el caso del bosque de Cueva del Tigre (Durazno). Las toneladas de C orgánico por hectárea variaron entre localidades, siendo el bosque de Las Flores en la Sierra de las Ánimas el de mayor contenido y el bosque de Cueva del Tigre el de menor contenido, con menos de la mitad que el anterior (Tabla 4.3).

Tabla 4.2. Características ecológicas y ambientales de las 12 localidades serranas muestreadas. Se indica para cada localidad: coordenadas geográficas (Lat/Long), densidad (Dens.), precipitación anual media (P. anual), temperatura del trimestre frío (T. trim. frío), altura máxima (Alt. máx), rocosidad media (Roc. media), Geología (roca dominante). RIV: Rivera, CY: Cuchilla del Yaguarí, CT: Cueva del Tigre, SR: Sierra de Ríos, AR: Arbolito, SNP: Sierra de Nico Pérez, LL: Las Lilas, SM: San Miguel, SLB: Sierra de La Blanqueada, CL: Cerro Lagunitas, LF: Las Flores, SMH: Sierra de Mahoma.

Localidad	Lat/Long.	Dens. (indv/há)	P. anual (mm)	P. trim. frío (mm)	T. trim. frío (°C)	Pend. (%)	Alt. máx. (m)	Roc. med.	Geología (roca)
RIV	30°52'14.92" S; 55°37'44.85" O	3240	1651	88	14,2	16,7	329	2 (media)	Basalto
CY	31°43'30.55" S; 55°15'51.75" O	3760	1498	89	13,6	10,5	238	1,5 (baja)	Cristalino
CT	32°36'5.56" S; 55°32'42.63" O	3590	1389	84	13,1	8,2	110	1,7 (alta)	Sedimentos
SR	32°13'50.15" S; 53°50'22.95" O	5610	1422	96	13,3	15,8	187	2,5 (media)	Cristalino
AR	32°38'7.87" S; 54°09'1.70" O	3330	1420	96	13,2	11,1	164	2,5 (media)	Cristalino
SNP	33°25'1.84" S; 55°05'11.42" O	4570	1389	96	12,7	7,6	305	2,3 (media)	Cristalino
LL	32°36'44.13" S; 57°12'29.84" O	3170	1291	69	13,3	7,1	82	1,5 (baja)	Sedimentos
SM	33°42'27.85" S; 53°33'36.57" O	3640	1232	93	13,2	12,4	73	1,7 (media)	Cristalino
SLB	34°0'0.25" S; 53°52'42.81" O	3260	1241	93	12,9	7,8	139	2,3 (media)	Cristalino
CL	34°39'45.73" S; 55°18'33.52" O	2710	1220	84	12,1	10,6	395	2,8 (alta)	Cristalino
LF	34°45'44.03" S; 55°18'59.81" O	3920	1224	86	12,2	20,4	330	3 (alta)	Cristalino
SMH	34°05'38.45" S; 56°57'3.50" O	2810	1256	77	12,2	6,7	158	3 (alta)	Sedimentos

Tabla 4.3. Características del suelo de las 12 localidades serranas muestreadas. Se indica para cada localidad: suelo dominante CONEAT, acidez, contenido de fósforo, carbono orgánico (C org.), % de materia orgánica (M.O.), textura (% arcilla, limo y arena), % de humedad, densidad aparente (D. Ap.) y toneladas de carbono orgánico por hectárea (C org./ha) en los primeros 0,12m del suelo. RIV: Rivera, CY: Cuchilla del Yaguarí, CT: Cueva del Tigre, SR: Sierra de Ríos, AR: Arbolito, SNP: Sierra de Nico Pérez, LL: Las Lilas, SM: San Miguel, SLB: Sierra de La Blanqueada, CL: Cerro Lagunitas, LF: Las Flores, SMH: Sierra de Mahoma.

Localidad	Suelo CONEAT	pH agua (1:2,5)	P (Bray)	C org. (gC/kg)	M.O. (%)	Arcilla (%)	Limo (%)	Arena (%)	Humedad (%)	D. Ap. (g/cm ³)	C org. /ha (Mg/ha)
RIV	Acrisoles ⁽¹⁾	5,8	9,4	4,0	6,9	25,3	28,7	46	27	0,68	3,25
CY	Inceptisoles Úmbricos ⁽²⁾	5,1	25,7	5,0	8,6	26,3	18,8	55	N/D	N/D	N/D
CT	Regosoles ⁽³⁾	4,7	13,6	3,3	5,7	13,3	23,3	63	23	0,76	3,00
SR	Inceptisoles Úmbricos ⁽²⁾	5,5	12,4	4,5	7,7	17,5	39,8	43	21	0,80	4,30
AR	Brunosoles Subéutricos ⁽⁴⁾	5,2	8,8	3,3	5,7	18,3	32,2	50	18	0,81	3,21
SNP	Litosoles Subéutricos ⁽⁵⁾	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D
LL	Brunosoles Subéutricos ⁽⁶⁾	5,1	43,1	6,1	10,5	22,7	18,7	59	25	0,73	5,34
SM	Litosoles Dístricos ⁽⁷⁾	5,4	14,0	5,6	9,6	20,0	41,7	38	37	0,57	3,81
SLB	Litosoles Subéutricos ⁽⁵⁾	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	17	0,31	N/D
CL	Litosoles Dístricos ⁽⁷⁾	5,5	11,6	4,9	8,4	23,3	30,8	46	30	0,76	4,45
LF	Litosoles Dístricos ⁽⁷⁾	5,2	16,9	7,4	12,7	15,0	55,7	29	12	0,69	6,15
SMH	Brunosoles Subéutricos ⁽⁸⁾	4,6	19,1	5,4	9,2	15,7	31,4	53	4	0,65	4,18

Unidad CONEAT: (1) 1.24, (2) 2.11a, (3) G03.11, (4) 2.12, (5) 2.11b, (6) 9.1, (7) 2.10 y (8) 5.01a.

Caracterización de la diversidad arbórea de las comunidades arbóreas serranas

En el conjunto de los 12 bosques se identificaron un total de 85 especies arbóreas -o arborecentes- nativas y 5 especies exóticas (Tabla 1-Anexo IV). Las especies nativas se agruparon en 32 familias, de las cuales un 41% estuvo representada por una única especie (Fig. 4.2). Las familias más numerosas fueron: Myrtaceae (11), Anacardiaceae (7) y Salicaceae (6) (Fig. 4.3).

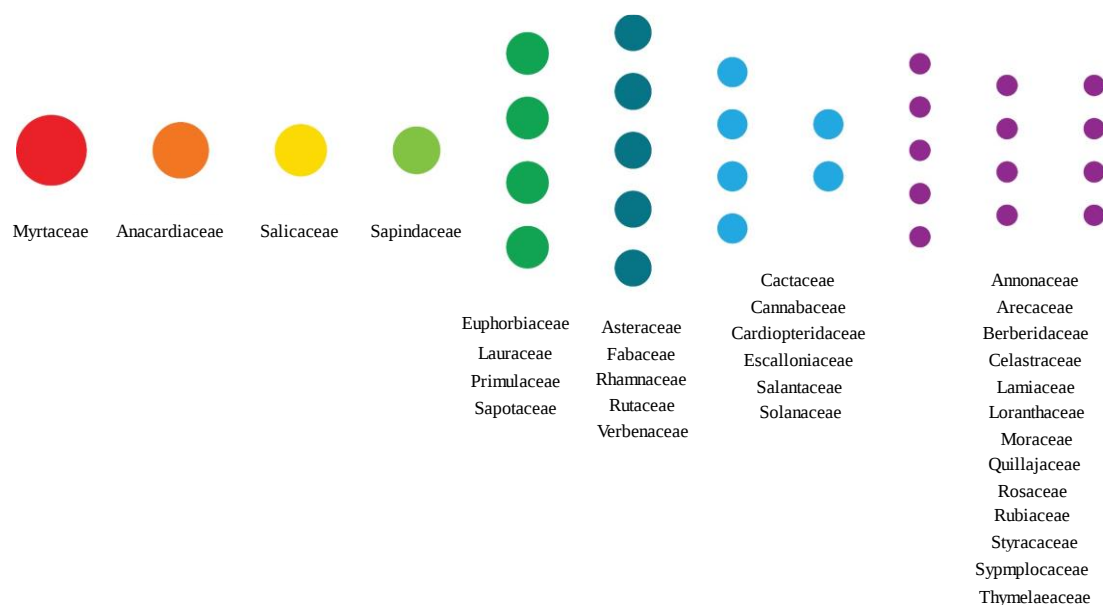


Figura 4.3. Distribución de las especies arbóreas serranas por familias registradas en este en el conjunto de los bosques serranos muestreados.

La diferencia entre la riqueza arbórea serrana potencial (73 especies) reportada en el capítulo 3 de la tesis y la riqueza arbórea relevada en el conjunto de localidades serranas muestreadas (85 especies), puede ser explicada al menos en parte por las siguientes razones: (1) La lista potencial de especies incluye únicamente especies arbóreas, sin embargo dado que para el registro de especies en el campo el DAP mínimo utilizado fue bajo ($\geq 2,5$ cm), se registraron muchas especies arbustivas de gran porte (ej.: *Annona marítima*, *Baccharis dracunculifolia*, *B. longiattenuata*, *Berberis laurina*, *Calliandra tweedii*, *Colletia paradoxa*, *Daphnopsis racemosa*, *Lantana cámara*, *Opuntia arechavaletae*) o hemiparásitas (ej.: *Tripodanthus acutifolius*) que son parte de la flora leñosa de los bosques serranos y que no fueron consideradas en el capítulo 3; (2) En el campo se registraron de manera ocasional especies que no son típicas de los bosques serranos, como es el caso de *Erythrina crista-galli* (San Miguel) o *Pouteria sallicifolia*

(Arbolito); (3) En la lista potencial se omitieron especies raras que finalmente fueron registradas en los muestreos (ej.: *Escallonia megapotamica*, *Psidium cattleianum*).

La riqueza observada de especies registrada varió entre 41 especies en Sierra de Ríos y 15 especies en Sierra de Mahoma, mientras que la densidad varió entre 5.610 ind/ha en Sierra de Ríos y 2.810 ind/ha en Sierra de Mahoma (Tabla 4.2). En este sentido se encontró una fuerte relación positiva entre la riqueza de especies y la densidad (Fig. 1a-Anexo VI).

El grado de completitud de inventario fue en promedio de 98%, siendo muy alto en todas las localidades, pudiendo considerarse igualmente completos, y por ende comparables (Chao y Jost, 2012). Los resultados del análisis de la diversidad realizado con los números de Hill se presentan a continuación en la Figura (4.4) y la Tabla 4.2.

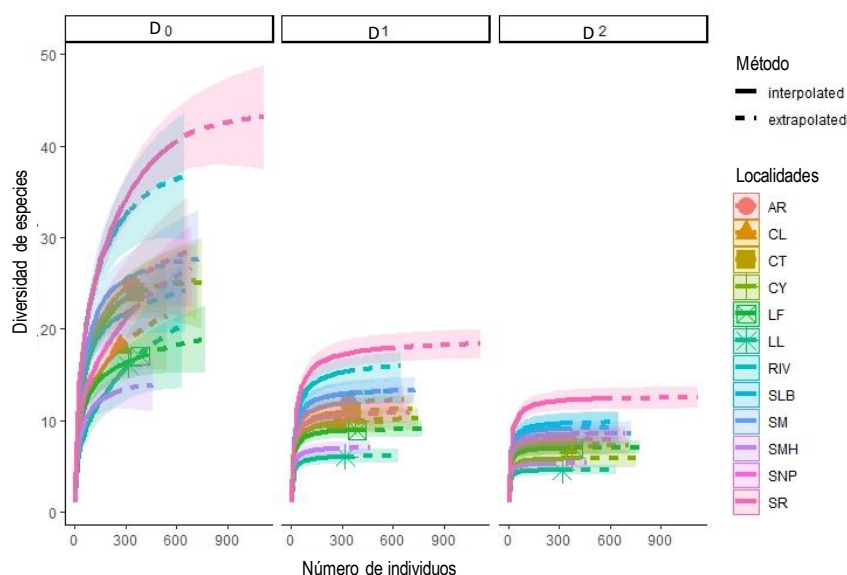


Figura 4.4. Diversidad de especies estimada mediante los números de Hill con sus 3 componentes (D_0 , D_1 y D_2) para las comunidades serranas estudiadas. RIV: Rivera, CY: Cuchilla del Yaguarí, CT: Cueva del Tigre, SR: Sierra de Ríos, AR: Arbolito, SNP: Sierra de Nico Pérez, LL: Las Lilas, SM: San Miguel, SLB: Sierra de La Blanqueada, CL: Cerro Lagunitas, LF: Las Flores, SMH: Sierra de Mahoma.

La diversidad varió significativamente entre las comunidades serranas (Fig. 4.4). Las comunidades más diversas fueron Sierra de Ríos (Cerro Largo) y Rivera (Rivera), ambas en núcleos de alta diversidad, y las menos diversas fueron: Sierra de Mahoma (San José) y Las Lilas (Río Negro), las dos comunidades más al oeste del conjunto estudiado (Fig. 4.4). En lo que refiere a la equitatividad de las comunidades, tanto Sierra de Ríos como Rivera, las dos más ricas, son también comunidades altamente dominadas, algo que también ocurre con el bosque de escarpa de Las Lilas; mientras que Sierra de Mahoma,

la comunidad más pobre en especies, fue la más equitativa (Fig. 2-Anexo IV). Asimismo, en el Anexo IV se presentan las curvas de acumulación de especies para todas las comunidades muestreadas (Fig. 3-Anexo IV).

Tabla 4.2. Completitud de muestreo (%) en las 12 comunidades serranas estudiadas. Se muestran los valores observados y estimaciones de diversidad por números de Hill D_0 (riqueza de especies), D_1 (diversidad de Shannon), D_2 (Diversidad de Simpson) con su error estándar.

	Completitud de muestreo (%)	Diversidad	Valores observados	Valores estimados	Error estándar
Rivera	96,7	D_0	33	38	4,8
		D_1	15,3	16,3	1,1
		D_2	9,1	9,3	0,9
C. del Yaguari	98	D_0	24	25,5	1,8
		D_1	10,9	10,3	0,7
		D_2	5,8	5,9	0,5
C. del Tigre	98,2	D_0	24	25,5	2,3
		D_1	11	11,4	0,6
		D_2	7,2	7,3	0,5
S. de Ríos	95,7	D_0	40	43,5	3,3
		D_1	17,9	18,7	0,8
		D_2	12,4	12,6	0,7
Arbolito	97,8	D_0	25	31,2	7,5
		D_1	11,9	12,5	0,8
		D_2	7,9	8,0	0,6
S. Nico Pérez	97,4	D_0	22	30	8,2
		D_1	10,6	11,1	0,6
		D_2	8,5	8,6	0,4
Las Lilas	97,7	D_0	16	22,9	9,1
		D_1	6,0	6,3	0,4
		D_2	4,6	4,6	0,3
San Miguel	98,2	D_0	26	28	3,4
		D_1	13,0	13,6	0,8
		D_2	8,5	8,7	0,7
S. de la Blanqueada	98,7	D_0	22	26,5	7,2
		D_1	12,9	13,4	0,7
		D_2	9,7	9,9	0,7
C° Lagunitas	97,9	D_0	18	24,2	7,5
		D_1	9,6	10,1	0,7
		D_2	7,4	7,5	0,5
Las Flores	99	D_0	17	19,9	4,5
		D_1	8,9	9,1	0,4
		D_2	6,9	7,1	0,4
S. de Mahoma	99	D_0	13	14	2,3
		D_1	6,9	7,1	0,4
		D_2	5,3	5,4	0,6

En lo que refiere a la incidencia de las especies, las únicas dos especies que estuvieron presentes en todos los bosques muestreados fueron *Scutia buxifolia* (Coronilla)

bosques serranos: *Ligustrum lucidum* en Sierra de Mahoma y *Ligustrum sinense* en la Sierra de Nico Pérez. Finalmente, hay que mencionar que en la Sierra de San Miguel y en la localidad de Las Flores en la Sierra de las Ánimas, el conjunto de árboles muertos presentó un alto valor de importancia (Fig. 4.6 y Tabla 4-Anexo IV).

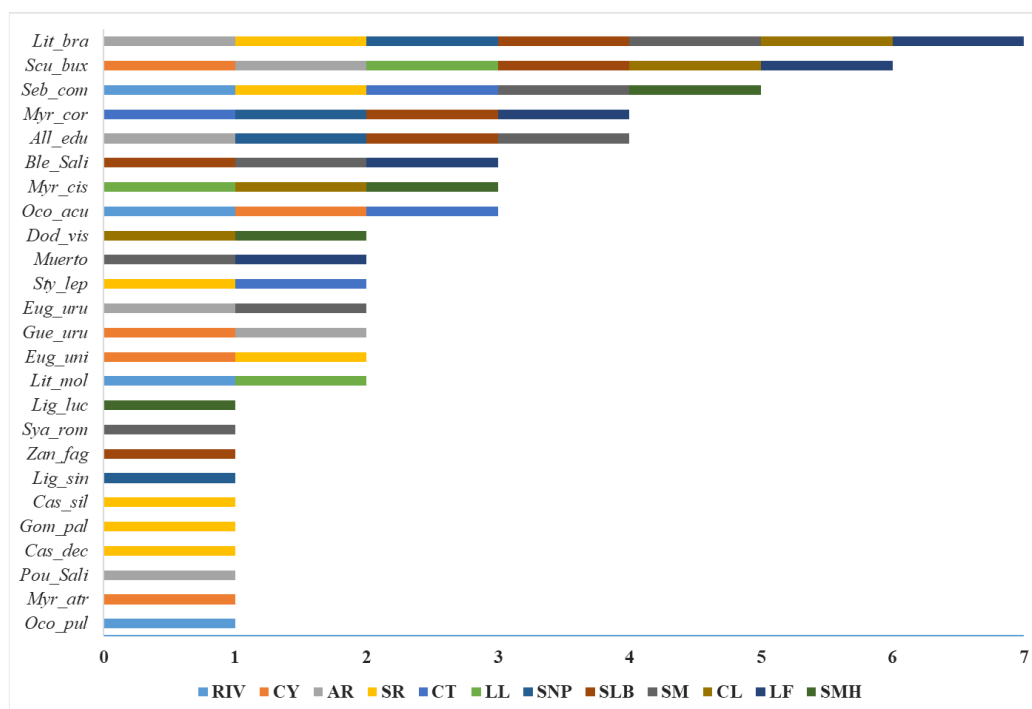


Figura. 4.6. Especies identificadas como de alto valor de importancia para al menos uno de los bosques estudiados. Se indica la o las localidades para cada especie.

Los análisis realizados muestran que uno de los patrones más claros es la gran disimilitud que tiene el bosque de mar de piedra de Sierra de Mahoma respecto a la mayoría de los otros bosques serranos (Tablas 2 y 3 del Anexo IV). Por otra parte, se observa que el bosque de La Sierra de Nico Pérez, ubicado al norte de Lavalleya presenta un alto grado de similitud con varias localidades del sur como Las Flores y el Cerro Lagunitas en la Sierra de las Ánimas (Maldonado), y la Sierra de La Blanqueada y la Sierra de San Miguel (Rocha) (Tablas 2 y 3 del Anexo IV).

Los análisis de NMDS no mostraron agrupamientos claros de las comunidades serranas, sino la existencia de ciertos gradientes de similitud (Fig 4.7), principalmente el Eje 1 tanto con distancia de Sorensen (S) ($R^2= 0,60$) como de Bray-Curtis (B-C) ($R^2= 0,43$) y menos claramente en el Eje 2 ($R^2= 0,10$) con Sorensen y ($R^2= 0,28$) con Bray-Curtis (Fig 4.7). Sobre el Eje 1 se posicionan en un extremo los bosques de Rivera y Cerro Largo y en el otro las comunidades de las Sierras de las Ánimas en Maldonado y la Sierra

de Mahoma. Las variables ambientales más vinculadas a este eje con ambos índices fueron: la latitud (-0,82 (S) y -0,83 (B-C)), la precipitación anual (0,74 (S) y 0,79 (B-C)) y la temperatura del mes más cálido (0,60 (S) y 0,62 (B-C))). En el caso del Eje 2, con la distancia de Sorensen se observa un vínculo con la variación en la cobertura boscosa (-0,47) y la pendiente (-0,44) con las localidades de las Sierras de las Ánimas en un extremo de cobertura. Mientras que con la distancia de Bray-Curtis se detecta un importante efecto de la distancia media entre los bosques (0,63), posicionándose en un extremo las dos localidades más occidentales (Las Lilas y Sierra de Mahoma).

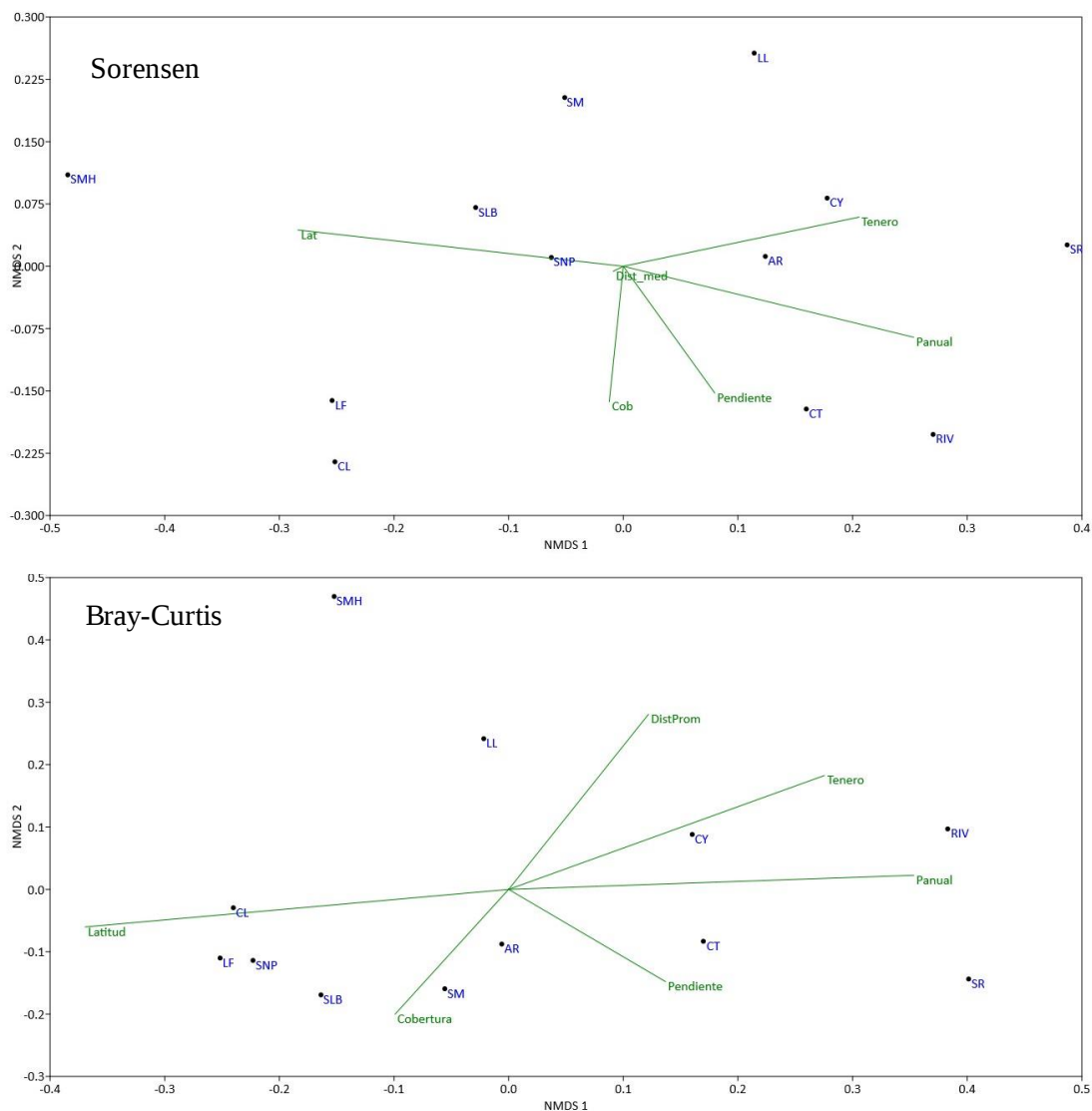


Figura 4.7. Ordenamiento NMDS de las 12 comunidades serranas estudiadas según la similitud de Bray-Curtis (abundancia) y de Sorensen (presencia). En la figura se muestran los primeros dos ejes del análisis, y como 6 variables ambientales: latitud, temperatura de enero, precipitación anual, pendiente, cobertura de bosque en la celda y distancia media entre localidades. RIV: Rivera, CY: Cuchilla del Yaguarí, CT: Cueva del Tigre, SR: Sierra de Ríos, AR: Arbolito, SNP: Sierra de Nico Pérez, LL: Las Lilas, SM: San Miguel,

SLB: Sierra de La Blanqueada, CL: Cerro Lagunitas, LF: Las Flores, SMH: Sierra de Mahoma.

Relación entre la diversidad local (0.1 ha) y la diversidad regional (66.000 ha)

La diversidad local está altamente relacionada con la diversidad regional. En este sentido la riqueza de especies en las comunidades locales se vinculó muy fuertemente con la riqueza a nivel de cartas ($R^2_{aj} = 0,83$; $p < 0,05$) (Fig. 4.8).

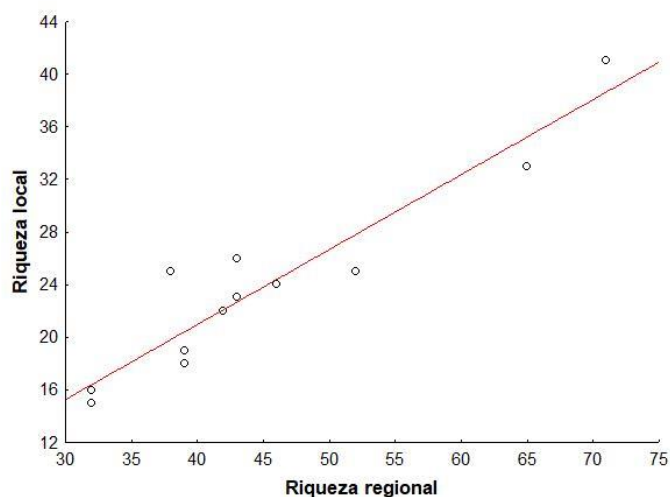


Figura 4.8. Relación entre la riqueza local de arbóreas serranas (0,1 ha) y la riqueza regional de arbóreas serranas (66.000 ha).

En lo que refiere a la composición del ensamble regional y las comunidades locales, se encontró una relación significativa entre las matrices de similitud (distancia de Sorensen) en el Test de Mantel ($R = 0,61$; $p < 0,001$). En la figura (4.9) se muestra la relación entre la similitud entre la composición de las comunidades locales y de las cartas donde se ubican.

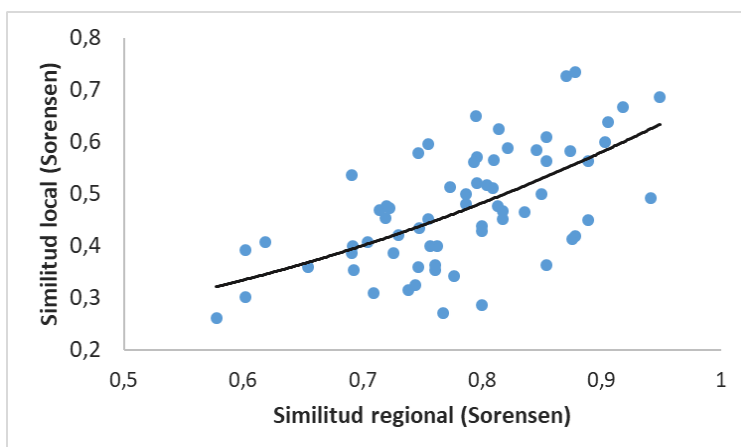


Figura 4.9. Relación entre el índice de similitud de Sorensen entre pares de comunidades locales y de ensambles regionales (i.e., cartas).

Relación entre la diversidad local de arbóreas serranas y los gradientes ambientales
Riqueza de especies: A diferencia de lo que se detectó para el ensamble regional (Capítulo 3), la riqueza de las comunidades locales no presenta un gradiente latitudinal. Sin embargo, se detectó un efecto de la longitud ($r_s = -0,66$; $p < 0,05$), con un decrecimiento de la riqueza de árboles de este a oeste del país (Fig. 4.10a) y una relación significativa entre la riqueza y un factor de interacción entre latitud y longitud ($r_s = -0,88$; $p < 0,05$) (Fig. 4.10b).

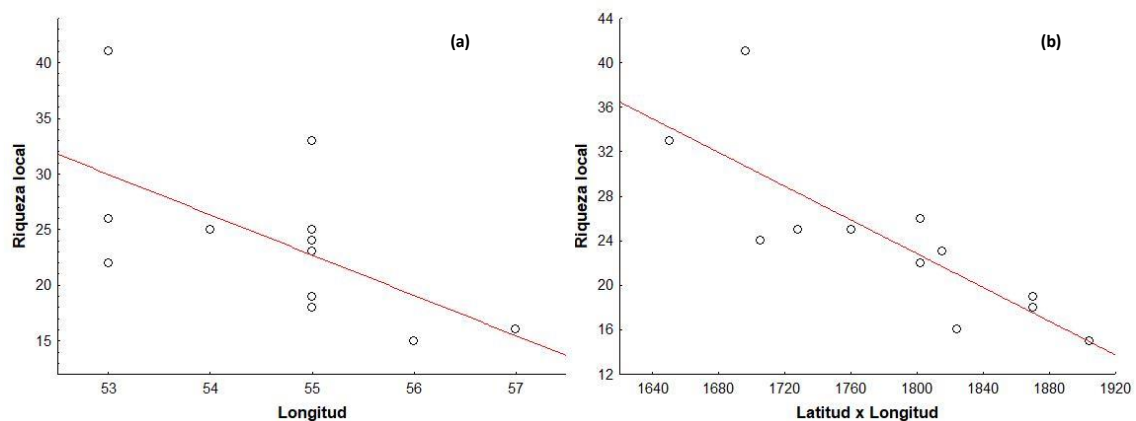


Figura 4.10. Relación de la riqueza local de arbóreas serranas (0,1 ha) con: (a) la longitud y (b) la interacción de latitud con longitud.

No se detectó ninguna relación significativa entre la riqueza arbórea de las comunidades serranas y las variables ambientales locales (microambientales). Se encontraron efectos positivos de tres variables climáticas sobre la riqueza local: precipitación media anual ($r_s = 0,59$; $p < 0,05$), precipitación del trimestre más frío ($r_s = 0,66$; $p < 0,05$) (Fig. 4.11a y b) y de la temperatura del trimestre más frío ($r_s = 0,66$; $p < 0,05$) (Fig. 4.12). No se detectaron efectos de ninguna de las variables categóricas (ecorregión, geoformas, geología, suelo dominante coneat) sobre la riqueza local de árboles.

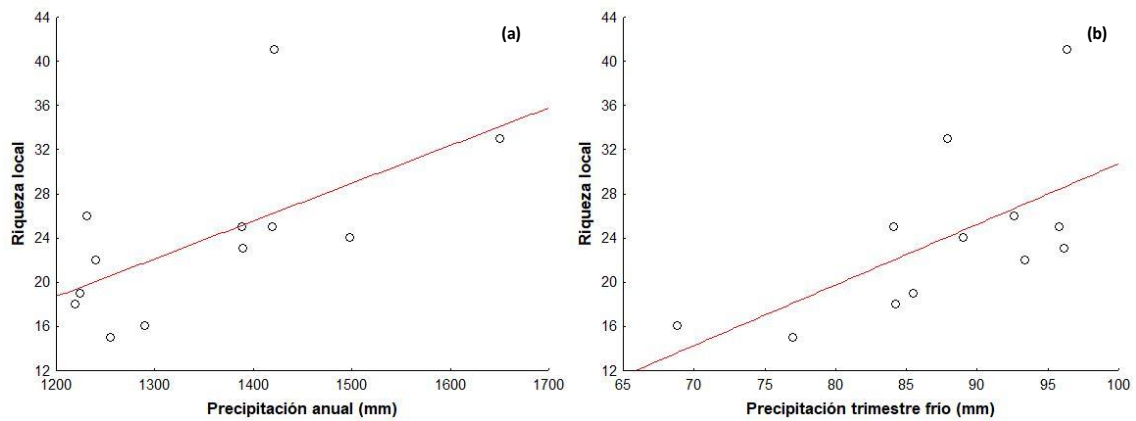


Figura 4.11. Relación de la riqueza local de arbóreas serranas (0,1 ha) con la: (a) precipitación anual y (b) precipitación del trimestre más frío –julio, agosto, setiembre.

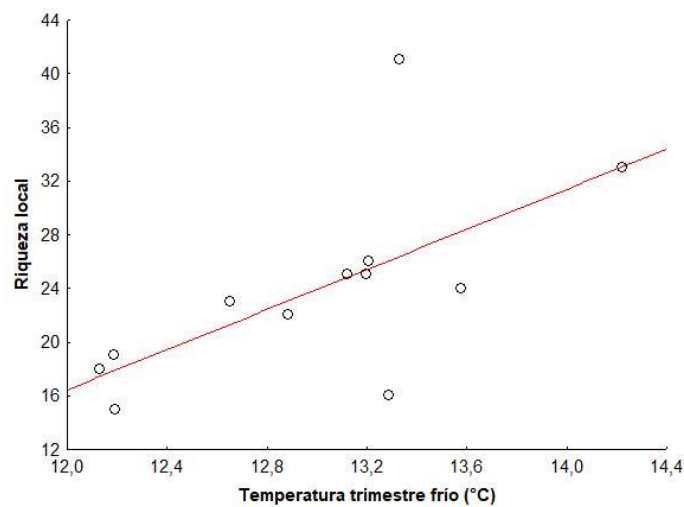


Figura 4.12. Relación de la riqueza local de arbóreas serranas (0,1 ha) y la temperatura del trimestre más frío –julio, agosto, setiembre.

Finalmente cabe mencionar que cuando se analizó la relación de los residuos de Pearson de la regresión riqueza local-regional, no se encontraron correlaciones significativas con ninguna de las variable ambientales ni espaciales (Longitud, Latitud x Longitud).

Composición de las comunidades locales:

Los análisis del efecto de las variables ambientales sobre la composición de las comunidades serranas mostraron un importante efecto de los gradientes ambientales regionales y poca influencia de las condiciones ambientales locales.

En este sentido, el Test de Mantel encontró una relación significativa entre la matriz de similitud de las comunidades serranas y la matriz de similitud en base a variables climáticas ($R = 0,41$; $p < 0,05$). Asimismo, se detectó una relación significativa

entre el agrupamiento de las comunidades serranas y la distancia geográfica entre las localidades ($R= 0,69$; $p<0.001$) (Fig. 4.13). Los análisis realizados (Test de Mantel) no encontraron relación entre la similitud entre comunidades serranas y las variables geomorfológicas y topográficas, ni las características locales del suelo.

El análisis de PERMANOVA mostró un efecto significativo del tipo de suelo (suelo dominante CONEAT), sobre la composición (abundancia) de las comunidades serranas ($F= 2,5$; $p< 0,05$). Además, se detectó un efecto significativo de la Ecorregión sobre la composición (S) de las comunidades serranas ($F= 1,5$; $p< 0,05$).

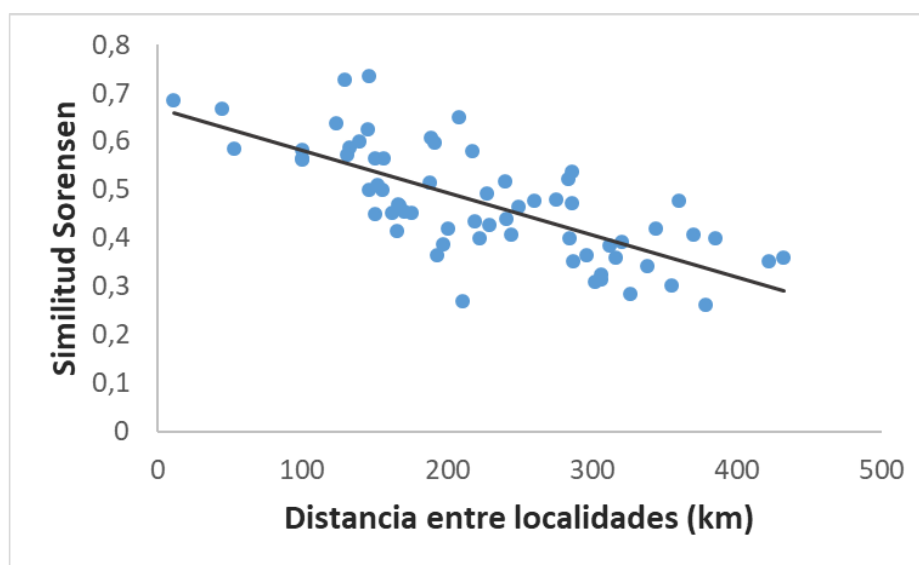


Figura 4.13. Relación entre el índice de similitud de Sorensen entre pares de comunidades locales y la distancia entre ellas.

Discusión

Conocer los determinantes de la diversidad en las comunidades locales es una pregunta central de la ecología (Ricklefs, 1990). Se sabe que procesos operando a distintas escalas espaciales y temporales contribuyen a determinar el conjunto -pool- local de especies (Ricklefs y Schluter, 1993; Zobel, 1997). Sin embargo, aún se debate sobre qué factores- regionales o locales- tienen mayor influencia sobre la diversidad de las comunidades locales (Kristiansen et al., 2011; Wang et al., 2011). Los resultados de este estudio aportan evidencia en favor de la mayor relevancia de los factores regionales, sustentando la hipótesis de que la diversidad arbórea de las comunidades boscosas serranas en Uruguay está fuertemente vinculada a factores regionales y particularmente a

la diversidad a escala regional. De hecho, el efecto regional se observó en los dos indicadores de diversidad estudiados: riqueza y composición de especies.

La relación entre la riqueza local y regional fue lineal y positiva (tipo I), corroborando la primera predicción de este capítulo. De hecho, la riqueza regional explicó un altísimo porcentaje de la riqueza local, tal y como ha sido evidenciado en múltiples grupos y regiones geográficas previamente (e.g., Caley y Schluter, 1997; Gaston, 2000; Cornell y Harrison, 2013). Esto se ha visto especialmente cuando se compara dentro del mismo tipo de hábitat (Srivastava, 1999), como en este caso donde la relación diversidad local-regional se evaluó para árboles de bosque serrano. Este patrón ha sido reportado previamente para el caso de riqueza arbórea y ecosistemas de bosque en otras regiones (Dupré et al., 2002; Kristesen et al., 2011; Ricklefs y He, 2016).

La influencia de la diversidad regional sobre la diversidad local suele evaluarse mediante el análisis de la relación riqueza local-regional (LSR-RSR por su sigla en inglés) y menos frecuentemente sobre la composición. En este trabajo se encontró que el efecto del pool regional no sólo influyó sobre el número de especies, sino también sobre la composición de las comunidades serranas. En este sentido, se detectó una alta similitud entre la composición de las parcelas (0,1 ha) y las cartas donde estaban insertas (66.000 ha), observándose asimismo una relación lineal y positiva de la similitud de Sorensen entre pares de parcelas y de celdas, lo que corrobora la segunda predicción planteada. En esta misma línea, hay una evidente coincidencia en la distribución de especies por familia a nivel de parcela y carta, con un claro predominio de Myrtaceae. La composición específica, así como las familias con más especies identificadas en los relevamientos de bosques serranos, no solo resaltan el efecto regional sobre las comunidades locales dentro del país, sino también la conexión con la flora paranaense del sur de Brasil, aunque con una disminución de la importancia de algunas familias como Fabaceae y Lauraceae (Jarenkow y Waechter 2001; Jurinitz y Jarenkow, 2003; Salengue et al., 2006; Sühs et al., 2010).

El efecto de los factores ambientales sobre la diversidad local varió entre la riqueza y la composición de especies. No se encontró ningún efecto de los factores ambientales locales –microambientales– sobre la riqueza de árboles, aunque se identificaron relaciones significativas con ciertas variables climáticas como la precipitación anual y la precipitación y temperatura de meses fríos. Sin embargo, estos efectos no fueron consistentes cuando se analizaron contra los residuos de la regresión riqueza local-regional. Cabe mencionar aquí que el efecto de la precipitación y

temperatura sobre la riqueza regional ya había sido identificado previamente (ver capítulo 3), por lo que seguramente exista un efecto indirecto del clima sobre la comunidad local, mediado por el efecto sobre el ensamble regional. Respecto a la composición de las comunidades locales, no se encontró un vínculo con los factores microambientales, pero sí macroambientales como: variables climáticas, tipo de suelo dominante y ecorregión. Adicionalmente se identificó un efecto negativo de la distancia media entre localidades, una variable espacial, sobre la composición de especies. Esta variable también fue identificada por el análisis NMDS (Bray-Curtis) como importante en el ordenamiento de las comunidades serranas. En conjunto estos resultados apoyan la tercera predicción, un rol menor de los factores ambientales locales sobre la diversidad arbórea, y al menos parcialmente cuarta predicción de este capítulo, sobre un efecto factores macroambientales sobre la diversidad local de este.

Si bien los resultados permiten contestar la pregunta planteada en este capítulo sobre cuál es el grado de contribución de los factores regionales y locales sobre la diversidad local de bosque serrano, es importante avanzar en dilucidar qué mecanismos están actuando para dar lugar a los patrones observados. Los resultados de este estudio apoyan la teoría del pool regional de especies, que propone que los procesos evolutivos y la dispersión de especies son en gran medida responsables de las diferencias en diversidad entre comunidades de plantas (Zobel, 1997).

Como ya se planteó, la flora de los bosques serranos de Uruguay está estrechamente ligada a la flora paranaense mediante el corredor biológico Sierras del Este-Quebradas del Norte (Grela, 2004; Gutierrez et al., 2015). Dicha flora se encuentra en expansión desde hace miles de años (Behling, 1995; Behling et al., 2002) y recientemente este proceso se ha acelerado según reportes de Uruguay (Brazeiro et al., 2018; Bernardi et al., 2019) y el sur de Brasil (Oliveira et al., 2017). Esto indicaría que los procesos de dispersión a través del corredor serrano son un proceso central y que esta flora no se encuentra en equilibrio. Al respecto, Mouquet et al. (2003) plantearon que la influencia relativa de los factores locales y regionales sobre las comunidades varía en el tiempo, y que las comunidades que no han llegado al equilibrio presentan relaciones tipo 1, donde los procesos regionales de dispersión de especies juegan un rol importante y no se han dado aún fenómenos de exclusión competitiva (Mouquet et al., 2003). Lo que observamos para las comunidades de bosque serrano de Uruguay apoya esto, no solo por la fuerte influencia de la diversidad regional sobre la local, sino porque las comunidades menos conectadas, como Sierra de Mahoma y Las Lilas, fueron asimismo las menos

diversas. En contrapartida, Rivera y Sierra de Ríos, las comunidades que se ubican más próximas al ingreso de la flora paranaense, fueron las más diversas. Esto, como se discutió en el capítulo 3, podría darse por un efecto de masa asociado a la gran llegada de propágulos (Pérez-Quesada y Brazeiro, 2013).

Otro marco teórico que busca explicar cómo se genera y mantiene la diversidad de las comunidades locales y su vínculo con la región es la teoría de metacomunidades. De hecho, Caswell y Cohen (1993) fueron los primeros en derivar la relación riqueza local-regional a partir de un modelo metacomunitario, que fue luego retomado por otros autores (Hugueny et al., 2007). Entre otros, esta teoría plantea que los procesos de dispersión que conectan a las comunidades contribuyen a mantener su diversidad, y que las comunidades más aisladas o que experimentan alguna forma de limitación de la dispersión serán las más pobres (Leibold et al., 2004), tal y como se observa en este estudio. Al respecto, se ha mostrado que para parches de bosque la limitación de la dispersión desde otros parches primarios juega un rol mucho más relevante sobre la composición de especies que las condiciones del hábitat local (Butaye et al., 2003; Zartaman y Nascimento, 2006).

Otro mecanismo que debemos contemplar a la hora de intentar entender la relación diversidad local-regional es la teoría de especies-energía (Wright, 1983). La misma propone que las diferencias en diversidad entre comunidades son producidas por variaciones en la disponibilidad de energía regulada por el clima, que determina la productividad. Predice que lugares más productivos sostendrán poblaciones con mayores densidades, lo cual redundará en una menor tasa de la extinción local y consecuente mayor diversidad, respecto a zonas energéticamente más limitadas (Wright, 1983; Wright et al., 1993). Griffiths (1999) retoma esta idea, y plantea que hay que atender este mecanismo en la relación riqueza local-regional, dado que regiones más productivas serán más diversas a distintas escalas espaciales. Aunque en este estudio no se valuó este mecanismo, se detectó una relación lineal y positiva entre la riqueza arbórea de los bosques serranos y la densidad de individuos en la comunidad, en línea con la teoría de especies-energía. Sin embargo, este mecanismo no daría cuenta de la relación riqueza local-regional observada, dado que los residuos de la relación entre la riqueza local y la densidad presentaron una relación lineal y positiva con la riqueza regional (Fig. 1b-Anexo IV), lo que sugiere que existen otros mecanismos por detrás de la influencia de la diversidad regional sobre la local.

Para finalizar, es importante enfatizar que los resultados aquí encontrados no descartan el rol de los factores locales, tanto ambientales como de interacciones

biológicas sobre la diversidad de los ensambles locales. Una posibilidad para la falta de su detección en el presente estudio puede estar relacionada con la resolución a la que se relevó la diversidad de las comunidades locales (0,1 ha). Muchas de las interacciones biológicas como la competencia o efectos ambientales como la dinámica de claros suceden a una escala mucho más fina (Murphy et al., 2017; Deniau et al., 2017; Germany et al., 2019). En este sentido, es posible que el análisis de la diversidad a un grano menor, como por ejemplo las transectas, podría arrojar luz sobre el efecto de los factores locales sobre la diversidad de las comunidades serranas.

Conclusiones

Nuestros resultados indican que los factores regionales, posiblemente asociados al proceso de expansión y dispersión florística a escala regional en tiempos históricos- y recientes- vinculados al clima, así como la dispersión en el paisaje- estructura metacomunitaria-, juegan un rol central en la determinación de la variabilidad local de la riqueza y composición de árboles del bosque serrano de Uruguay. En este sentido, la conectividad regional a través de los grandes corredores ecológicos y la conectividad del paisaje modelan fuertemente los patrones comunitarios locales. En contrapartida, los factores locales, bióticos y abióticos, tienen una menor importancia relativa a la escala local evaluada (0,1 ha).

Bibliografía

- Anderson, M.J. (2015) Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). Wiley StatsRef: Statistics Reference Online, DOI: 10.1002/9781118445112.stat07841
- Arellano G., Cala V., Fuentes A., Cayola L., Jørgensen, P.M. y Macía M.J. (2016) A standard protocol for Woody plant inventories and soil characterisation using temporary 0.1 ha plots in tropical forests. *Journal of Tropical Forest Science*, 28: 508–516.
- Auerbach M. y Shmida A. (1987) Spatial scale and the determinants of plant species richness. *TREE*, 2: 238-242.
- Barloto C., Molto Q., Rabaud S., Hérault B., Valencia R., Blanc L., Fine P.V.A. y Thompson J. (2012) Rapid simultaneous estimation of aboveground biomass and tree diversity across neotropical forest: A comparison of field inventory methods. *Biotropica*, 45: 288–298.
- Behling H., Pillar V. y Bauermann S. (2002) 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. (1995) Investigations into the late pleistocene and Holocene history of vegetation and climate in Santa Catarina (S Brazil). *Vegetation History and Archaeobotany*, 4: 127– 152.
- Bernardi R.E., Buddeberg M., Arim M. y Holmgren M. (2019) Forests expand as livestock pressure declines in subtropical South America. *Ecology & Society*, 24: 19.
- Boyle B.L. (1996) Changes on altitudinal and latitudinal gradients in Neotropical montane forests. Washington University, St. Louis. 275 pp.
- Brazeiro A. (2018) Bosques de Uruguay: Necesidades de investigación para la gestión sustentable y conservación. Pp. 12-16, en: Brazeiro A. (Ed.): Recientes avances en investigación para la gestión y conservación del bosque nativo de Uruguay. Facultad de Ciencias, MGAP, BMEL. Montevideo.
- Brazeiro A., Brussa P.N. y Toranza C. (2018) Efectos del ganado en la dinámica del ecotono bosque-pastizal en paisajes serranos de Uruguay. *Ecosistemas*, 27: 14-23.
- Brussa C. y Grela I. (2007) Flora arbórea del Uruguay, con énfasis en especies de Rivera y Tacuarembó. COFUSA, Rivera. 544pp.
- Brussa C.A., Majo B., Sans C. y Sorrentino A. (1993) Estudio fitosociológico del monte nativo en las nacientes del arroyo lunarejo, Departamento de Rivera. *Fac. Agronomía Boletín de Investigación* N° 38, 32pp.
- Butaye J., Jacquemyn H., Honnay O. y Hermy M. (2003) The species pool concept applied to forests in a fragmented landscape: dispersal limitation versus habitat limitation. *Journal of Vegetation Science*, 13: 27-34
- Caley M.J. y Schluter D. (1997) The relationship between local and regional diversity. *Ecology*, 78: 70–80.
- Caswell H. y Cohen J.E. (1993) Local and regional regulation of species-area relations: a patch-occupancy model. Pp. 99-107, en: Ricklefs R.E. y Schluter D. (Eds.): Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. The University of Chicago Press, Chicago.
- Chaneton E.J. y Facelli J.M. (1991) Disturbance effects on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Vegetatio*, 93: 143-155.
- Chao A., Gotelli N.J., Hsieh T.C., Sander E.L., Ma K.H., Colwell R.K. y Ellison A.M. (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for

- sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84: 45–67.
- Chao A. y Jost L. (2012) Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93: 2533–2547.
- Cornell H.V. y Harrison S.P. (2013) Regional effects as important determinants of local diversity in both marine and terrestrial systems. *Oikos*, 122: 288–297.
- Cornell H.V., Karlson R.H. y Hughes T.P. (2008) Local–regional species richness relationships are linear at very small to large scales in west-central Pacific corals. *Coral Reefs*, 27:145–151.
- Crawley M.J. y Harral J.E. (2001) Scale Dependence in Plant Biodiversity. *Science*, 291: 864–868.
- de Oliveira T., de Freitas D., Gianezini M., Ruviaro C., Zago D., Mércio T., Dias E., Lampert V., Otávio J. y Barcellos J. (2017) Agricultural land use change in the Brazilian Pampa Biome: Thereduction of natural grasslands. *Land Use Policy*, 63: 394–400.
- Deniau M., Jung V., Le Lann C., Morra T., Murray P.J. y Prizing A. (2017) Janzen-Connell patterns are not the result of Janzen-Connell process: Oak recruitment in temperate forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 24: 72–79.
- Dupré C., Wessberg C. y Diekmann M. (2002) Species richness in deciduous forests: Effects of species pools and environmental variables. *Journal of Vegetation Science*, 13:505–516.
- Eiserhardt W.L., Svenning J-C., Kissling W.D., Balslev H. (2011) Geographical ecology of the palms (Arecaceae): determinants of diversity and distributions across spatial scales. *Annals of Botany*, 108: 1391–1416.
- Etchebarne V. y Brazeiro A. (2016) Effects of livestock exclusion in forests of Uruguay: Soil condition and tree regeneration. *Forest Ecology and Management*, 362: 120–129.
- Gaston K.J. (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405: 220–227.
- Gautreau P. y Lezama F. (2009) Clasificación florística de los bosques y arbustales de las sierras del Uruguay. *Ecología Austral*, 19:81–92.
- Gazol A., Tamme R., Takkis K., Kasari L., Saar L., Helm A., y Pär M. (2012) Landscape- and small-scale determinants of grassland species diversity: direct and indirect influences. *Ecography*, 35: 944–951.
- Gentry A.H. (1988) Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75: 1–34.
- Germany M.S., Bruelheide H. y Erfmeier A. (2019) Janzen-Connell effects in a forest BEF experiment: Strong distance-dependent seedling establishment of multiple species. *Ecology*, 100: e02736.
- Gleason H.A. (1926) The individualistic concept of the plant association. *The Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53: 7–26.
- Grela I. (2004) Geografía florística de las especies arbóreas de Uruguay: Propuesta para la delimitación de dendrofloras. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, PEDECIBA, Montevideo, Uruguay, 97pp.
- Grela I. (2003) Evaluación del estado sucesional de un bosque subtropical de quebradas en el norte de Uruguay. *Acta Botánica Brasilica*, 17: 315–324.
- Grela I. y Brussa C. (2003) Relevamiento florístico y análisis comparativo de comunidades arbóreas de Sierras de Ríos (Cerro Largo - Uruguay). *Agrociencia Uruguay*, 7: 11–26.

- Griffiths D. (1999) On investigating local-regional species richness relationships. *Journal of Animal Ecology*, 68: 1051-1055.
- Gutiérrez, O., Panario, D., Achkar, M., Bartesaghi, L., Brazeiro, A., 2015. Identificación y delimitación de corredores de conservación, Pp: 101-113, en: Brazeiro, A. (Ed.), *Eco-Regiones de Uruguay: Biodiversidad, presiones y conservación. Aportes a la Estrategia Nacional de Biodiversidad*. Facultad de Ciencias/CIEDUR/VS-Uruguay/SZU, Montevideo.
- Haretche F., Mai P. y Brazeiro A. (2012) Woody flora of Uruguay: inventory and implication within the Pampean region. *Acta Botanica Brasilica*, 26: 537-552.
- Hill M. (1973). Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology*, 54: 427-432.
- Holland S.M. (2019) Non-Metric Multidimensional Scaling (NMS). [Acceso: 21 de marzo 2021]. Disponible en: <http://strata.uga.edu/8370/handouts/mdsTutorial.pdf>.
- Hullbert A.H. y Stegen J.C. (2014) When should species richness be energy limited, and how would we know? *Ecology Letters*, 17: 401-413.
- Hugueny B., Cornell H.V. y Harrison S. (2007) Metacommunity models predict the local-regional species richness relationship in a natural system. *Ecology*, 88: 1696-1706.
- Jaksic F. y Marone L. (2007) *Ecología de comunidades*, 2da edición ampliada. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago. 336 pp.
- Jarenkow J.A. y Waechter J.L. (2001) Composição, estrutura e relações florísticas do componente arbóreo de uma floresta estacional no Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 24: 263-272.
- Jurinitz, C.F. y Jarenkow J.A. (2003) Estrutura do componente arbóreo de uma floresta estacional na Serra do Sudeste, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 26: 475-487.
- Kreft H. y Jetz W. (2010) A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. *Journal of Biogeography*, 37: 2029-2053.
- Kristiansen T., Svenning J-C., Pedersen D., Eiserhardt W.L., Grández C. y Balslev H. (2011) Local and regional palm (Arecaceae) species richness patterns and their cross-scale determinants in the western Amazon. *Journal of Ecology*, 99: 1001-1015.
- Lawton J.H. (1999) Are there general laws in ecology? *Oikos*, 84: 177-192.
- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., Holt R.D., Shurin J.B., Law R., Tilman D., Loreau M. y González A. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7: 601-613.
- López-Angulo J., Pescador D.S., Sánchez A.M., Mihoč M.A.K., Cavieres L.A. y Escudero A. (2018) Determinants of high mountain plant diversity in the Chilean Andes: From regional to local spatial scales. *PLoS ONE*, 13(7): e0200216.
- Loreau M. (2000) Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity. *Ecology Letters*, 3: 73-76.
- Lucas C.M., Puchi P., Profumo L., Ferreira A. y Muñoz A. (2018) Effect of climate on tree growth in the Pampa biome of Southeastern South America: First tree-ring chronologies from Uruguay. *Dendrochronologia*, 52: 113-122.
- Ludwig, J.A. y Reynolds, J.F. (1988) *Statistical ecology: a primer of methods and computing*. Wiley Press, New York.

- Moeslund J.E., Arge L., Bøcher P.K., Dalgaard T. y Svenning J.-C. (2013) Topography as a driver of local terrestrial vascular plant diversity patterns. *Nordic Journal of Botany*, 31: 129–144.
- Mouquet N., Munguia P., Kneitel J.M. y Miller T.E. (2003) Community assembly time and the relationship between local and regional species richness. *Oikos*, 103: 618–626.
- Murphy S.J., Wiegand T. y Comita L.S. (2017) Distance-dependent seedling mortality and long-term spacing dynamics in a neotropical forest community. *Ecology Letters*, doi: 10.1111/ele.12856.
- Newton A.C. (2007) *Forest ecology and conservation: A handbook of techniques*. Oxford, Oxford University Press, 437pp.
- Rahbek C. y Graves G.R. (2001) Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *PNAS*, 98: 4534–4539.
- Ricklefs R.E. y He F. (2016) Region effects influence local tree species diversity. *PNAS*, 113: 674–679.
- Ricklefs R.E. y Schluter D. (1993) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*, 1st edition. University of Chicago Press, Chicago.
- Ricklefs R.E. (1990) *Ecology*, 1st edition. W. H. Freeman and Co., New York.
- Ricklefs R.E. (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235: 167–171.
- Rosenzweig M.L. (1995) *Species diversity in space and time*, 1st edition. Cambridge University Press, N.Y. 436 pp.
- Toranza C., Lucas, C.M. y Ceroni, M. (2019) Spatial distribution and tree cover of hillside and ravine Forests in Uruguay: the challenges of mapping patchy ecosystems. *Agrociencia Uruguay*, 23: 1–12.
- Salengue Viana E. (2006) Caracterização quali-quantitativa da vegetação lenhosa em uma microbacia no médio curso do Rio Piratini, Cerrito, RS. Tese de Especialização em Manejo e Conservação da Biodiversidade (posgrado), Universidade Católica de Pelotas, Brasil.
- Sobral M., Jarenkow J.A., Brack P., Irgang B.E., Larocca J. y Schütz Rodrigues R. (2013) *Flora arbórea e arborescente do Rio Grande do Sul, Brasil*, 2da edición. RiMa Editora, São Carlos. 350 pp.
- Sosa B. y Brazeiro A. (2012) Local and landscape-scale effects of an ant nest construction in an open dry forest of Uruguay. *Ecological Entomology*, 37: 252–255.
- Srivastava D.S. (1999) Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials. *Journal of Animal Ecology*, 68: 1–16.
- Sühs R.B., Putzke J. y Budke J.C. (2010) Relações florístico-geográficas na estrutura de uma floresta na região central do Rio Grande do Sul, Brasil. *Floresta*, 40: 635–646.
- Wang X., Tang Z., Shen Z., Zheng C., Luo J. y Fang J. (2012) Relative influence of regional species richness vs local climate on local species richness in China's forests. *Ecography*, 35: 1176–1184.
- Whittaker R.H. (1972) Evolution and measurement of ecological diversity. *Taxon*, 21: 213–251.
- Wright D.H., Currie D.J. y Maurer B.A. (1993) Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. Pp 66–74 in: (Ricklefs R.E. y Schluter D. eds.) *Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.
- Wright D.H. (1983) Species-Energy Theory: An Extension of Species-Area. *Oikos*, 41: 496–506.

- Zartman C.E. y Nascimento H.E.M. (2006) Are habitat-tracking metacommunities dispersal limited? Inferences from abundance-occupancy patterns of epiphylls in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation*, 127: 46–54.
- Zobel M., Otto R., Laanisto L., Naranjo-Cigala A., Pärtel M. y Fernández-Palacios J.M. (2010) The formation of species pools: historical habitat abundance affects current local diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 20: 251–259.
- Zobel, M. (1997) The relative role of species pool in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *TREE*, 12: 266-269.

CONCLUSIONES GENERALES

El objetivo general de esta tesis era evaluar los efectos del clima, la heterogeneidad ambiental y la conectividad geográfica sobre la distribución y diversidad del bosque serrano en Uruguay. Para cumplir este objetivo se implementaron diferentes técnicas: mapeo, relevamiento de campo, y técnicas de modelación y análisis estadístico de los datos, integrando información a diferentes escalas espaciales y biológicas.

En esta tesis se generó una cobertura detallada de la distribución del bosque serrano y de quebrada en Uruguay, que se distribuye en el este del país, concentrándose en un 94% en 3 ecorregiones: Sierras del Este, Cuesta Basáltica y Cuenca Sedimentaria Gondwánica, siendo un ecosistema de cobertura boscosa variable y con alta parchosidad natural inserto en un mosaico cuya matriz es el pastizal serrano. También se identificó que gran parte de la variabilidad en su presencia y cobertura es explicada por variables ambientales, principalmente: la topografía, el clima y el suelo. El patrón geográfico de la diversidad del bosque serrano en Uruguay estuvo a su vez vinculado a la cobertura del bosque, siendo la variable con mayor poder explicativo y adicionalmente por el clima y variación espacial no ambiental. La riqueza de arbóreas serranas es de origen paranaense y fuertemente ligada a la flora del sur de Brasil, presentando un claro gradiente latitudinal, con una disminución de la riqueza hacia el sur del país. Finalmente, en esta tesis se muestra que la diversidad local (0,1 ha) de los bosques serranos está principalmente determinada por la diversidad regional (66.000 ha), y secundariamente por el clima y la conectividad regional.

A continuación, se presenta un esquema que resume los principales resultados obtenidos en los 4 capítulos de la tesis y como los mismos se relacionan entre sí (Cuadro 1).

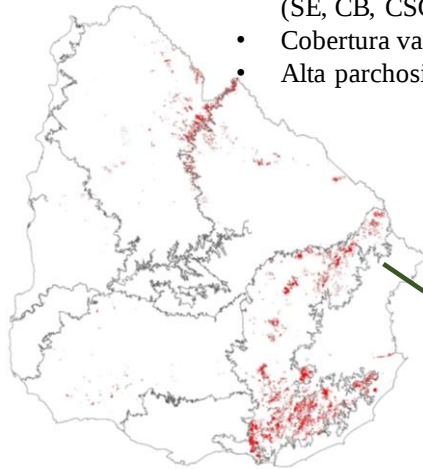
Más allá de intentar dar respuestas a las preguntas formuladas, esta tesis deja planteadas algunas interrogantes: ¿Cómo funcionan los corredores biológicos Serra do Sudeste- Sierras del Este-Quebradas del Norte sobre la diversidad a mesoescala y a escala local? ¿Cómo son y que determina los patrones de diversidad beta? ¿Cómo los fenómenos de dispersión actúan para dar lugar a los patrones de distribución y diversidad que observamos? ¿Cuál es el rol de la conectividad del paisaje sobre la diversidad de las comunidades boscosas? ¿A qué escala espacial actúan los factores locales, ambientales y biológicos, sobre las comunidades de bosque serrano?

Finalmente, dada la configuración altamente parcheada del bosque serrano y de quebrada descrita en el capítulo1, conformando un mosaico de paisaje con los pastizales, y las dificultades que ellos implican tanto para el mapeo como para el seguimiento y manejo de este tipo de bosque, se propone el monitoreo de parches específicos representativos de cada ecorregión a escala fina de forma paralela al monitoreo mediante sensoramiento remoto, con el objetivo de captar mejor la variabilidad de esta cobertura y mejorar el monitoreo, conservación y manejo de este ecosistema en el futuro.

Cuadro 1. Esquema de los principales resultados de la tesis, mostrando el vínculo entre la distribución de bosque y la diversidad a distintas escalas, así como su relación con distintos factores explicativos identificados en esta tesis.

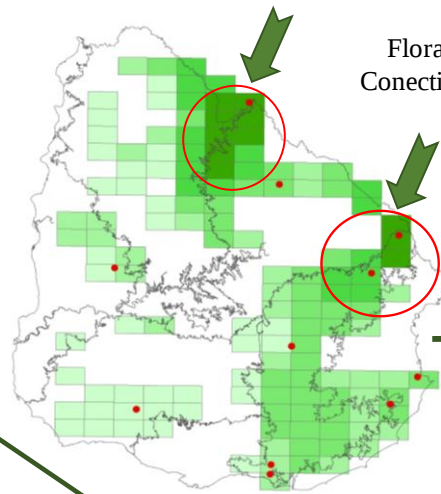
(1) ¿Dónde está el BS?

- 3 Ecorregiones: (SE, CB, CSG)
- Cobertura variable
- Alta parchosidad

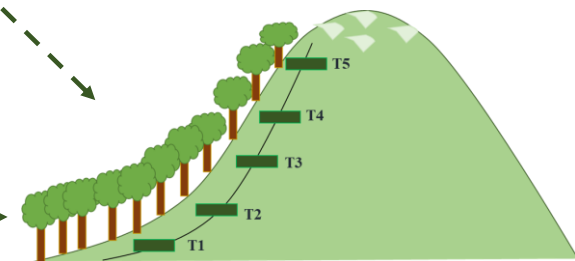


(3) ¿Cómo varía su diversidad (66.000 ha)?

- Gradiente latitudinal
- 2 núcleos de alta riqueza



Flora Paranaense
Conectividad regional



(2) ¿Por qué está ahí?

- Topografía
- Suelo
- Clima

¿Por qué?

(4) ¿Qué explica la diversidad local (0,1 ha)?

¿Cómo se vincula con la diversidad a escalas mayores?

ANEXOS

Anexo I. Material suplementario del Capítulo 2

Anexo II: Material suplementario del Capítulo 3

Anexo III: Fotos de los bosques serranos relevados en el Capítulo 4

Anexo IV: Material suplementario del Capítulo 4

Anexo I

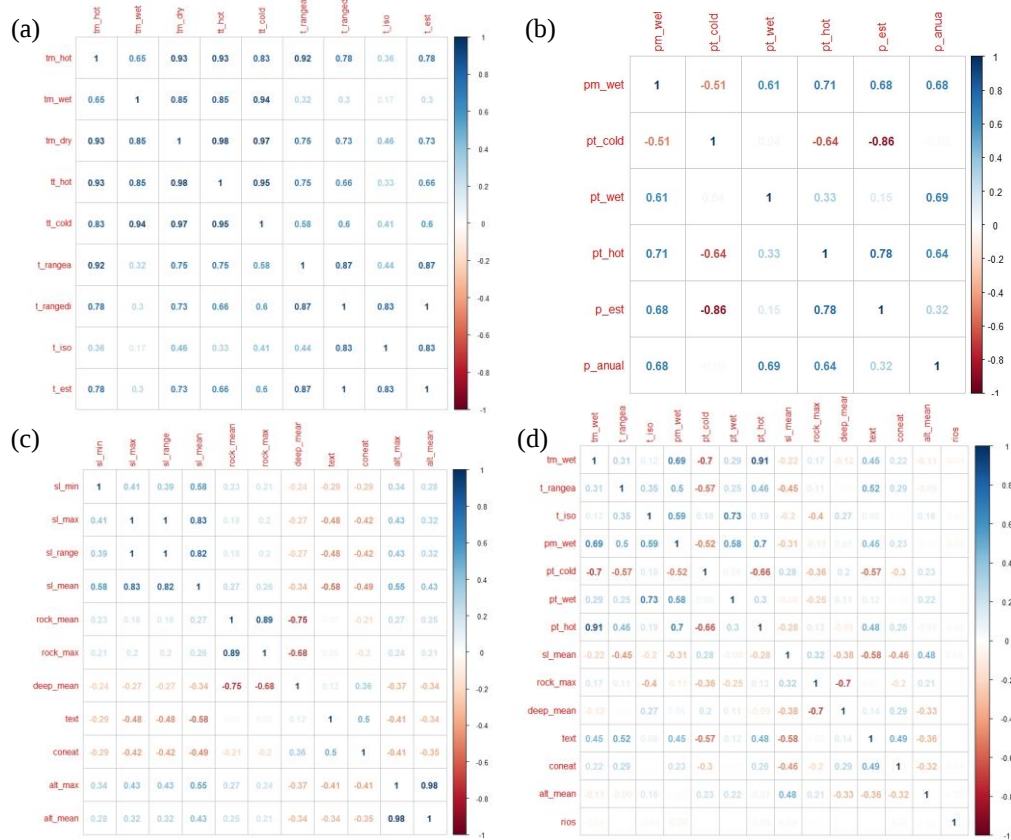


Figura 1. Análisis de correlación entre las variables ambientales compiladas en la base, mostrando la colinealidad existente. Los análisis se hicieron agrupando las variables como: (a) temperaturas, (b) precipitaciones, (c) geomorfológicas y topográficas y (d) todas juntas luego de la preselección por R^2 .

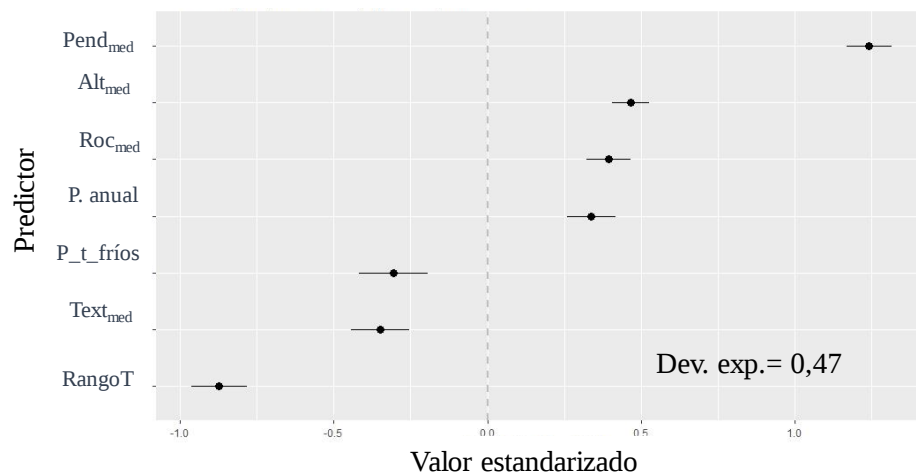


Figura 2. Coeficientes de la regresión lineal del modelo GLM entre las variables ambientales y la presencia de bosque serrano y de quebrada.

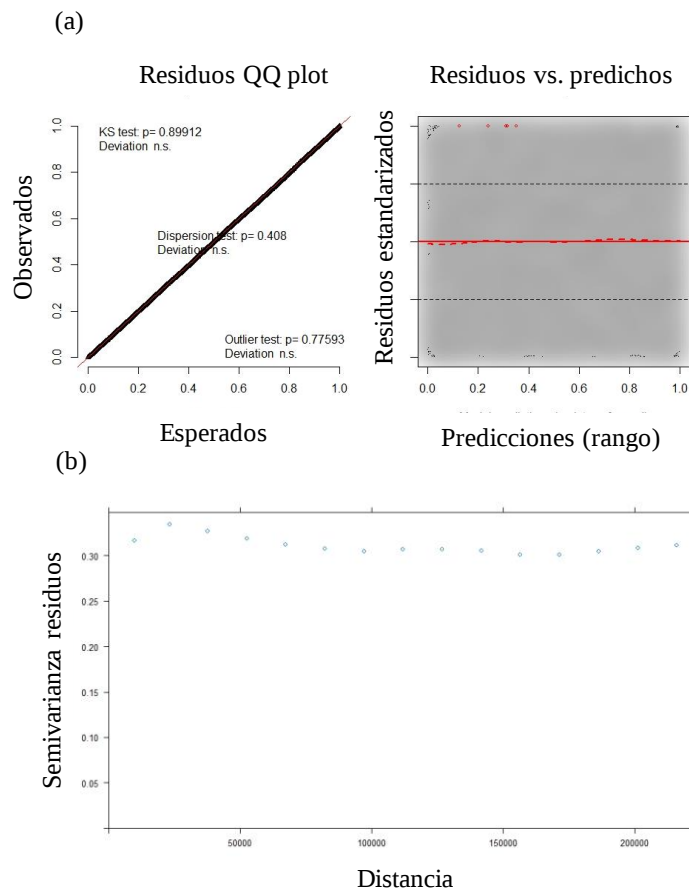


Figura 3. Análisis de residuos del GAM aplicado a la distribución de bosque (a) Distintas métricas y test de evaluación de los residuos, mostrando la relación entre observados y predichos por el modelo y (b) Semivariograma de los residuos del GAM de distribución en base a 10.000 puntos.

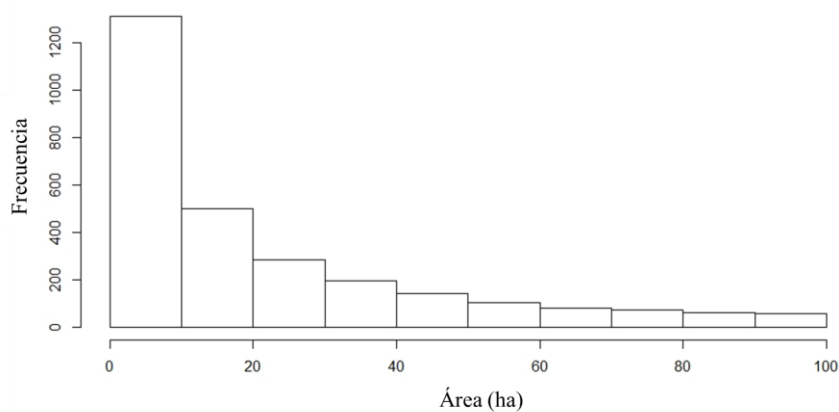


Figura 4. Distribución de la cobertura de bosque serrano y de quebrada considerando solo aquellas celdas (1 km²) con presencia de bosque.

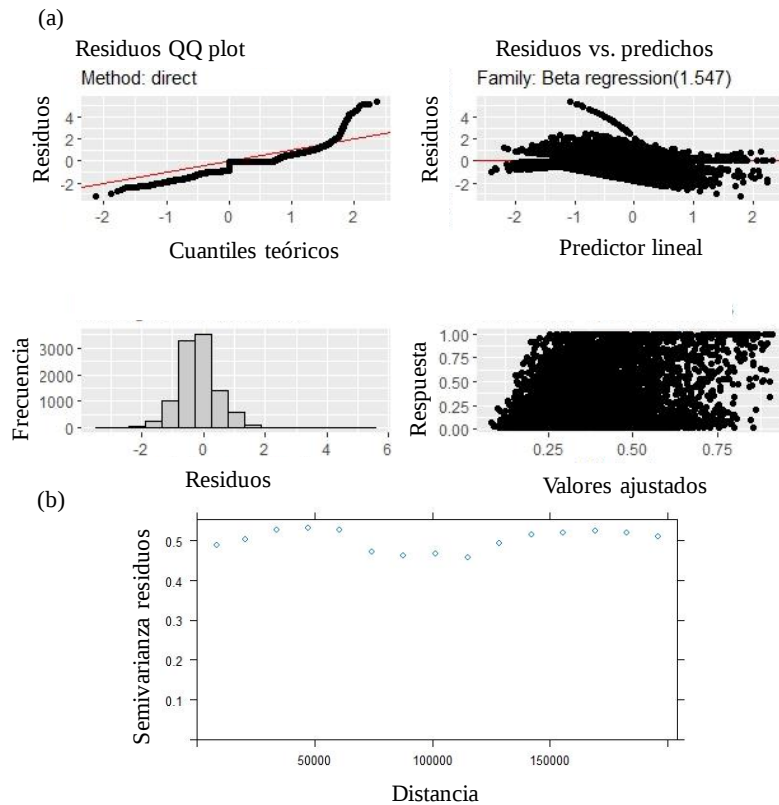


Figura 5. Análisis de residuos del GAM aplicado a la cobertura de bosque serrano y de quebrada. (a) Distintas métricas y test de evaluación de los residuos, mostrando la relación entre observados y predichos por el modelo y (b) Semivariograma de los residuos del GAM de cobertura en base a 10.000 puntos en las 3 ecorregiones dónde se distribuye primariamente el bosque.

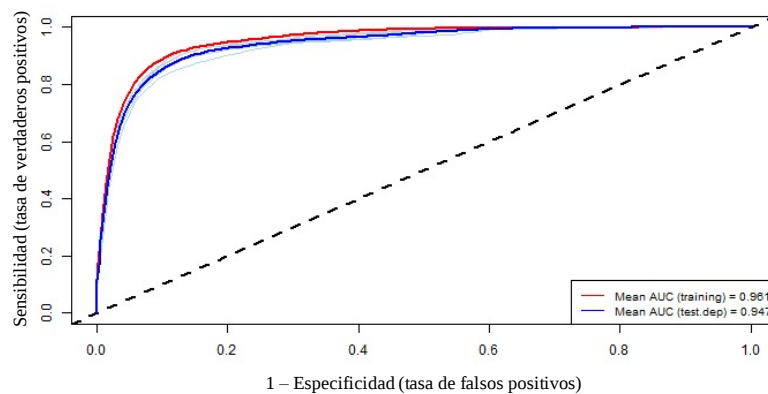


Figura 6: Curva ROC del modelo SDM-GAM de la distribución de bosque serrano y de quebrada.

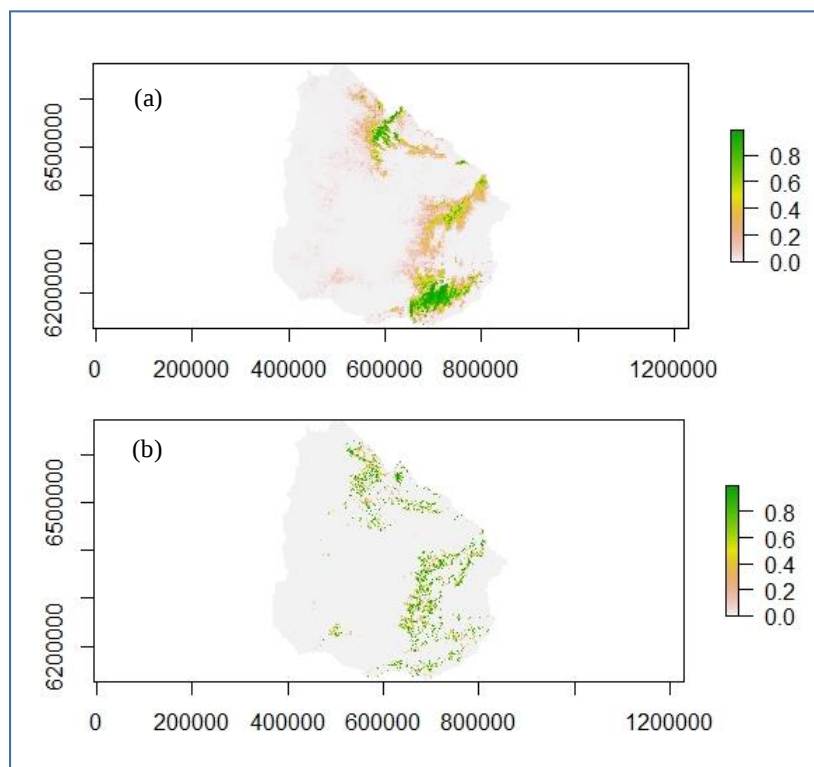


Figura 7. Mapas mostrando (a) la distribución de bosque serrano y de quebrada predicha por el modelo SDM-GAM y (b) la incertidumbre del modelo.

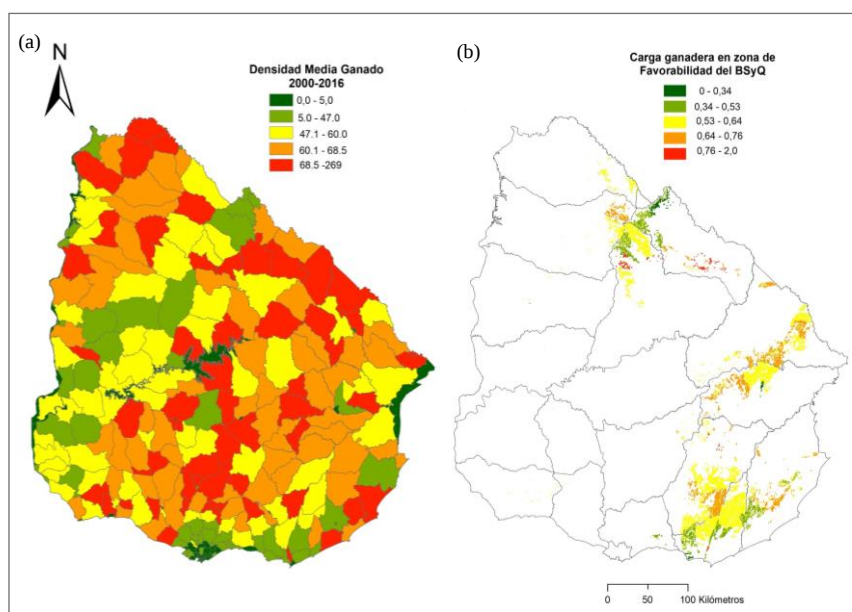


Figura 8. Carga ganadera promedio (UG/ha) en el período 2000-2016 por unidad censal (a) en todo Uruguay y (b) en las áreas de aptitud ambiental para el bosque serrano y de quebrada. (Fuente: DICOSE)

Anexo II

Tabla 1. Lista de especies arbóreas serranas. Se indica la afinidad biogeográfica de las especies (Af. biog) de acuerdo a su distribución, P: paranaense, C: chaqueña, C-P: chaqueña-paranaense, Pa: pampeana, Pan: pantropical.

Familia	Especie	Nombre común	Af. biog.
Adoxaceae	<i>Sambucus australis</i> Cham. y Schltdl.	Sauco	P
Anacardiaceae	<i>Lithraea brasiliensis</i> Marchand	Aruera	C-P
	<i>Lithraea molleoides</i> (Vell.) Engl.	Aruera	P
	<i>Schinus ferox</i> Hassl.	Molle	P
	<i>Schinus lentiscifolia</i> Marchand	Carobá	P
	<i>Schinus longifolius</i> (Lindl.) Speg.	Molle	C
	<i>Schinus molle</i> L.	Anacahuita	P
Aquifoliaceae	<i>Ilex paraguariensis</i> A.St.-Hil.	Yerba mate	P
Arecaceae	<i>Butia odorata</i> (Barb.Rodr.)Noblick	Palma butiá	Pa
	<i>Butyagrus nabonnandii</i> (Prosch.) Vors	Palmera híbrida	*
	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glass	Palma pindó	P
Asteraceae	<i>Moquiniastrum polymorphum</i> (Less.) (	Cambará	P
	Sancho		
Cactaceae	<i>Cereus hildmannianus</i> K.Schum.	Cereus	*
Cannabaceae	<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sargent	Tala trepador	P
	<i>Celtis tala</i> Gillies ex Planch.	Tala	C
Cardiopteridaceae	<i>Citronella paniculata</i> (Mart.) R.A.Ho		P
Escalloniaceae	<i>Escallonia bifida</i> Link y Ott	Árbol del pito	P
Euphorbiaceae	<i>Manihot grahamii</i> Hook.	Falsa mandioca	P
	<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	Curupí	P
	<i>Sapium haematospermum</i> Müll.Arg.	Curupí	C-P
	<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	Blanquillo	P
	<i>Sebastiania commersoniana</i> (Baill.) L.	Blanquillo	C-P
	y R.J.Downs		
Lamiaceae	<i>Aegiphila brachiata</i> Vell.	Tarumán s/espinas	P
	<i>Vitex megapotamica</i> (Spreng.) Mold	Tarumán s/espinas	P
Lauraceae	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) M	Laurel canela	P
	<i>Ocotea acutifolia</i> (Nees) Mez	Laurel	P
	<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	Laurel	P
Lauraceae	<i>Ocotea pulchella</i> Mart.	Laurel canela	P
Malvaceae	<i>Luehea divaricata</i> Mart. y Zucc.	Francisco Álvarez	P
Moraceae	<i>Ficus luschnathiana</i> (Miq.) Miq.	Higuerón	P
Myrtaceae	<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Humb., Bo	Arrayán	P
	Kunth) Berg		
	<i>Eugenia uniflora</i> L.	Pitanga	P
	<i>Eugenia uruguayensis</i> Cambess.	Guayabo blanco	P
	<i>Myrcia palustris</i> DC.		P
	<i>Myrceugenia glaucescens</i> (Cambess.)	Murta	P
	D.Legrand y Kausel		
	<i>Myrcia selloi</i> (Spreng.) N.Silveira	Cambuí	P
	<i>Myrcianthes cisplatensis</i> (Cambess.) B	Guayabo colorado	C
	<i>Myrcianthes gigantea</i> (D.Legrand) D.I	Guayabo colorado	P
	<i>Myrcianthes pungens</i> (Berg) D.Legran	Guaviyú	P

	<i>Myrrhinium atropurpureum</i> Schott	Palo de fierro	P
Phytolaccaceae	<i>Phytolacca dioica</i> L.	Ombú	P
Polygonaceae	<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	Viraró cresco	C-P
Primulaceae	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult.	Canelón	P
	<i>Myrsine laetevirens</i> (Mez) Arechav.	Canelón	P
Familia	Especie	Nombre común	Af. biog.
	<i>Myrsine parvula</i> (Mez) Otegui	Canelón	P
	<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	Canelón	P
Quillajaceae	<i>Quillaja brasiliensis</i> (A.St.-Hil. y Tula Mart.	Palo de jabón	P
Rhamnaceae	<i>Condalia buxifolia</i> Reissek	Molle bagual	C-P
	<i>Scutia buxifolia</i> Reiss.	Coronilla	C
Rosaceae	<i>Prunus subcoriacea</i> (Chodat y Hassl.)	Duraznero bravo	P
Rubiaceae	<i>Guettarda uruguensis</i> Cham. y Schltdl	Jazmin del Uruguay	P
Rutaceae	<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	Tembetará	P
	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	Tembetará	P
	<i>Zanthoxylum</i> sp1.	Cuentrillo	P
Salicaceae	<i>Casearia decandra</i> Jacq.	Guazatunga	P
	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Guazatunga	P
	<i>Xylosma pseudosalzmanii</i> Sleumer	Espina corona	P
Salicaceae	<i>Xylosma schroederi</i> Sleumer ex Herter	Espina corona	Pa
	<i>Xylosma tweediana</i> (Clos) Eichl.	Espina corona	P
Santalaceae	<i>Acanthosyris spinescens</i> (Mart. y Eichl. Griseb.	Quebracho flojo	C
	<i>Jodina rhombifolia</i> (Hook. y Arn.) Reiche	Sombra de toro	C
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Hieron. ex Niederl.	Chal-chal	C-P
	<i>Cupania vernalis</i> Cambess	Camboatá	P
	<i>Dodonea viscosa</i> (L.) Jacq.	Chirca de monte	Pan
	<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	Camboatá blanco	P
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. y Engelm. ex Miq.) Engl.	Aguaí	P
Solanaceae	<i>Solanum granulatum-leprosum</i> Dunal	Tabaquillo de monte	P
	<i>Solanum mauritianum</i> Scop.	Tabaquillo de monte	P
	<i>Solanum sanctae-catharinae</i> Dunal	Joá manso	P
Styracaceae	<i>Styrax leprosus</i> Hook. y Arn.	Carne de vaca	P
Symplocaceae	<i>Symplocos uniflora</i> (Pohl) Benth.	Azarero de monte	P
Verbenaceae	<i>Citharexylum montevidense</i> (Spreng.) Moldenke.	Tarumán	P

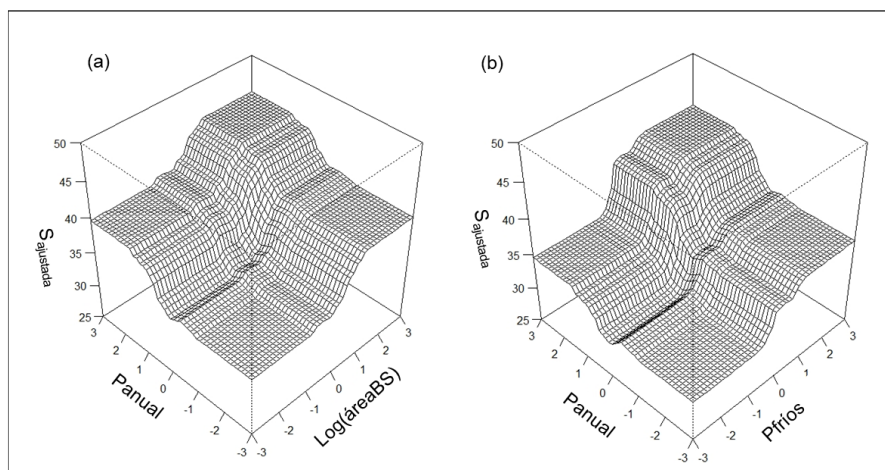


Figura 1: Interacciones detectadas entre las variables ambientales incluidas en el análisis de BRT.

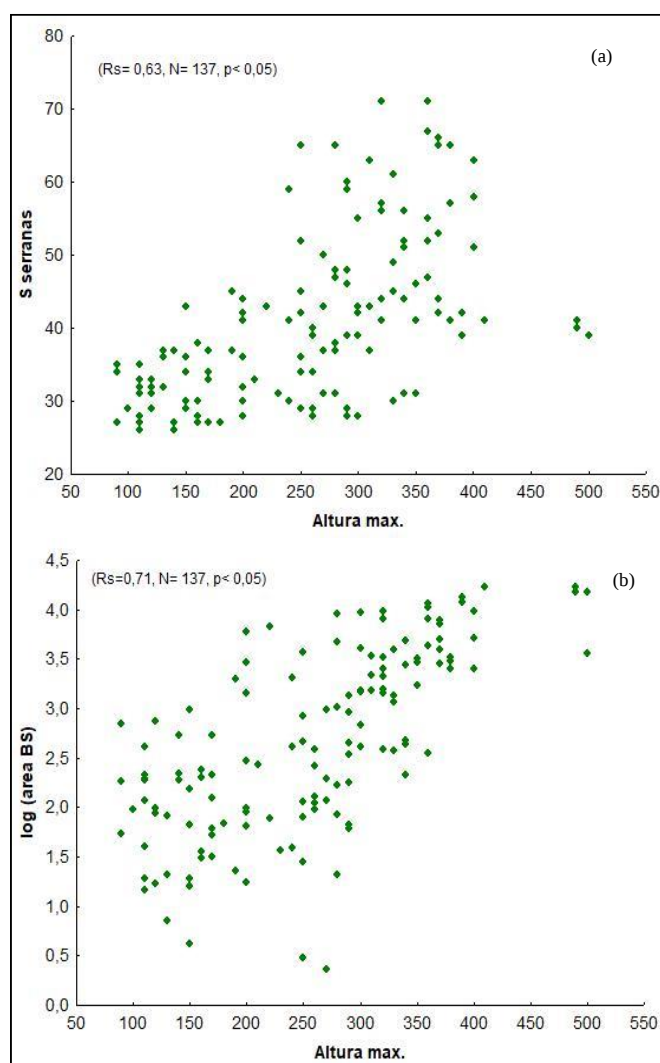


Figura 2. Relaciones entre: (a) la riqueza de arbóreas serranas y la cobertura de bosque serrano y (b) entre la cobertura de bosque serrano y la altura máxima de la carta.

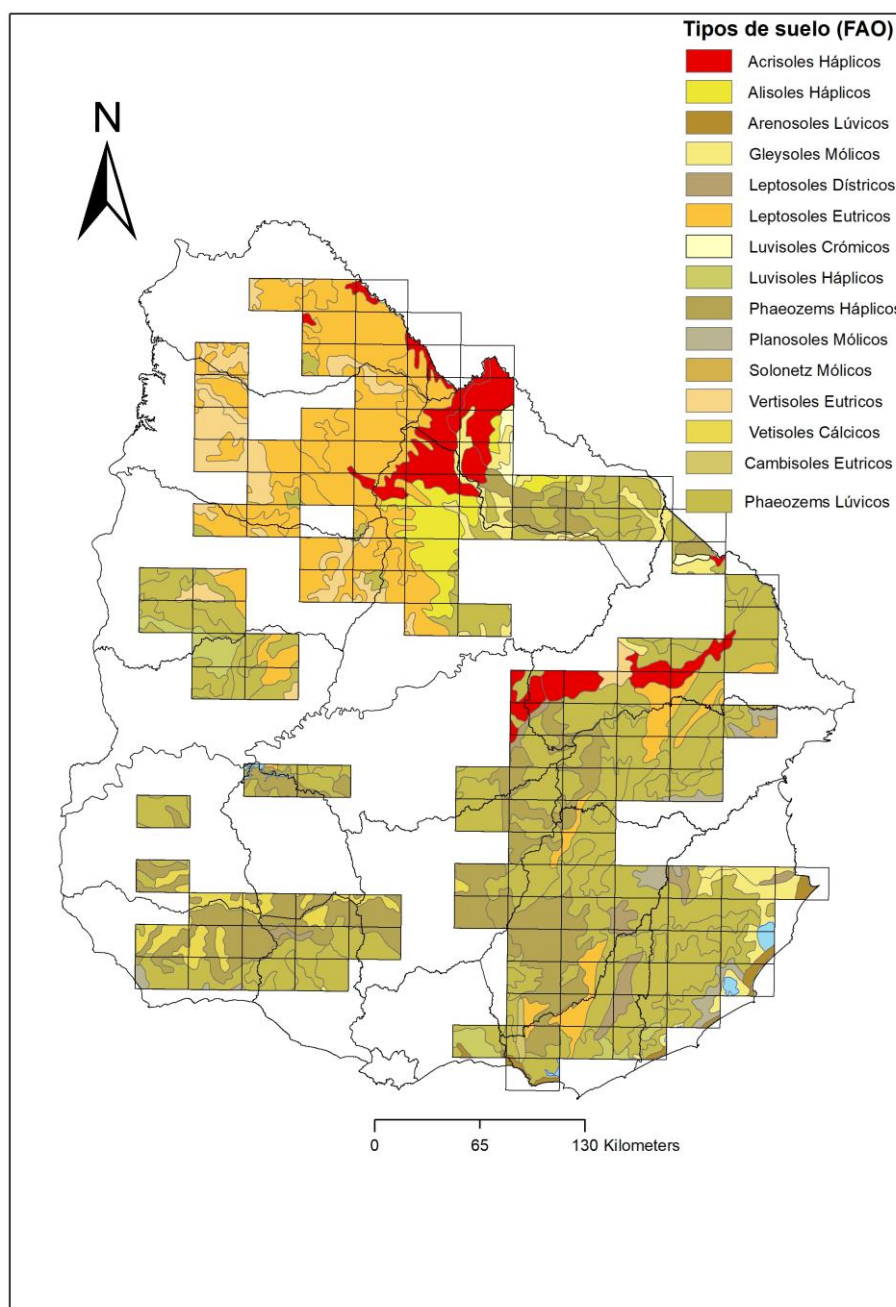


Figura 3: Suelos dominantes (escala 1: 1.000.000) en las cartas del SGM (660 km²) donde se distribuye el bosque serrano en Uruguay. Se destacan en rojo los acrisoles.

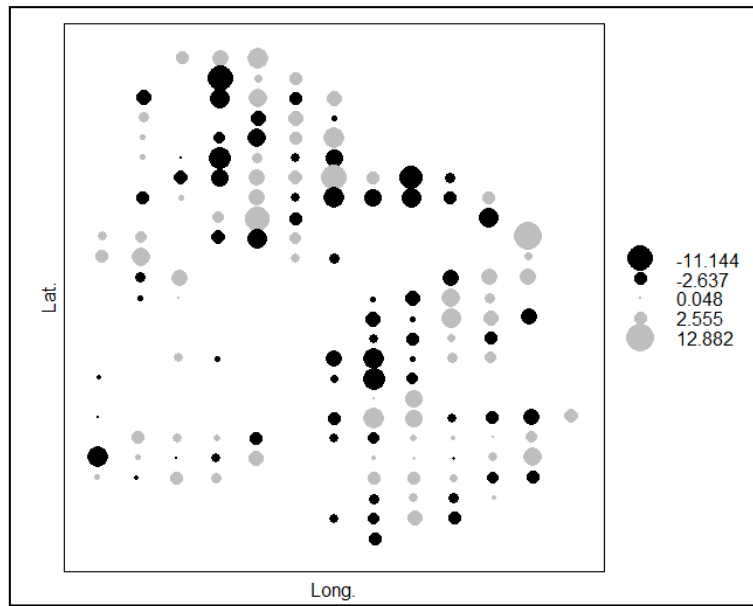


Figura 4: Residuos del modelo GAM (ambiental + espacial) generado para explicar el patrón espacial de riqueza de arbóreas serranas (660 km²).

Anexo III

Imágenes satelitales (Google Earth) y fotografías tomadas a campo durante los relevamientos de los 12 bosques serranos muestreados en la Tesis.



Figura 1. Imagen satelital y del paisaje del bosque serrano muestreado al norte de la Ciudad de Rivera, Departamento de Rivera ($30^{\circ}52'14.92''$ S / $55^{\circ}37'44.85''$ O). ©C. Toranza.



Figura 2. Imagen satelital y del paisaje del bosque serrano muestreado en la Cuchilla del Yaguari, Departamento de Rivera ($31^{\circ}43'30.55''$ S / $55^{\circ}15'51.75''$ O). ©F. Haretche.

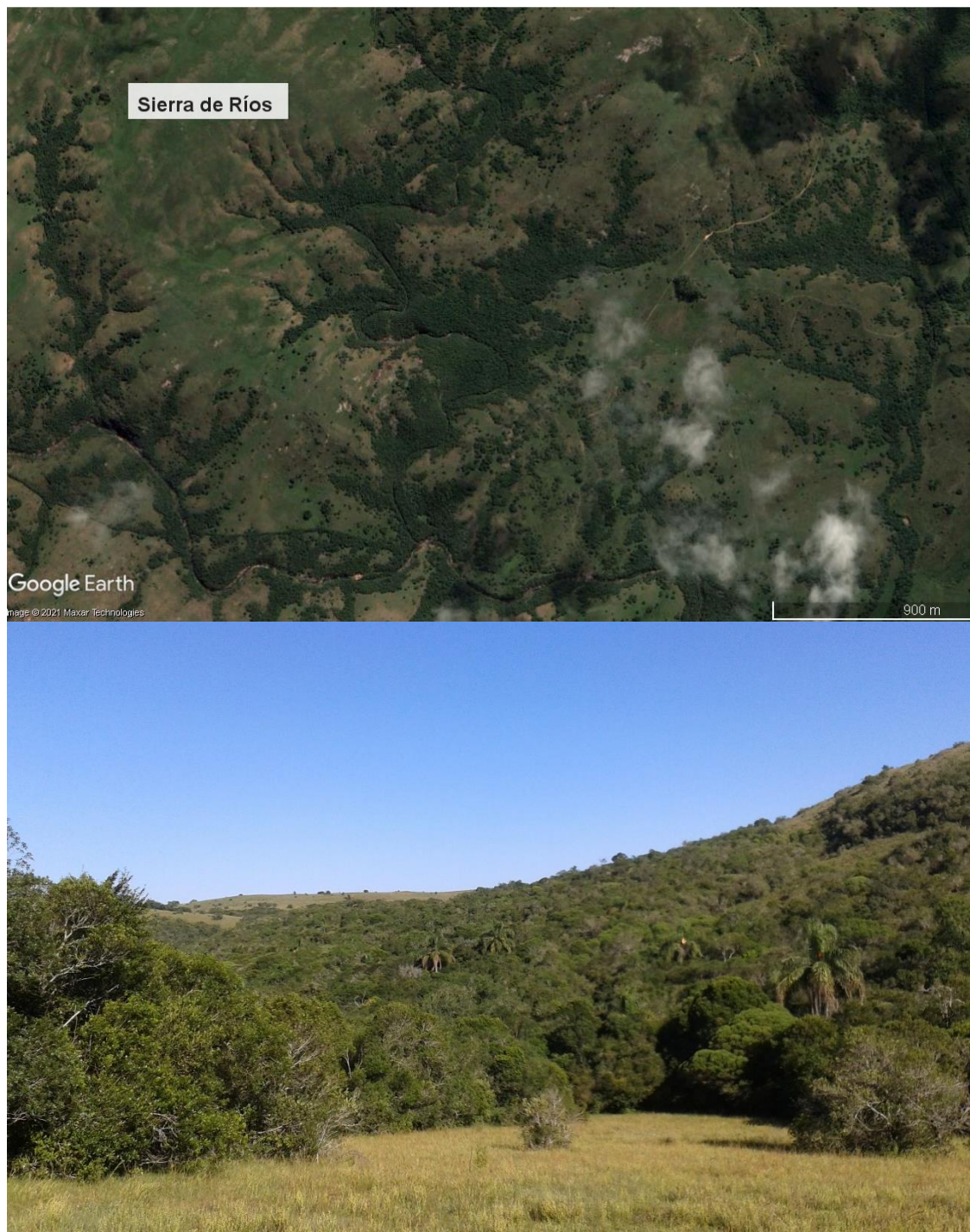


Figura 3. Imagen satelital y del paisaje del bosque serrano muestreado en la Sierra de Ríos, Departamento de Cerro Largo ($32^{\circ}13'50.15''$ S / $53^{\circ}50'22.95''$ O). ©C. Toranza.

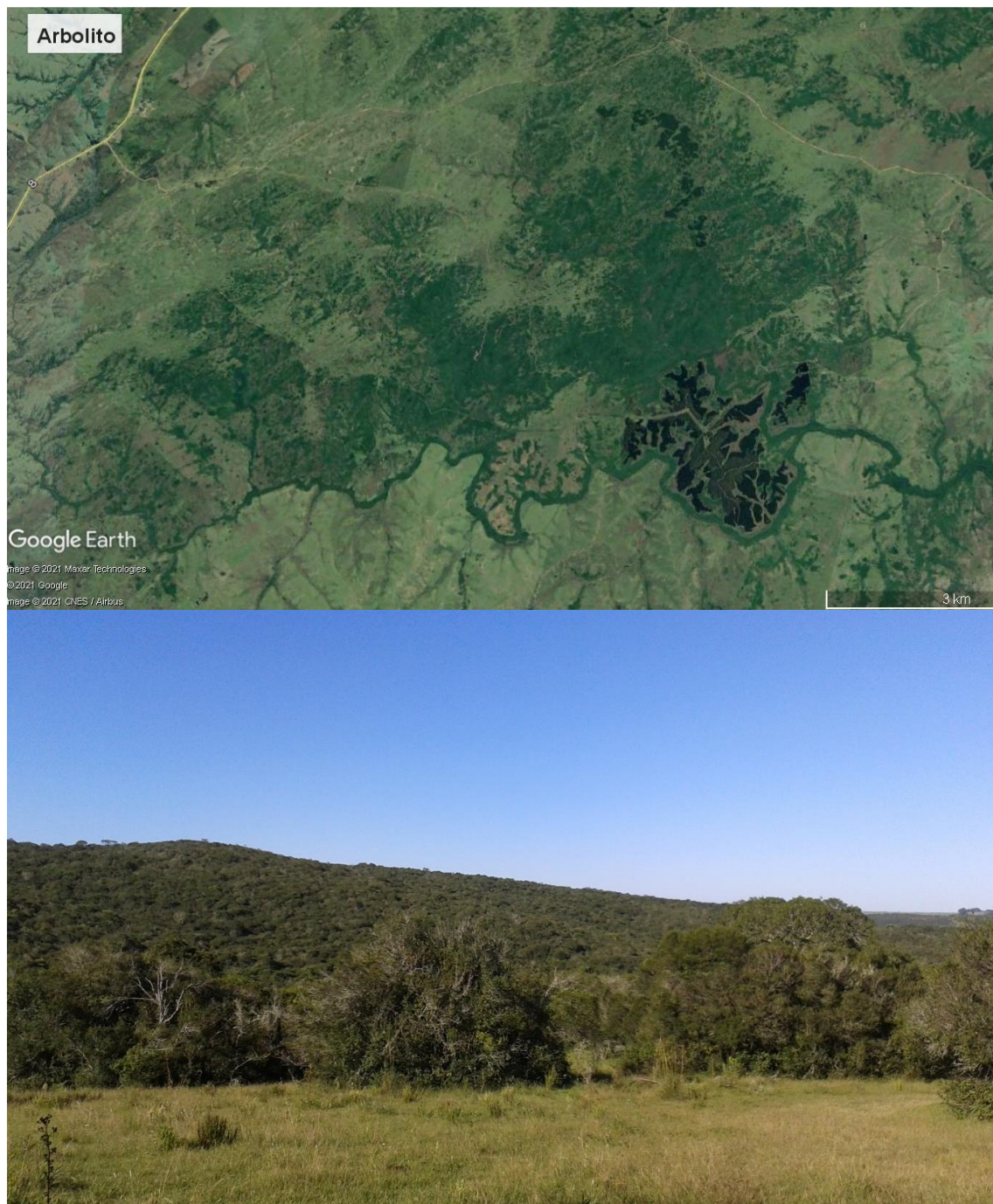


Figura 4. Imagen satelital y del paisaje del bosque serrano muestreado en la localidad de Arbolito, Departamento de Cerro Largo ($32^{\circ}38'7.87''$ S / $54^{\circ}09'1.70''$ O). ©C. Toranza.



Figura 5. Imagen satelital y del paisaje del bosque serrano muestreado en la escarpa Cueva del Tigre, Departamento de Durazno ($32^{\circ}36'5.56''$ S / $55^{\circ}32'42.63''$ O). ©A. Cravino.



Figura 6. Imagen satelital y del paisaje del bosque serrano muestreado en la Sierra de Nico Pérez, Departamento de Lavalleja ($33^{\circ}25'1.84''$ S / $55^{\circ}05'11.42''$ O). ©J.P. Nebel.

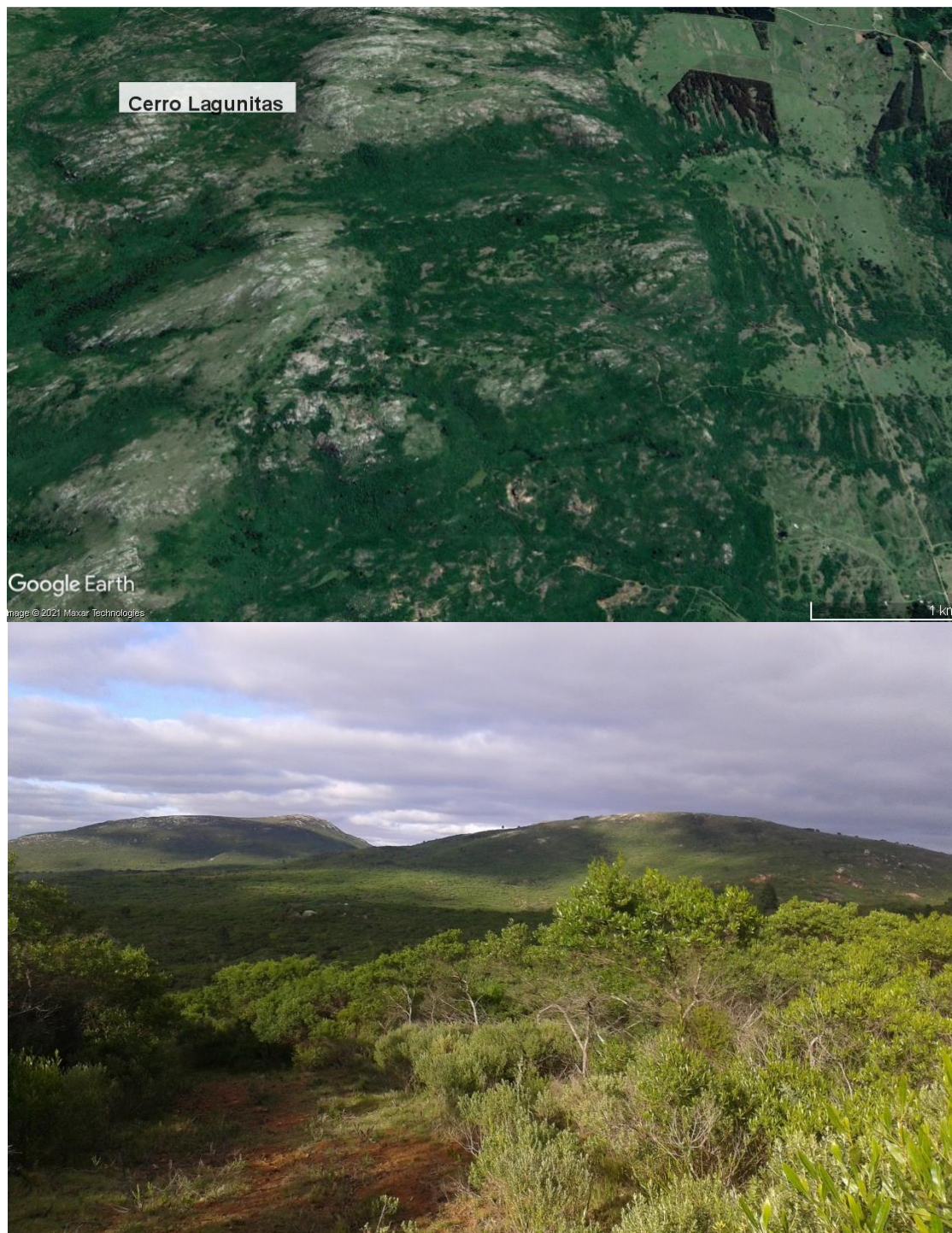


Figura 7. Imagen satelital y del paisaje del bosque serrano muestreado en el Cerro Lagunitas de la Sierra de las Ánimas, Departamento de Maldonado ($34^{\circ}39'45.73''$ S / $55^{\circ}18'33.52''$ O). ©C. Toranza.



Figura 8. Imagen satelital y del paisaje del bosque serrano muestreado próximo al balneario Las Flores en la Sierra de las Ánimas, Departamento de Maldonado ($34^{\circ}45'44.03''$ S / $55^{\circ}18'59.81''$ O). ©C. Toranza.



Figura 9. Imagen satelital y del paisaje del bosque serrano muestreado en la Sierra de La Blanqueada, Departamento de Rocha ($34^{\circ}0'0.25''$ S / $53^{\circ}52'42.81''$ O). ©F. Haretche.

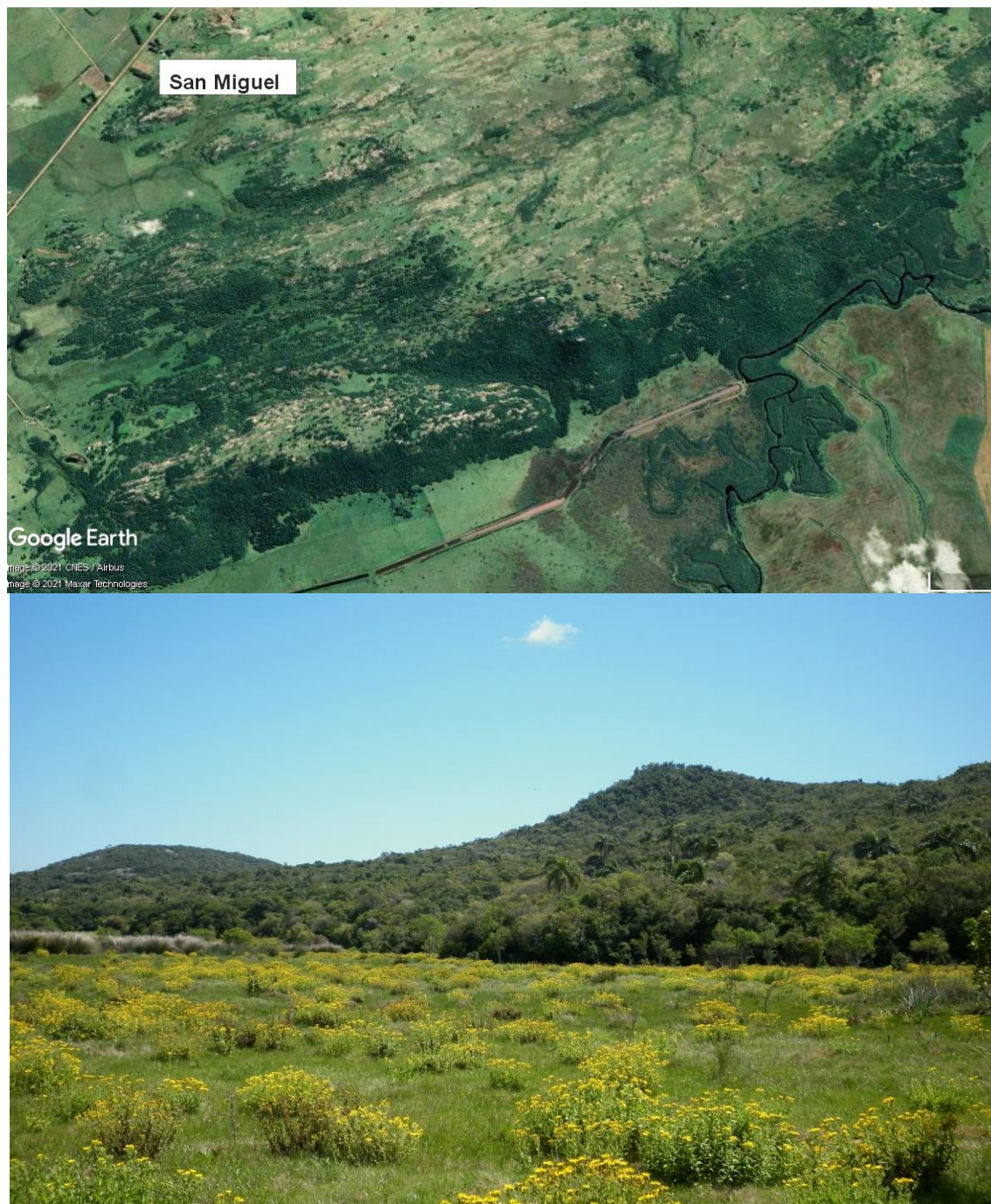


Figura 10. Imagen satelital y del paisaje del bosque serrano muestreado en la Sierra de San Miguel, Departamento de Rocha ($33^{\circ}42'27.85''$ S / $53^{\circ}33'36.57''$ O). ©A. Rossado.

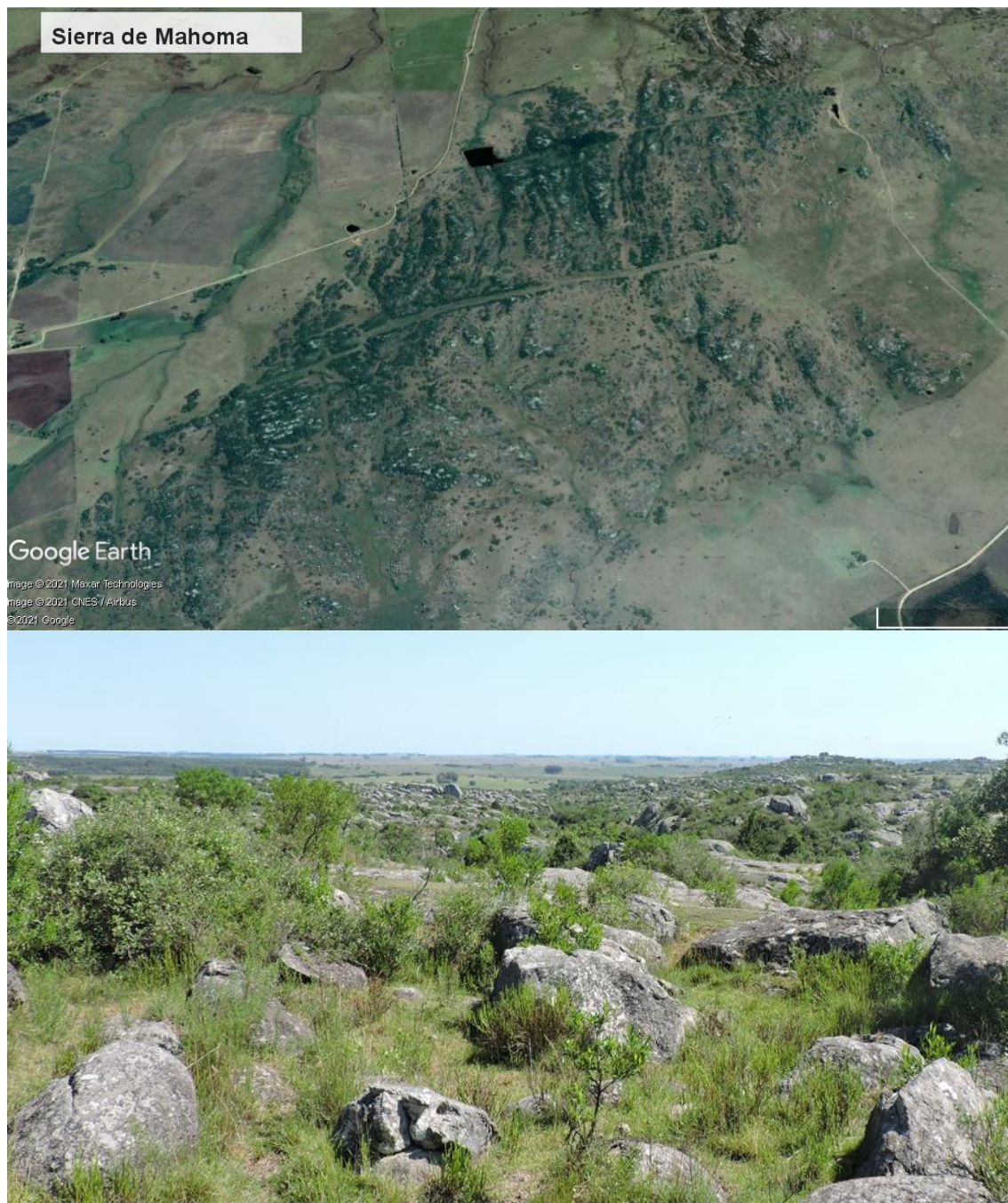


Figura 11. Imagen satelital y del paisaje del bosque serrano muestreado en la Sierra de Mahoma, Departamento de San José ($34^{\circ}05'38.45''$ S / $56^{\circ}57'3.50''$ O). ©Intendencia de San José.

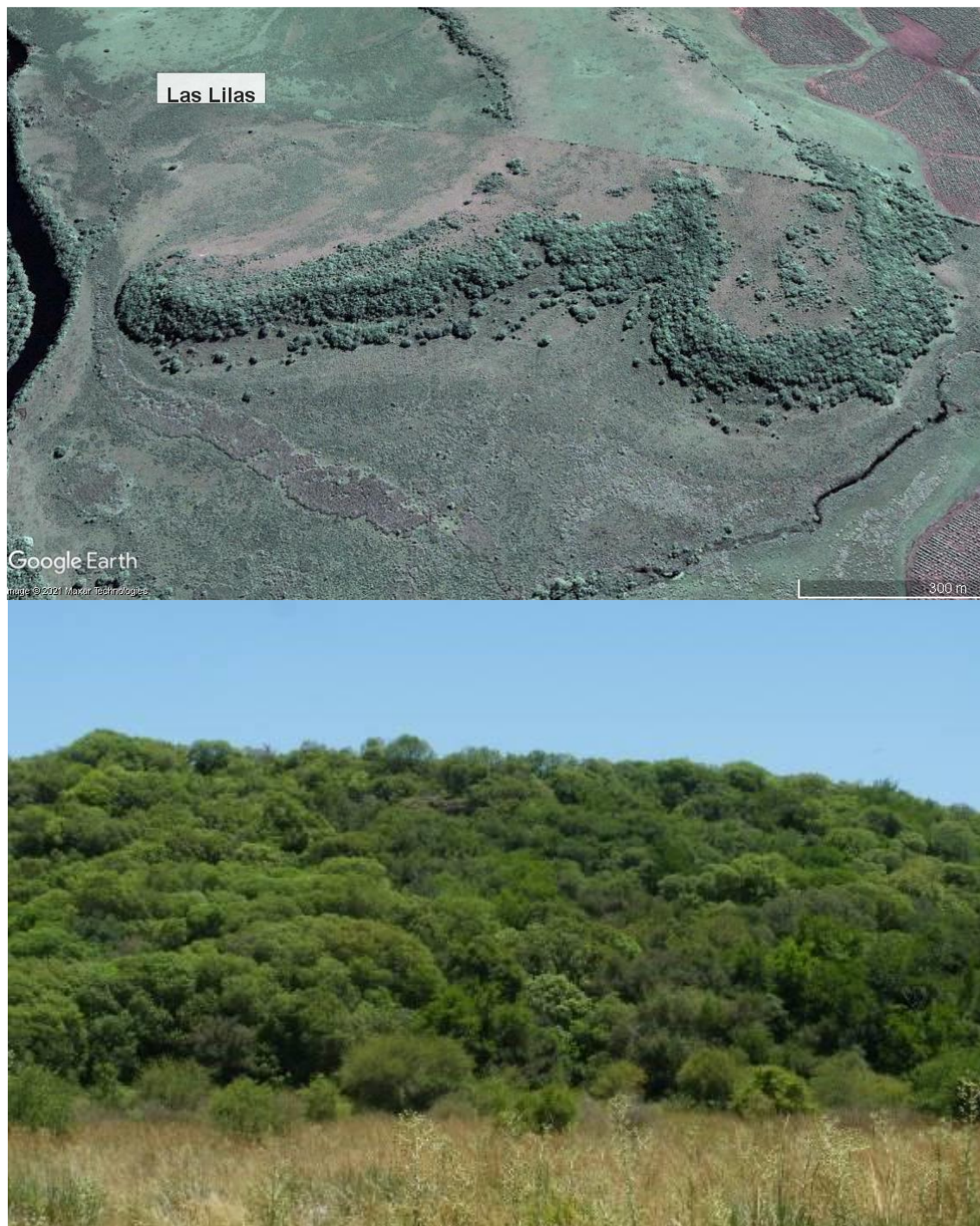


Figura 12. Imagen satelital y del paisaje del bosque serrano muestreado en la escarpa de Las Lilas, Departamento de Río Negro ($32^{\circ}36'44.13''$ S / $57^{\circ}12'29.84''$ O). ©A. Cravino.

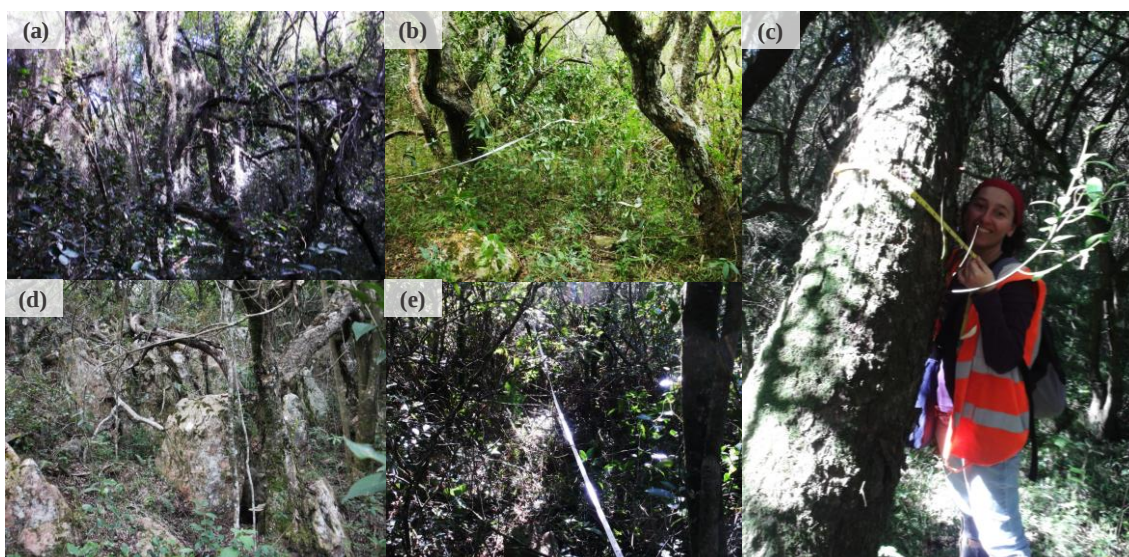


Figura 13. Fotografías de distintos bosques serranos mostrando la fisonomía interna, la transecta y la medición del DAP. (a) Sierra de la Blanqueda, (b) Las Flores, (c) Sierra de Ríos, (d) Cuchilla del Yaguarí, (e) Las Flores.



Figura 14. Fotografías de distintos bosques serranos mostrando los estratos de la vegetación: (a) dosel (Arbolito), (b) suelo del bosque (Las Flores), (c) árboles emergentes (ej: *Syagrus romanzoffiana* en Sierra de La Blanqueda), (d) sotobosque (Sierra de Nico Pérez), (e) suelo del bosque (Rivera).

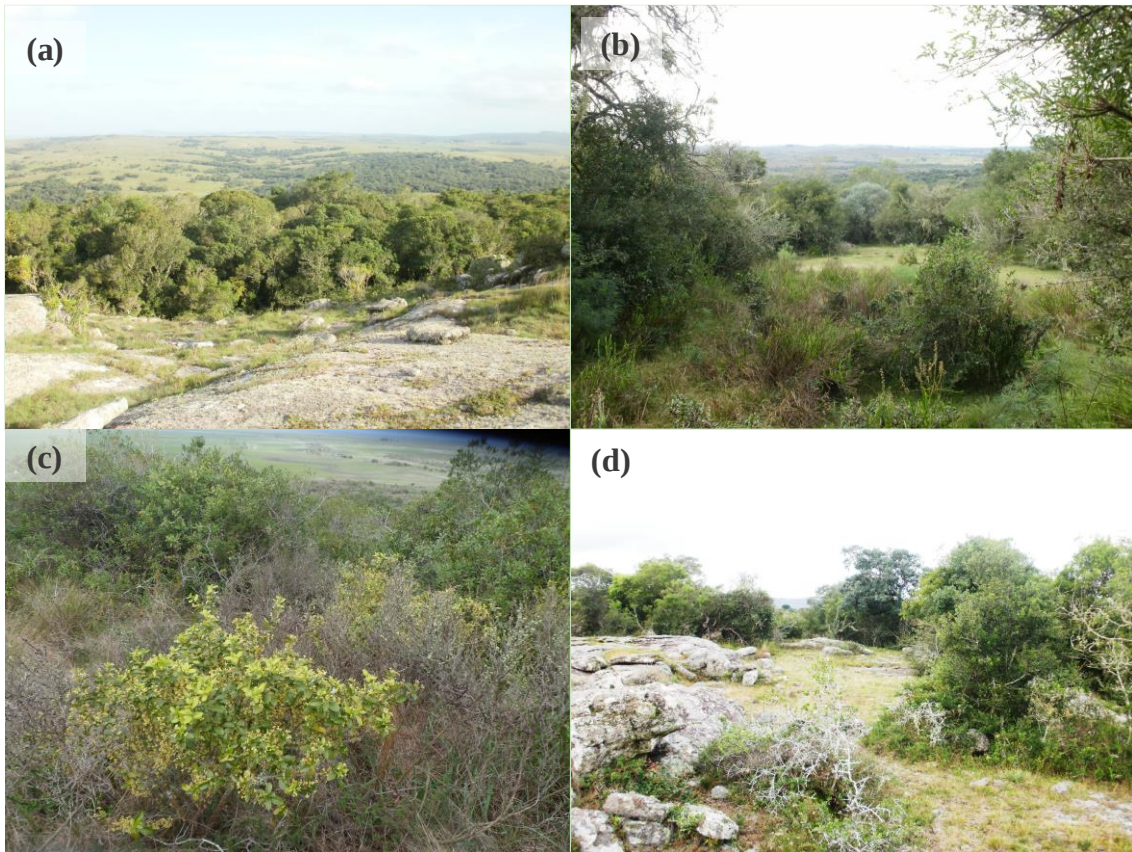


Figura 15. Fotografías de distintos bosques serranos mostrando aspectos de su fisonomía (a) límite superior de la línea de árboles en Sierra de La Blanqueada, (b) claro del bosque en Cuchilla del Yaguarí, (c) límite de la línea de árboles y matorral serrano en la Sierra de San Miguel y (d) claro del bosque con afloramiento rocoso en Sierra de La Blanqueda.

Anexo IV

Tabla 1. Lista de especies arbóreas registradas en las localidades serranas muestreadas. Se indica para cada especie todas las localidades donde fue registrada. SM: San Miguel, SLB: Sierra de La Blanqueada (Rocha); SNP: Sierra de Nico Pérez (Lavalleja); RIV: Rivera, CY: Cuchilla del Yaguarí (Rivera); AR: Arbolito, SR: Sierra de Ríos (Cerro Largo), LF: Las Flores, CL: Cerro Lagunitas (Maldonado); CT: Cueva del Tigre (Durazno); LL: Las Lilas (Río Negro); SMH: Sierra de Mahoma (San José).

Familia	Especie	Localidades
Anacardiaceae	<i>Lithraea brasiliensis</i> Marchand	SM, SLB, SNP, AR, SR, LF, CL
	<i>Lithraea molleoides</i> (Vell.) Engl.	CY, RIV, CT, LL
	<i>Schinus engleri</i> F.A.Barkley	SM, CL, AR
	<i>Schinus lentiscifolia</i> Marchand	CY, RIV
	<i>Schinus longifolius</i> (Lindl.) Speg.	CY, CT, LL
	<i>Schinus molle</i> L.	RIV
Annonaceae	<i>Annona maritima</i> (Záchia) H.Rainer	SR
Areaceae	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	SM, SLB, LF
Asteraceae	<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.	CL
	<i>Baccharis longiattenuata</i> A.S.Oliveira	SR, AR
	<i>Moquiniastrum polymorphum</i> (Less.) G. Sancho s	RIV, SR, CT
Berberidaceae	<i>Berberis laurina</i> Thunb.	AR
Cactaceae	<i>Cereus uruguayanus</i> R. Kiesling	SLB, AR, CY
	<i>Opuntia arechavaletae</i> Speg.	SM
Cannabaceae	<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sargent	SM, SLB, SNP, CY, AR, SR, LF, CL, CT, LL, SMH
	<i>Celtis tala</i> Gillies ex Planch.	RIV, LL
Cardiopteridaceae	<i>Citronella gongonha</i> (Mart.) R.A.Howard	CT
	<i>Citronella paniculata</i> (Mart.) R.A.Howard	SR
Celastraceae	<i>Monteverdia ilicifolia</i> (Mart. ex Reissek) Biral	SLB, SNP, CY
Escalloniaceae	<i>Escallonia bifida</i> Link & Otto	RIV, AR, SNP, CL, LF, CT
	<i>Escallonia megapotamica</i> Spreng.	RIV

Familia	Especie	Localidades
Euphorbiaceae	<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	SNP, CT
	<i>Sapium haematospermum</i> Müll.Arg.	SMH
	<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	SM, SLB, SNP, RIV, CY, AR, SR, CT, LL
	<i>Sebastiania commersoniana</i> (Baill.) L.B. Sm. & Downs	SM, SLB, SNP, RIV, CY, AR, SR, CT, LL, SMH
Fabaceae	<i>Acacia longifolia</i> (Andrews) Willd.*	LF
	<i>Calliandra tweediei</i> Benth.	RIV
	<i>Erythrina crista-galli</i> L.	SM
Lamiaceae	<i>Vitex megapotamica</i> (Spreng.) Mold	SR
Lauraceae	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	SR
	<i>Ocotea acutifolia</i> (Nees) Mez	RIV, CY, SR, AR, CT
	<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	SR
	<i>Ocotea pulchella</i> Mart.	RIV
Loranthaceae	<i>Tripodanthus acutifolius</i> (Ruiz & Pav.) Tiegh.	SM, SLB, SNP, RIV, CY, AR, SR, CT
Moraceae	<i>Ficus luschnathiana</i> (Miq.) Miq.	SM, SLB, AR, CY, SNP
Myrtaceae	<i>Acca sellowiana</i> (O. Berg) Burret	RIV
	<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O.Berg	SM, SLB, SNP, RIV, CY, AR, SR, LF, CL, CT, LL
	<i>Eugenia uniflora</i> L.	SR, AR, CY
	<i>Eugenia uruguayensis</i> Cambess.	SM, AR
	<i>Myrcia palustris</i> DC.	SR
	<i>Myrceugenia glaucescens</i> (Cambess.) D.Legrand & Kausel	SN, CL, SMH
	<i>Myrcia cruciflora</i> A.R. Lourenço & E. Lucas	RIV, CT
	<i>Myrcianthes cisplatensis</i> (Cambess.) O. Berg.	SNP, RIV, CY, AR, SR, LF, CL, LL, SMH
	<i>Myrcianthes pungens</i> (O. Berg) D. Legrand	LL
	<i>Myrrhinium atropurpureum</i> Schott	SM, SNP, RIV, CY, AR, SR, CT, LL
	<i>Psidium cattleianum</i> Sabine	SR

Familia	Especie	Localidades
Oleaceae	<i>Ligustrum lucidum</i> W.T.Aiton*	LF, SMH
	<i>Ligustrum sinense</i> Lour.*	SNP, CT, SMH
Primulaceae	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br. ex Roem. y Schult.	SLB, SNP, RIV, CY, AR, SR, LF, CL, CT
	<i>Myrsine laetevirens</i> (Mez) Arechav.	SM, SLB, SNP, CY, AR, SR, LF, CT, LL, SMH
	<i>Myrsine parvula</i> (Mez) Otegui	SM, SR
	<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	SM
Pittosporaceae	<i>Pittosporum undulatum</i> Vent.*	LF
Quillajaceae	<i>Quillaja brasiliensis</i> (A. St.-Hil. & Tul.) Mart.	SR, RIV
Rhamnaceae	<i>Condalia buxifolia</i> Reissek	CL, SMH
	<i>Colletia paradoxa</i> (Spreng.) Escal.	SLB, LF, SMH
	<i>Scutia buxifolia</i> Reissek	SM, SLB, SNP, RIV, CY, AR, SR, LF, CL, CT, LL, SMH
Rosaceae	<i>Prunus subcoriacea</i> (Chodat & Hassl.) Koehne	SR, AR, CY, RIV, CT
Rubiaceae	<i>Guettarda uruguayensis</i> Cham.& Schltldl.	SM, SR, AR, RIV, CY, LL
Rutaceae	<i>Citrus × aurantium</i> L.*	SR
	<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	SM, SLB, SR, RIV, SNP, SMH
	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	RIV
	<i>Zanthoxylum</i> sp.	SM, SLB, SR, LF
Salicaceae	<i>Azara uruguayensis</i> (Speg.) Sleumer	CL, LF, CT
	<i>Casearia decandra</i> Jacq.	SR
	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	SR
	<i>Xylosma pseudosalzmanii</i> Sleumer	SR
	<i>Xylosma schroederi</i> Sleumer ex Herter	SR
	<i>Xylosma tweediana</i> (Clos) Eichl.	SM, SR, AR, CY, SNP, LL, SMH
Santalaceae	<i>Acanthosyrus spinescens</i> (Mart. & Eichl.) Griseb.	RIV
	<i>Jodina rhombifolia</i> (Hook. & Arn.) Reissek	SLB, SNP, CL, LL
Familia	Especie	Localidades
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i> Radlk. ex Warm.	SM, SLB, SNP, RIV, CY, AR, SR, LF, CL, CT, LL

	<i>Allophylus guaraniticus</i> (A. St.-Hil.) Radlk.	RIV
	<i>Cupania vernalis</i> Cambess	SR, RIV
	<i>Dodonea viscosa</i> (L.) Jacq.	SR, CL, LF, SMH
	<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	SR
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl.	SM, SLB, RIV
	<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	RIV, CY
	<i>Pouteria salicifolia</i> (Spreng.) Radlk.	AR
	<i>Sideroxylon obtusifolium</i> (Roem. & Schult.) T.D.Penn.	SM
Solanaceae	<i>Solanum mauritianum</i> Scop.	CT
	<i>Solanum sanctae-catharinae</i> Dunal	SR
Styracaceae	<i>Styrax leprosus</i> Hook. & Arn.	SR, AR, RIV, CL, LF, CT
Symplocaceae	<i>Symplocos uniflora</i> (Pohl) Benth.	SR, CT
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis racemosa</i> Griseb.	SM, SLB, SNP, CL, LF
Verbenaceae	<i>Aloysia gratissima</i> (Gillies & Hook.) L.D.Benson	CY
	<i>Citharexylum montevidense</i> (Spreng.) Moldenke.	SM, SLB, RIV, SNP, CT, CL, SMH
	<i>Lantana cámara</i> L.	SLB

*Especies exóticas o exóticas invasoras registradas en las comunidades serranas muestreadas

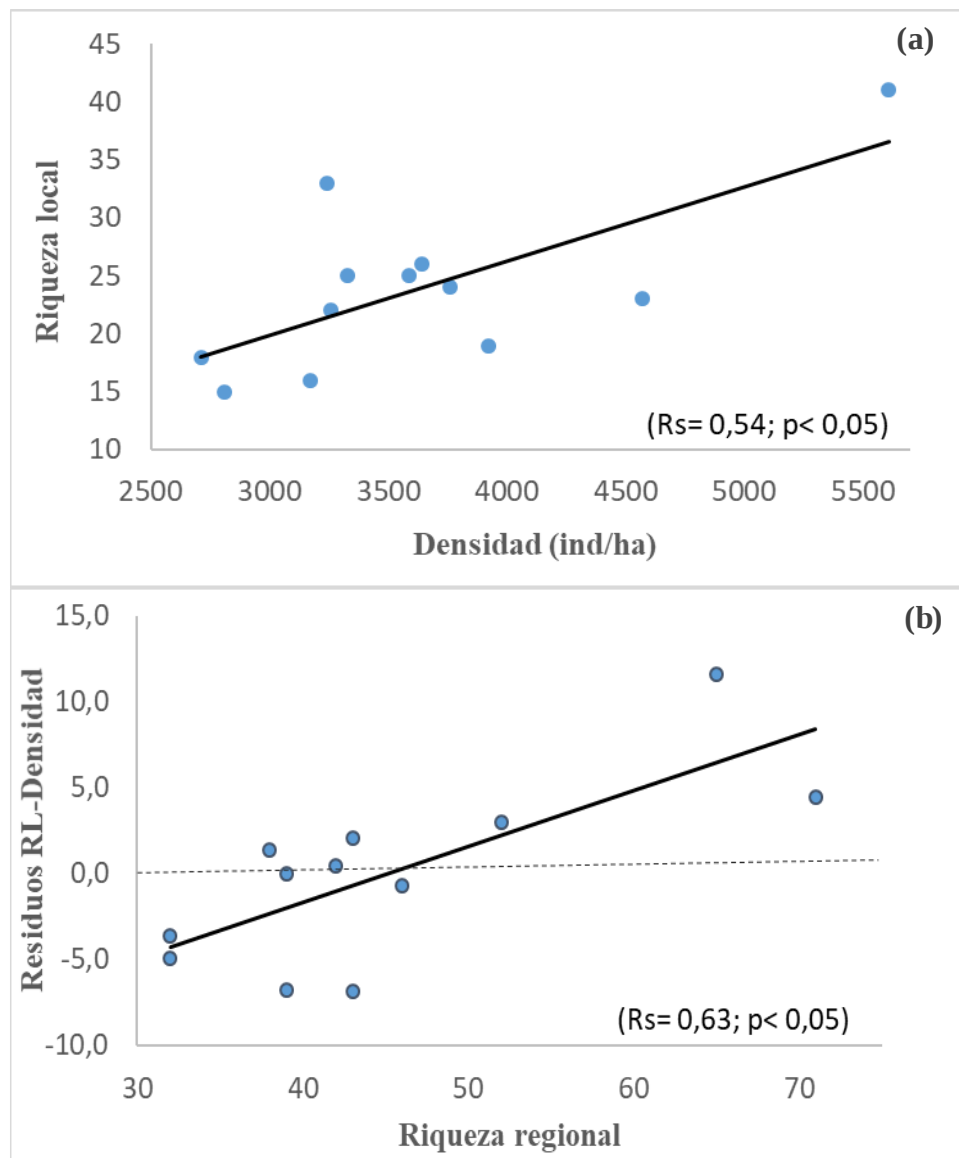


Figura 1. (a) Relación entre la riqueza local de arbóreas serranas (0,1 ha) y la densidad de individuos (ind/ha) y (b) Relación entre los residuos de la regresión riqueza local-densidad de individuos y la riqueza regional (66.000 ha) en los bosques serranos muestreados en esta tesis.

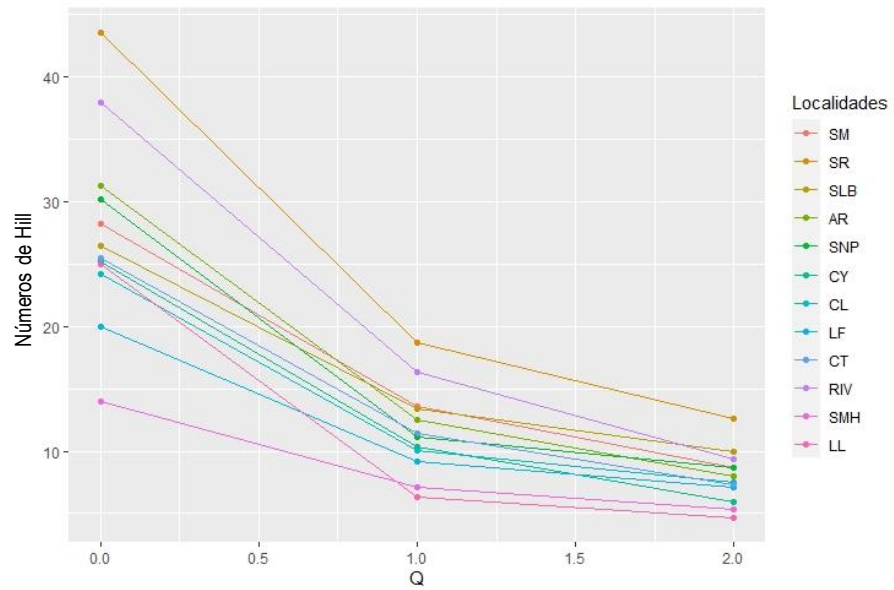


Figura 2. Curva del perfil de diversidad mostrando los números de Hill (D_q) de las localidades serranas. Donde $q = 0, 1, 2$. RIV: Rivera, CY: Cuchilla del Yaguarí, CT: Cueva del Tigre, SR: Sierra de Ríos, AR: Arbolito, SNP: Sierra de Nico Pérez, LL: Las Lilas, SM: San Miguel, SLB: Sierra de La Blanqueada, CL: Cerro Lagunitas, LF: Las Flores, SMH: Sierra de Mahoma.

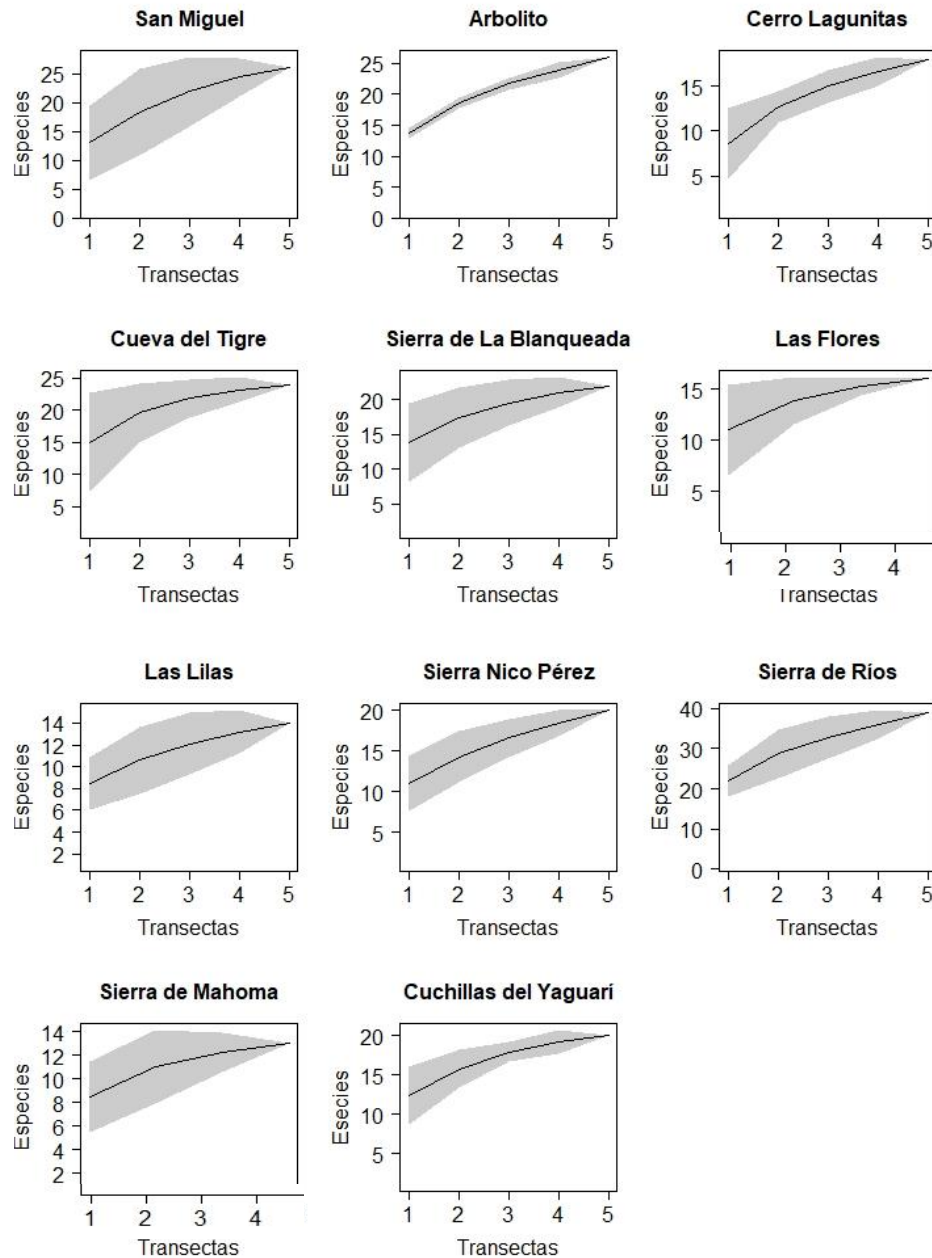


Figura 3. Curvas de acumulación de especies con los intervalos de confianza (95%) de las 12 comunidades serranas muestreadas en este trabajo, como una medida del esfuerzo de muestreo. Las 5 transectas de la parcela de Gentry-Boyle fueron consideradas como muestras.

Tabla 2. Análisis de similitud de Sorensen entre las comunidades serranas relevadas en este estudio. Un bajo grado de similitud se indica en celeste (0,20 – 0,40), una similitud intermedia en beige (0,40 – 0,60) y un alto grado de similitud en verde (>0,60). RIV: Rivera, CY: Cuchilla del Yaguarí, CT: Cueva del Tigre, SR: Sierra de Ríos, AR: Arbolito, SNP: Sierra de Nico Pérez, LL: Las Lilas, SM: San Miguel, SLB: Sierra de La Blanqueada, CL: Cerro Lagunitas, LF: Las Flores, SMH: Sierra de Mahoma.

	SM	SR	SLB	AR	SNP	CY	CL	LF	CT	RIV	SM	LL
	H											
SM	1,0	0,45	0,67	0,58	0,63	0,48	0,36	0,42	0,40	0,41	0,36	0,48
SR		1,0	0,39	0,58	0,45	0,50	0,31	0,39	0,47	0,49	0,30	0,39
SLB			1,0	0,50	0,73	0,52	0,45	0,56	0,43	0,40	0,40	0,42
AR				1,0	0,63	0,72	0,45	0,47	0,56	0,51	0,31	0,52
SNP					1,0	0,61	0,60	0,56	0,57	0,47	0,51	0,58
CY						1,0	0,29	0,34	0,58	0,56	0,32	0,65
CL							1,0	0,69	0,43	0,35	0,45	0,35
LF								1,0	0,44	0,36	0,47	0,36
CT									1,0	0,60	0,27	0,50
RIV										1,0	0,26	0,41
SMH											1,00	0,41
LL												1,0

Tabla 3. Análisis de similitud de Bray-Curtis entre las comunidades serranas relevadas en este estudio. Un bajo grado de similitud se indica en celeste (<0,20), una similitud intermedia en beige (0,20 – 0,30) y un alto grado de similitud en verde (>0,40). RIV: Rivera, CY: Cuchilla del Yaguarí, CT: Cueva del Tigre, SR: Sierra de Ríos, AR: Arbolito, SNP: Sierra de Nico Pérez, LL: Las Lilas, SM: San Miguel, SLB: Sierra de La Blanqueada, CL: Cerro Lagunitas, LF: Las Flores, SMH: Sierra de Mahoma.

	SM	SR	SLB	AR	SNP	CY	CL	LF	CT	RIV	SM	LL
	H											
SM	1,0	0,30	0,46	0,52	0,42	0,20	0,28	0,32	0,29	0,17	0,21	0,19
SR		1,0	0,21	0,24	0,17	0,25	0,13	0,14	0,32	0,23	0,12	0,10
SLB			1,0	0,37	0,61	0,28	0,49	0,61	0,32	0,21	0,17	0,23
AR				1,0	0,37	0,36	0,33	0,31	0,26	0,22	0,14	0,22
SNP					1,0	0,26	0,48	0,71	0,31	0,18	0,26	0,36
CY						1,0	0,20	0,17	0,27	0,25	0,11	0,32
CL							1,0	0,49	0,20	0,14	0,31	0,20
LF								1,0	0,26	0,17	0,24	0,31
CT									1,0	0,34	0,14	0,18
RIV										1,0	0,07	0,25
SMH											1,0	0,36
LL												1,0

Tabla 4. Parámetros fitosociológicos de los bosques serranos relevados en este estudio. AR: abundancia relativa, FR: frecuencia relativa, DR: dominancia relativa, IVIR: índice de valor de importancia relativo de las especies, PI: Porcentaje de importancia (IVIR/3). Se destacan en negrita las primeras especies que acumulan el 50% del PI. En rojo se resaltan los casos en los que los árboles muertos presentaron alto PI. (*) indica especies exóticas invasoras.

Localidad: Cuchilla del Yaguarí (Rivera)					
Especie	AR	FR	DR	IVIR	PI
<i>Eugenia uniflora</i>	35,4	7,6	15,7	58,7	19,6
<i>Myrrhinium atropurpureum</i>	12,8	7,6	13,3	33,6	11,2
<i>Scutia buxifolia</i>	12,2	7,6	6,4	26,2	8,7
<i>Ocotea acutifolia</i>	3,2	4,5	14,0	21,7	7,2
<i>Guettarda uruguensis</i>	8,5	7,6	3,3	19,4	6,5
<i>Lithraea molleoides</i>	2,7	6,1	7,9	16,6	5,5
<i>Sebastiania commersoniana</i>	4,3	3,0	8,8	16,1	5,4
<i>Tripodanthus acutifolius</i>	2,9	7,6	3,1	13,6	4,5
<i>Allophylus edulis</i>	3,2	7,6	2,8	13,6	4,5
<i>Myrsine coriacea</i>	1,6	3,0	7,1	11,7	3,9
<i>Myrsine laetevirens</i>	0,8	3,0	7,8	11,7	3,9
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	3,2	4,5	1,5	9,2	3,1
<i>Schinus longifolius</i>	1,6	4,5	2,1	8,2	2,7
<i>Prunus subcoriacea</i>	0,8	3,0	3,5	7,4	2,5
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	1,6	4,5	0,4	6,5	2,2
<i>Xylosma tweediana</i>	1,1	3,0	0,2	4,3	1,4
<i>Cereus uruguayanus</i>	0,5	3,0	0,2	3,8	1,3
<i>Maytenus ilicifolia</i>	0,5	3,0	0,1	3,7	1,2
<i>Myrcianthes cisplatensis</i>	1,3	1,5	0,6	3,4	1,1
<i>Schinus lentiscifolia</i>	0,5	1,5	0,5	2,5	0,8
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	0,3	1,5	0,6	2,3	0,8
<i>Celtis iguanaea</i>	0,5	1,5	0,2	2,2	0,7
<i>Ficus luschnathiana</i>	0,3	1,5	0,1	1,9	0,6
<i>Aloysia gratissima</i>	0,3	1,5	0,0	1,8	0,6

Localidad: Rivera (Rivera)					
Especie	AR	FR	DR	IVIR	PI
<i>Ocotea pulchella</i>	25,5	5,3	37,9	68,7	22,9
<i>Lithraea molleoides</i>	14,9	6,7	24,3	45,8	15,3
<i>Ocotea acutifolia</i>	5,6	5,3	8,5	19,5	6,5
<i>Sebastiania commersoniana</i>	4,0	5,3	8,4	17,7	5,9
<i>Styrax leprosus</i>	8,1	6,7	2,3	17,0	5,7
<i>Allophylus edulis</i>	5,9	5,3	1,1	12,3	4,1
<i>Cupania vernalis</i>	5,3	5,3	1,2	11,8	3,9
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	2,5	4,0	4,5	11,0	3,7
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	3,7	4,0	2,3	10,0	3,3
<i>Myrsine coriacea</i>	2,8	4,0	0,5	7,3	2,4
<i>Zanthoxylum fagara</i>	1,9	4,0	0,5	6,4	2,1
<i>Calypttranthes concinna</i>	1,6	4,0	0,2	5,8	1,9
<i>Acca sellowiana</i>	1,2	4,0	0,1	5,4	1,8
<i>Prunus subcoriacea</i>	0,9	2,7	1,6	5,2	1,7
<i>Schinus lenticifolius</i>	1,9	2,7	0,4	5,0	1,7
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	2,2	1,3	0,9	4,4	1,5
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	1,2	2,7	0,4	4,3	1,4
<i>Escallonia bífida</i>	2,2	1,3	0,8	4,3	1,4
<i>Quillaja brasiliensis</i>	0,6	2,7	0,7	4,0	1,3
<i>Celtis tala</i>	0,9	2,7	0,3	3,9	1,3
<i>Citharexylum montevidense</i>	1,2	1,3	1,0	3,6	1,2
<i>Tripodanthus acutifolius</i>	0,6	2,7	0,3	3,6	1,2
<i>Scutia buxifolia</i>	0,6	2,7	0,1	3,4	1,1
<i>Calliandra tweedii</i>	1,2	1,3	0,5	3,1	1,0
<i>Schinus molle</i>	0,3	1,3	0,6	2,3	0,8
<i>Guettarda uruguensis</i>	0,6	1,3	0,1	2,1	0,7
<i>Allophylus guaraniticus</i>	0,6	1,3	0,1	2,0	0,7
<i>Escallonia megapotamica</i>	0,3	1,3	0,3	1,9	0,6

Localidad: Rivera (Rivera) cont.					
Especie	AR	FR	DR	IVIR	PI
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	0,3	1,3	0,1	1,7	0,6
<i>Acanthosyris spinescens</i>	0,3	1,3	0,0	1,7	0,6
<i>Gochnatia polymorpha</i>	0,3	1,3	0,0	1,7	0,6
<i>Myrcianthes cisplatensis</i>	0,3	1,3	0,0	1,7	0,6
<i>Myrrhinium atropurpureum</i>	0,3	1,3	0,0	1,7	0,6

Localidad: Arbolito (Cerro Largo)					
Especie	AR	FR	DR	IVIR	PI
<i>Guettarda uruguensis</i>	22,0	6,8	9,6	38,4	12,8
<i>Eugenia uruguayensis</i>	20,3	6,8	8,1	35,3	11,8
<i>Lithraea brasiliensis</i>	7,6	6,8	11,1	25,6	8,5
<i>Scutia buxifolia</i>	8,2	6,8	7,3	22,3	7,4
<i>Pouteria salicifolia</i>	3,7	1,4	16,4	21,4	7,1
<i>Allophylus edulis</i>	6,2	6,8	7,7	20,7	6,9
<i>Sebastiania commersoniana</i>	3,1	6,8	4,3	14,3	4,8
<i>Myrsine coriacea</i>	3,7	4,1	5,2	12,9	4,3
<i>Eugenia uniflora</i>	3,1	5,5	3,0	11,6	3,9
<i>Styrax leprosus</i>	3,1	5,5	1,6	10,2	3,4
<i>Xylosma tweediana</i>	2,8	5,5	1,3	9,6	3,2
<i>Ocotea acutifolia</i>	0,6	1,4	7,3	9,3	3,1
<i>Myrsine laetevirens</i>	0,6	2,7	5,4	8,7	2,9
<i>Myrcianthes cisplatensis</i>	0,8	4,1	2,5	7,5	2,5
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	1,7	4,1	1,3	7,1	2,4
<i>Celtis iguanaea</i>	1,7	2,7	0,3	4,7	1,6
<i>Tripodanthus acutifolius</i>	0,8	2,7	0,2	3,8	1,3
<i>Myrrhinium atropurpureum</i>	0,6	2,7	0,1	3,4	1,1
<i>Baccharis longiattenuata</i>	1,1	1,4	0,9	3,4	1,1
<i>Escallonia bifida</i>	0,3	1,4	1,1	2,8	0,9
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	0,8	1,4	0,2	2,4	0,8
<i>Ficus luschnathiana</i>	0,3	1,4	0,7	2,4	0,8
<i>Prunus subcoriacea</i>	0,3	1,4	0,4	2,0	0,7
<i>Cereus uruguayanus</i>	0,3	1,4	0,3	2,0	0,7
<i>Schinus engleri</i>	0,3	1,4	0,0	1,7	0,6
<i>Berberis laurina</i>	0,3	1,4	0,0	1,7	0,6

Localidad: Sierra de Ríos (Cerro Largo)					
Especie	AR	FR	DR	IVIR	PI
<i>Casearia decandra</i>	16,4	4,2	12,6	33,2	11,1
<i>Myrcia palustris</i>	12,7	4,2	11,5	28,5	9,5
<i>Sebastiania commersoniana</i>	9,5	3,4	12,4	25,3	8,4
<i>Casearia sylvestris</i>	9,3	4,2	8,7	22,3	7,4
<i>Eugenia uniflora</i>	7,6	4,2	3,4	15,2	5,1
<i>Lithraea brasiliensis</i>	3,0	4,2	7,6	14,9	5,0
<i>Styrax leprosus</i>	6,0	4,2	4,1	14,4	4,8
<i>Cupania vernalis</i>	4,1	4,2	2,4	10,7	3,6
<i>Annona maritima</i>	4,9	4,2	1,1	10,3	3,4
<i>Scutia buxifolia</i>	2,3	4,2	3,6	10,2	3,4
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	3,9	2,5	3,3	9,7	3,2
<i>Symplocos uniflora</i>	3,0	4,2	2,0	9,2	3,1
<i>Allophylus edulis</i>	1,9	4,2	2,1	8,3	2,8
<i>Zanthoxylum fagara</i>	1,1	3,4	3,5	8,0	2,7
<i>Myrsine coriacea</i>	0,7	2,5	4,3	7,6	2,5
<i>Vitex megapotamica</i>	0,7	3,4	3,3	7,4	2,5
<i>Matayba eleagnoides</i>	1,6	3,4	1,7	6,7	2,2
<i>Nectandra megapotamica</i>	1,8	3,4	1,1	6,2	2,1
<i>Ocotea acutifolia</i>	0,7	0,8	4,1	5,6	1,9
<i>Tripodanthus acutifolius</i>	1,1	2,5	1,3	4,9	1,6
<i>Xylosma tweediana</i>	0,7	3,4	0,4	4,5	1,5
<i>Myrcianthes cisplatensis</i>	0,7	2,5	0,3	3,6	1,2
<i>Zanthoxylum sp.</i>	1,2	1,7	0,6	3,5	1,2
<i>Citrus aurantium</i> (*)	0,5	2,5	0,4	3,5	1,2
<i>Myrsine laetevirens</i>	0,4	1,7	0,4	2,4	0,8
<i>Prunus subcoriacea</i>	0,4	0,8	1,1	2,3	0,8
<i>Psidium cattleianum</i>	0,4	1,7	0,2	2,2	0,7
Localidad: Sierra de Ríos (Cerro Largo) cont.					

Especie	AR	FR	DR	IVIR	PI
<i>Guettarda uruguensis</i>	0,4	1,7	0,1	2,2	0,7
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	0,4	1,7	0,1	2,1	0,7
<i>Quillaja brasiliensis</i>	0,2	0,8	0,8	1,8	0,6
<i>Myrsine parvula</i>	0,4	0,8	0,2	1,4	0,5
<i>Gochnatia polymorpha</i>	0,4	0,8	0,2	1,4	0,5
<i>Xylosma schroederi</i>	0,4	0,8	0,1	1,3	0,4
<i>Ocotea puberula</i>	0,2	0,8	0,2	1,3	0,4
<i>Solanum sanctae-catharinae</i>	0,4	0,8	0,0	1,2	0,4
<i>Baccharis longiattenuata</i>	0,2	0,8	0,2	1,2	0,4
<i>Dodonaea viscosa</i>	0,2	0,8	0,1	1,1	0,4
<i>Celtis iguanaea</i>	0,2	0,8	0,0	1,1	0,4
<i>Xylosma pseudosalzmannii</i>	0,2	0,8	0,0	1,1	0,4
<i>Citronella paniculata</i>	0,2	0,8	0,0	1,0	0,3
<i>Myrrhinium atropurpureum</i>	0,2	0,8	0,0	1,0	0,3

Localidad: Cueva del Tigre (Durazno)					
Especie	AR	FR	DR	IVIR	PI
<i>Sebastiania commersoniana</i>	25,7	6,3	24,6	56,5	18,8
<i>Ocotea acutifolia</i>	8,4	6,3	40,7	55,4	18,5
<i>Myrsine coriacea</i>	12,0	6,3	9,4	27,7	9,2
<i>Styrax leprosus</i>	16,2	6,3	2,0	24,5	8,2
<i>Lithraea molleoides</i>	3,4	5,0	9,2	17,6	5,9
<i>Scutia buxifolia</i>	5,8	6,3	1,1	13,1	4,4
<i>Prunus subcoriacea</i>	2,9	6,3	1,1	10,3	3,4
<i>Tripodanthus acutifolius</i>	2,1	5,0	0,9	8,0	2,7
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	3,4	3,8	0,6	7,8	2,6
<i>Celtis iguanaea</i>	1,3	5,0	0,2	6,5	2,2
<i>Sapium cf glandulosum</i>	0,8	3,8	1,8	6,4	2,1
<i>Citharexylum montevidense</i>	1,8	3,8	0,7	6,3	2,1
<i>Allophylus edulis</i>	2,1	3,8	0,2	6,1	2,0
<i>Gochnatia polymorpha</i>	1,6	3,8	0,7	6,0	2,0
<i>Citronella gongonha</i>	0,5	2,5	2,3	5,3	1,8
<i>Calypttranthes concinna</i>	1,0	3,8	0,1	4,9	1,6
<i>Myrsine laetevirens</i>	0,8	2,5	1,4	4,7	1,6
<i>Myrrhinium atropurpureum</i>	1,3	2,5	0,1	3,9	1,3
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	0,8	2,5	0,0	3,3	1,1
<i>Symplocos uniflora</i>	0,5	2,5	0,1	3,1	1,0
<i>Azara uruguayensis</i>	0,5	2,5	0,0	3,1	1,0
<i>Solanum mauritianum</i>	0,3	1,3	0,1	1,6	0,5
<i>Ligustrum sinense (*)</i>	0,3	1,3	0,0	1,5	0,5
<i>Schinus longifolius</i>	0,3	1,3	0,0	1,5	0,5
<i>Escallonia bifida</i>	0,3	1,3	0,0	1,5	0,5

Localidad: Las Lilas (Río Negro)					
Especie	AR	FR	DR	IVIR	PI
<i>Lithraea molleoides</i>	25,2	11,4	45,5	82,1	27,4
<i>Myrcianthes cisplatensis</i>	34,1	11,4	19,2	64,6	21,5
<i>Scutia buxifolia</i>	9,5	11,4	8,6	29,5	9,8
<i>Myrrhimum atropurpureum</i>	13,2	11,4	2,2	26,8	8,9
<i>Allophylus edulis</i>	10,4	11,4	4,5	26,3	8,8
<i>Myrsine laetevirens</i>	1,3	9,1	3,8	14,1	4,7
<i>Celtis tala</i>	1,6	6,8	4,8	13,2	4,4
<i>Schinus longifolius</i>	0,3	2,3	5,0	7,6	2,5
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	1,6	4,5	0,7	6,8	2,3
<i>Celtis iguanaea</i>	0,6	4,5	1,2	6,4	2,1
<i>Jodina rhombifolia</i>	0,3	2,3	3,4	6,0	2,0
<i>Sebastiania commersoniana</i>	0,6	4,5	0,2	5,4	1,8
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	0,3	2,3	0,4	3,0	1,0
<i>Myrcianthes pungens</i>	0,3	2,3	0,2	2,8	0,9
<i>Guettarda uruguensis</i>	0,3	2,3	0,2	2,8	0,9
<i>Xylosma tweediana</i>	0,3	2,3	0,0	2,6	0,9

Localidad: Sierra de Nico Pérez (Lavalleja)					
Especie	AR	FR	DR	IVIR	PI
<i>Lithraea brasiliensis</i>	11,0	8,1	30,3	49,3	16,4
<i>Ligustrum sinense</i> (*)	24,1	8,1	10,2	42,4	14,1
<i>Myrsine coriacea</i>	10,3	8,1	23,0	41,3	13,8
<i>Allophylus edulis</i>	14,7	8,1	6,3	29,0	9,7
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	9,9	8,1	8,3	26,2	8,7
<i>Scutia buxifolia</i>	7,2	8,1	5,5	20,8	6,9
<i>Myrcianthes cisplatensis</i>	7,0	8,1	5,4	20,5	6,8
<i>Xylosma tweediana</i>	5,0	6,5	4,0	15,5	5,2
<i>Myrrhinium atropurpureum</i>	2,4	4,8	0,7	7,9	2,6
<i>Tripodanthus acutifolius</i>	1,5	4,8	1,5	7,8	2,6
<i>Zanthoxylum fagara</i>	1,1	4,8	1,0	6,9	2,3
<i>Citharexylum montevidense</i>	1,8	3,2	0,4	5,4	1,8
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	1,1	3,2	0,8	5,1	1,7
<i>Sapium glandulosum</i>	0,2	1,6	1,1	3,0	1,0
<i>Sebastiania commersoniana</i>	0,4	1,6	0,4	2,5	0,8
<i>Escallonia bifida</i>	0,2	1,6	0,4	2,2	0,7
<i>Ficus luschnathiana</i>	0,2	1,6	0,4	2,2	0,7
<i>Myrsine laetevirens</i>	0,4	1,6	0,1	2,1	0,7
<i>Maytenus ilicifolia</i>	0,4	1,6	0,0	2,1	0,7
<i>Celtis iguanaea</i>	0,2	1,6	0,1	1,9	0,6
<i>Daphnopsis racemosa</i>	0,2	1,6	0,1	1,9	0,6
<i>Jodina rhombifolia</i>	0,2	1,6	0,0	1,9	0,6
<i>Myrceugenia glaucescens</i>	0,2	1,6	0,0	1,9	0,6

Localidad: Sierra de La Blanqueada (Rocha)					
Especie	AR	FR	DR	IVIR	PI
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	19,8	6,5	19,6	45,9	15,3
<i>Scutia buxifolia</i>	10,2	6,5	11,0	27,7	9,2
<i>Myrsine coriacea</i>	9,3	6,5	11,7	27,6	9,2
<i>Lithraea brasiliensis</i>	10,2	6,5	5,4	22,1	7,4
<i>Allophylus edulis</i>	8,5	6,5	6,5	21,5	7,2
<i>Zanthoxylum fagara</i>	4,5	6,5	9,3	20,4	6,8
Árbol muerto	7,1	6,5	6,2	19,8	6,6
<i>Zanthoxylum</i> sp.	3,4	5,2	5,6	14,2	4,7
<i>Sebastiania commersoniana</i>	5,9	3,9	4,3	14,1	4,7
<i>Daphnopsis racemosa</i>	5,1	6,5	0,4	12,0	4,0
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	1,1	2,6	8,2	11,9	4,0
<i>Tripodanthus acutifolius</i>	3,7	5,2	3,0	11,8	3,9
<i>Ficus luschnathiana</i>	2,0	5,2	3,2	10,4	3,5
<i>Celtis iguanaea</i>	1,7	5,2	0,3	7,2	2,4
<i>Myrsine laetevirens</i>	1,1	3,9	0,8	5,8	1,9
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	1,4	2,6	0,7	4,7	1,6
<i>Citharexylum montevidense</i>	0,6	2,6	1,4	4,5	1,5
<i>Cereus uruguayanus</i>	0,8	2,6	0,9	4,3	1,4
<i>Myrsine</i> sp.	0,8	2,6	0,2	3,7	1,2
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	1,1	1,3	1,0	3,4	1,1
<i>Colletia paradoxa</i>	0,8	1,3	0,1	2,2	0,7
<i>Jodina rhombifolia</i>	0,3	1,3	0,1	1,7	0,6
<i>Maytenus ilicifolia</i>	0,3	1,3	0,0	1,6	0,5
<i>Lantana camara</i>	0,3	1,3	0,0	1,6	0,5

Localidad: Sierra de San Miguel (Rocha)					
Especie	AR	FR	DR	IVIR	PI
<i>Eugenia uruguayensis</i>	22,4	6,8	10,3	39,5	13,2
<i>Sebastiania commersoniana</i>	11,1	5,5	20,3	36,8	12,3
<i>Allophylus edulis</i>	10,6	6,8	7,0	24,5	8,2
<i>Árbol muerto</i>	11,1	6,8	4,9	22,8	7,6
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	6,3	6,8	8,7	21,8	7,3
<i>Lithraea brasiliensis</i>	7,0	4,1	5,6	16,7	5,6
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	1,4	5,5	9,3	16,2	5,4
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	6,0	5,5	3,7	15,2	5,1
<i>Myrsine laetevirens</i>	2,6	5,5	6,3	14,4	4,8
<i>Scutia buxifolia</i>	3,1	5,5	5,0	13,6	4,5
<i>Citharexylum montevidense</i>	1,7	2,7	4,3	8,7	2,9
Indeterminado	1,4	5,5	1,7	8,7	2,9
<i>Erythrina crista-galli</i>	0,7	1,4	6,2	8,3	2,8
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	1,9	2,7	1,7	6,3	2,1
<i>Ficus luschnathiana</i>	1,2	2,7	2,2	6,2	2,1
<i>Guettarda uruguensis</i>	1,4	2,7	0,2	4,4	1,5
<i>Tripodanthus acutifolius</i>	1,2	2,7	0,3	4,2	1,4
<i>Xylosma tweediana</i>	1,9	1,4	0,6	3,9	1,3
<i>Myrrhinium atropurpureum</i>	1,0	2,7	0,2	3,9	1,3
<i>Myrsine parvula</i>	2,2	1,4	0,3	3,8	1,3
<i>Myrsine umbellata</i>	0,7	2,7	0,1	3,6	1,2
<i>Daphnopsis racemosa</i>	0,7	2,7	0,1	3,6	1,2
<i>Celtis iguanaea</i>	0,7	2,7	0,1	3,5	1,2
<i>Zanthoxylum sp.</i>	0,5	1,4	0,4	2,2	0,7
<i>Opuntia arechavaletae</i>	0,5	1,4	0,1	2,0	0,7
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	0,2	1,4	0,2	1,8	0,6
<i>Zanthoxylum fagara</i>	0,2	1,4	0,2	1,8	0,6
Localidad: Sierra de San Miguel (Rocha) cont.					

Especie	AR	FR	DR	IVIR	PI
<i>Schinus engleri</i>	0,2	1,4	0,0	1,6	0,5

Localidad: Cerro Lagunitas-Sierra de las Ánimas (Maldonado)					
Especie	AR	FR	DR	IVIR	PI
<i>Scutia buxifolia</i>	12,5	8,2	32,6	53,2	17,7
<i>Dodonaea viscosa</i>	25,3	8,2	9,5	42,9	14,3
<i>Lithraea brasiliensis</i>	12,5	10,2	15,3	38,0	12,7
<i>Myrcianthes cisplatensis</i>	4,6	8,2	11,2	24,0	8,0
<i>Myrceugenia glaucescens</i>	10,7	6,1	6,4	23,2	7,7
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	9,6	6,1	6,3	22,0	7,3
<i>Myrsine coriacea</i>	6,8	6,1	6,5	19,4	6,5
<i>Allophylus edulis</i>	4,6	8,2	4,5	17,2	5,7
<i>Arbol muerto</i>	3,6	10,2	2,1	15,9	5,3
<i>Daphnopsis racemosa</i>	3,2	6,1	0,4	9,7	3,2
<i>Celtis iguanaea</i>	2,5	4,1	0,8	7,3	2,4
<i>Styrax leprosus</i>	1,1	4,1	1,6	6,7	2,2
<i>Citharexylum montevidense</i>	0,7	2,0	2,3	5,0	1,7
<i>Jodina rhombifolia</i>	0,7	2,0	0,1	2,9	1,0
<i>Condalia buxifolia</i>	0,4	2,0	0,2	2,6	0,9
<i>Escallonia bifida</i>	0,4	2,0	0,2	2,6	0,9
<i>Schinus engleri</i>	0,4	2,0	0,0	2,4	0,8
<i>Baccharis dracunculifolia</i>	0,4	2,0	0,0	2,4	0,8
<i>Azara uruguayensis</i>	0,4	2,0	0,0	2,4	0,8

Localidad: Las Flores-Sierra de las Ánimas (Maldonado)					
Especie	AR	FR	DR	IVIR	PI
<i>Lithraea brasiliensis</i>	21,4	7,7	27,5	56,6	18,9
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	14,6	7,7	10,6	32,9	11,0
<i>Scutia buxifolia</i>	7,5	7,7	16,1	31,3	10,4
<i>Myrsine coriacea</i>	12,5	7,7	8,1	28,4	9,5
<i>Árbol muerto</i>	10,7	7,7	8,6	27,0	9,0
<i>Myrcianthes cisplatensis</i>	9,8	7,7	6,6	24,1	8,0
<i>Allophylus edulis</i>	10,3	7,7	4,7	22,7	7,6
<i>Ligustrum lucidum</i> (*)	1,1	3,8	5,0	10,0	3,3
<i>Zanthoxylum</i> sp.	0,9	5,8	1,8	8,4	2,8
<i>Celtis iguanaea</i>	1,8	5,8	0,4	8,0	2,7
<i>Daphnopsis racemosa</i>	1,6	5,8	0,3	7,6	2,5
<i>Azara uruguayensis</i>	1,8	3,8	1,8	7,5	2,5
<i>Escallonia bifida</i>	1,4	3,8	2,1	7,3	2,4
<i>Styrax leprosus</i>	1,8	3,8	0,9	6,6	2,2
<i>Colletia paradoxa</i>	1,1	3,8	0,1	5,1	1,7
<i>Acacia longifolia</i> (*)	0,2	1,9	2,8	4,9	1,6
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	0,2	1,9	1,1	3,3	1,1
<i>Dodonaea viscosa</i>	0,7	1,9	0,6	3,2	1,1
<i>Myrsine laetevirens</i>	0,2	1,9	0,8	3,0	1,0
<i>Pittosporum undulatum</i> (*)	0,2	1,9	0,0	2,2	0,7

Localidad: Sierra de Mahoma (San José)					
Especie	AR	FR	DR	IVIR	PI
<i>Sebastiania commersoniana</i>	21,1	7,3	24,8	53,3	17,8
<i>Ligustrum lucidum</i> (*)	16,3	7,3	20,5	44,1	14,7*
<i>Myrcianthes cissplatensis</i>	22,1	9,8	11,7	43,6	14,5
<i>Dodonaea viscosa</i>	13,8	7,3	8,0	29,2	9,7
<i>Myrsine laetevirens</i>	4,5	9,8	8,6	22,9	7,6
<i>Zanthoxylum fagara</i>	4,5	9,8	7,5	21,8	7,3
<i>Scutia buxifolia</i>	6,6	7,3	6,7	20,6	6,9
<i>Xylosma tweediana</i>	2,1	9,8	0,7	12,6	4,2
<i>Citharexylum montevidense</i>	1,0	4,9	6,3	12,2	4,1
<i>Sapium haematospermum</i>	1,4	7,3	0,7	9,4	3,1
<i>Condalia buxifolia</i>	1,4	4,9	2,4	8,7	2,9
<i>Árbol muerto</i>	2,8	4,9	0,6	8,2	2,7
<i>Ligustrum sinense</i> (*)	0,7	2,4	0,6	3,8	1,3
<i>Celtis iguanaea</i>	1,0	2,4	0,2	3,7	1,2
<i>Colletia paradoxa</i>	0,3	2,4	0,6	3,4	1,1
<i>Myrceugenia glaucescens</i>	0,3	2,4	0,1	2,9	1,0