

Diversidad vegetal en sistemas rocosos oceánicos del Uruguay: mecanismos y procesos subyacentes

Patricia Mai Morente

Orientadores: Matías Arim y Eduardo Marchesi



Diversidad vegetal en sistemas rocosos oceánicos del Uruguay: mecanismos y procesos subyacentes

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

Msc. Patricia Mai Morente
Orientadores: Dr. Matías Arim, Lic. Eduardo Marchesi.

Tribunal: Dra. Carla Kruk, Dr. Felipe Lezama, Dra. Alessandra Fidelis

Centro Universitario Regional del Este, Universidad de la República
Noviembre, 2025



CURE
Centro Universitario
Regional del Este



**UNIVERSIDAD
DE LA REPÚBLICA
URUGUAY**



Esta tesis es presentada en el Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA), como requisito fundamental para la obtención del título de Doctora en Ciencias Biológicas. Las actividades fueron desarrolladas en el Departamento de Ecología y Gestión Ambiental, Centro Universitario Regional del Este (CURE, Maldonado) de la Universidad de la República (UdelaR). Esta tesis fue realizada bajo la orientación del Dr. Matias Arim y Lic. Eduardo Marchesi.

Apoyos financieros

- 2020-2022: Beca posgrado ANII
- 2019-2021: Alícuotas PEDECIBA
- 2022-2023: Beca de finalización CAP
- Proyecto CSIC I+D_2019_314, Vegetación y flora de las puntas y afloramientos rocosos costeros de Uruguay, Comisión Sectorial de Investigación Científica (CSIC, Udelar).
Integrantes: Patricia Mai (Responsable), E. Marchesi, M. Zabaleta, N. Idjiloff, L. Cappuccio, A. Pollero, S. Fernández.
- 2023- actual Red de redes, teoría metabólica y dinámica en metacomunidades.
Integrantes: M. Arim (Responsable), A. Borthagaray, M. Illarze, S., Abades, L. Rodríguez-Tricot, V. Pinelli, A. Canavero, F. Maresca-Urioste, N. Gobel, P. Mai. Financiadores: I+D Grupos, Comisión Sectorial de Investigación Científica – UdelaR.

Maldonado, Uruguay - Noviembre 2025

Agradecimientos

Este trabajo es el resultado de un proceso de varios años en el que muchas personas han contribuido de diferentes formas, gracias a todas y todos. Quiero agradecer especialmente a Eduardo Marchesi y Matias Arim, quienes me incentivaron y apoyaron en todo momento para realizarla, siempre presentes. Eduardo quién sembró la semilla, y año tras año, insistió en que había que estudiar Punta Ballena con más profundidad antes de que se pierda, por compartir tan generosamente sus conocimientos y el trabajo de tantos años plasmado en la Flora de Uruguay. Mato por su gran apoyo, estar siempre dispuesto y entusiasta en entender cómo explicar la diversidad de este sistema. Han sido un pilar fundamental para este proceso con sus puntos de vista complementarios. A los miembros de la CAS, Mauricio Bonifacino, Ariel Farias y Felipe Lezama, quienes en una etapa más inicial e intermedia del desarrollo de la tesis aportaron ideas y visiones al desarrollo de los distintos capítulos. A los integrantes del tribunal Carla Kruk, Alessandra Fidelis y Felipe Lezama por el tiempo dedicado y los aportes todos oportunos. A Federico Haretche por el apoyo y revisión de muestras para su ingreso al herbario del Jardín Botánico, y a Manuel, guardaparque de Cerro Verde, por su apoyo logístico en las salidas. También agradecer a todos los que participaron en las salidas de campo, muchos estudiantes, amigos y compañeros, en especial a Nino, Seba, Laurilla, Anto y Maria con quienes compartimos largas jornadas, entre plantas y cuadrantes, haciendo las jornadas más divertidas. También a los compañeros del DEGA, siempre abiertos a intercambiar ideas y gran apoyo para el manejo de R!, especialmente a Vero, Mari, Lu, Mati, Felipe, Esteban, Bruno, Flor y Agustín. Un abrazo especial a Vero Pinelli, por nuestros paralelismos y en intento de juntarnos a avanzar en nuestras tesis en simultáneo. A Tea por sumarse en los últimos años con sus diseños e ilustraciones; a Romi por su entusiasmo con las invasoras de la Pedrera. A Pedro por tantos intercambios de ideas en relación a la costa y al campo natural. Al JOBU siempre presentes, buscando un huequito de encuentro, con sus aportes acertados. A mi familia, a Paco, a amigas y amigos, de la vida y de la Facultad, por su apoyo siempre, así como los tiempos de ayuda y cuidados que fueron indispensables. A Vero Piñeiro y su familia, Mary, Mati y Lu, por alojarme en Maldonado. También al Espacio de Cuidados del Cure y todos los que trabajan para que ese espacio hermoso exista. Finalmente, un agradecimiento especial a Santiago y Catalina, los más entusiastas compañeros de campo, que aprendieron que los procesos pueden ser largos, y espero en algún momento recuerden este proceso como un ejemplo para perseguir sus sueños.

Tabla de Contenidos

Resumen.....	5
Palabras clave:.....	6
1. Introducción general.....	7
1.1. Zona costera, estrés ambiental y disturbios.....	7
1.2. Pool regional y filtrado ambiental.....	9
1.3. Rasgos funcionales.....	11
1.4. Interacciones bióticas en gradientes de estrés.....	13
1.5. Zona costera en Uruguay.....	16
1.6. Comunidades vegetales en puntas rocosas.....	17
2. Hipótesis y objetivos.....	21
2.1. Hipótesis general.....	21
2.3. Objetivos específicos.....	21
3. Estructura de la tesis.....	22
4. Área de estudio.....	25
5. Abordaje metodológico.....	26
5.1. Caracterización de la flora y vegetación.....	26
5.2. Muestreo estratificado de riqueza y variables ambientales locales.....	27
5.3. Evaluación de las formas de crecimiento subterráneo.....	28
6. Capítulo 1.....	29
Vascular plants of Punta Ballena: dataset for conservation of an endangered hotspot from Uruguay.	
7. Capítulo 2.....	64
Unraveling local and regional determinants of high plant diversity at marine rocky outcrops in Uruguay	
8. Capítulo 3	79
Stress gradients in marine rocky outcrops determine differential selection strength for belowground growth forms in plants	
9. Discusión general.....	106
9.1 Diversidad vegetal.....	106
9.2. Procesos explicativos de la diversidad vegetal.....	109
9.4 Estrategias funcionales en relación al gradiente de estrés.....	111
9.4 Aportes a la gestión de las puntas rocosas.....	113
10. Conclusiones.....	119
11. Referencias bibliográficas.....	120

Resumen

Los ambientes rocosos costeros constituyen sistemas modelo para el estudio de comunidades en ambientes caracterizados por altos niveles de estrés y disturbios. En este contexto, se esperaría una baja riqueza de especies. Sin embargo, en la costa atlántica de Uruguay, las puntas rocosas albergan una notable diversidad vegetal, conformada por comunidades características y exclusivas, compuestas por especies que presentan rasgos funcionales particulares, estrechamente relacionados con las condiciones ambientales extremas de estos sistemas. Entre las primeras causas de extinción de especies a nivel global se encuentran la pérdida de hábitat y la competencia de especies invasoras, las cuales son amenazas importantes para las puntas rocosas de la costa atlántica del país a las que se suman la extracción directa de plantas así como degradación de paisajes y ecosistemas. Estas amenazas son significativas para la persistencia de las especies vegetales de las puntas rocosas, incrementando el riesgo de pérdida de especies nativas, muchas de ellas relevantes para la conservación, por su adaptación específica y otras por tratarse de ecotipos o variantes genéticas pre-adaptadas a condiciones ambientales extremas. En este contexto, esta tesis tiene como objetivo general caracterizar la diversidad vegetal de las puntas rocosas de la costa atlántica de Uruguay, determinar los principales mecanismos que la sustentan y evaluar los rasgos funcionales de las especies presentes en estas comunidades vegetales. Ello implica la generación de conocimiento sobre: 1) la flora y vegetación de una punta rocosa de la costa atlántica de Uruguay. 2) los principales mecanismos locales y regionales que sustentan la diversidad vegetal. 3) los rasgos funcionales de las plantas que habitan estos ambientes. La hipótesis de trabajo planteada es que las condiciones de estrés y disturbios del ambiente marino costero, representan filtros ambientales a escala local y regional. Estos filtros, asociados al gradiente de estrés y disturbios costa - continente, condicionarán la riqueza y composición de las comunidades, así como los principales rasgos funcionales que son seleccionados a nivel de especies para habitar estos ambientes. A través de relevamientos botánicos, sistemáticos durante tres años en los sitios de estudio, y de un muestreo aleatorio estratificado por distancia a la costa y modelos de regresión (GLM), se analizaron las variables ambientales locales asociadas a las tendencias de diversidad y rasgos subterráneos en cuatro sitios de estudio. Esto permitió determinar el listado de especies (flora) de las puntas rocosas de la costa atlántica de Uruguay, reconocer endemismos locales, nacionales y regionales allí presentes y especies de interés para

ser conservadas (por criterios nacionales SNAP, e internacionales UICN). Complementariamente, los resultados indican que la riqueza de especies está asociada positivamente a variables como la altitud, la cobertura vegetal y la distancia a la línea de costa, sugiriendo una atenuación progresiva del filtro ambiental impuesto por el estrés marino. Mientras que la disponibilidad de sustrato mostró una asociación negativa con la riqueza, respaldando la hipótesis de exclusión competitiva en sitios con mayor disponibilidad de recursos y menor heterogeneidad micro-ambiental. Asimismo, se observó un claro recambio de especies a lo largo del gradiente costa-continente, lo que sugiere la formación de distintos ensambles de especies relacionados con hábitats de origen diversos dentro del pool regional. Finalmente, se identificaron diversas estrategias funcionales asociadas a rasgos subterráneos, cuya ocurrencia varía espacialmente según las condiciones ambientales locales. En conjunto, los resultados sugieren que la alta diversidad observada en estos sistemas de alto estrés y disturbios es explicada por la interacción entre gradientes opuestos de filtrado ambiental y competencia, modulados por la heterogeneidad local del paisaje. Esta tesis genera información de base para proponer estrategias de gestión, a partir del reconocimiento de las características de las comunidades vegetales y de los mecanismos subyacentes que determinan la diversidad vegetal, de manera general para el sistema de puntas rocosas de la costa atlántica de Uruguay y aportes particulares para cada uno de los sitios de acuerdo a sus particularidades. Estos aportes subrayan la relevancia ecológica de estos ambientes, en un contexto de especial vulnerabilidad de la franja costera frente a los efectos del avance urbano-turístico y del cambio climático.

Palabras clave:

Diversidad, ensamblaje de comunidades, flora, gradiente de estrés y disturbios, filtro ambiental, heterogeneidad, puntas rocosas costeras, rasgos funcionales, vegetación.

1. Introducción general

1.1. Zona costera, estrés ambiental y disturbios

La zona costera, sustenta una gran diversidad de ambientes como puntas rocosas, arcos de playas, campos de dunas, barrancas sedimentarias y lagunas (Alonso-Paz & Bassagoda, 2002). Los ambientes más próximos a la línea de costa están expuestos al estrés abiótico producto de las condiciones propias del ambiente oceánico caracterizado por la acción del oleaje, niveles de salinidad elevados, insolación permanente, sustratos con escasa retención de humedad y nutrientes, vientos intensos, etc. (Chebataroff, 1950; 1952; Chappuis *et al.*, 2014; Delfino & Masciadri, 2005; Ciccarelli & Bona, 2022). Estas características condicionan la composición de las comunidades costeras, estableciendo para las plantas un ambiente de alto estrés caracterizado por el déficit hídrico, escasez de nutrientes (Chebataroff, 1950; 1952; Bona *et al.*, 2020; de Battisti, 2021), y frecuentes disturbios que generan pérdida de biomasa y daño mecánico (Ciccarelli & Bona, 2022).

El estrés y los disturbios limitan la biomasa y la supervivencia de las plantas, por tanto influyen en el desempeño de los individuos. De acuerdo con Grime (1974, 1977), el estrés se define como el conjunto de condiciones ambientales que restringen la productividad primaria y generación de biomasa de las plantas; factores como la disponibilidad limitada de luz, agua o nutrientes, temperaturas subóptimas, toxinas, constituyen condiciones típicas de estrés (Grime 1974, 1977). Por otra parte, un disturbio se refiere a cualquier evento que lleva a la pérdida parcial o total de la biomasa vegetal. Bajo esta definición incendios, sequías extremas, herbivoría, pastoreo y perturbaciones de origen antrópico se consideran disturbios. Ambos procesos pueden interactuar, modulando la acumulación y regeneración de biomasa en función de su intensidad y frecuencia (Forey *et al.*, 2008). Si bien un mismo factor ambiental puede causar tanto estrés como disturbios, representan dimensiones conceptualmente independientes (Grime, 1974). A lo largo de este trabajo se diferencian conceptualmente estrés y disturbios, pero su efecto sobre las comunidades vegetales es evaluado de forma conjunta a través de variables ambientales.

Los disturbios son factores importantes para la diversidad vegetal en estos ambientes rocosos (White & Jentsch, 2001; Forey *et al.*, 2008), dado que se tratan de acontecimientos relativamente discretos en el tiempo que alteran el ecosistema, la comunidad o la estructura de la población y cambian los recursos, la disponibilidad de sustrato o el entorno físico (White & Pickett 1985 en White & Jentsch, 2001). Los disturbios pueden ser de origen natural o antropogénico (White & Jentsch, 2001) y los ecosistemas pueden recuperarse o cambiar de estado, según diferentes características del disturbio como su duración, frecuencia, intensidad y escala espacio - temporal en la que opera (Turner & Seidl, 2023). En relación a la

diversidad de los ecosistemas, algunos disturbios pueden promoverla, mientras que otras pueden llevar a la degradación del ecosistema (White & Jentsch, 2001).

Las puntas rocosas oceánicas se encuentran en la transición entre el medio terrestre y el marino, presentando un importante gradiente de estrés ambiental perpendicular a la costa (Chappuis *et al.*, 2014) que promueve una zonación de la vegetación (Ciccarelli & Bona, 2022). Además de las características del ambiente oceánico, por tratarse de sistemas rocosos la acumulación de tierra, arena y materia orgánica están localmente restringidas, los nutrientes disponibles son limitados, el espacio para el desarrollo de raíces es reducido, la exposición a la radiación solar y la sequía son extremas y el almacenamiento de agua de lluvia es escaso, condiciones que acentúan el estrés ambiental experimentado por las plantas (Porembski & Barthlott, 2000; Porembski, 2007; Cantero *et al.*, 2017, 2021). Por su parte, entre los distintos tipos de disturbios, algunos presentan un impacto significativo sobre la vegetación costera a través del enterramiento de la arena, las tormentas, los vientos o las olas (Forey *et al.*, 2008; 2009); o de acciones antropogénicas como el fuego intencionado, el retiro de sedimentos, las extracciones de plantas, el tráfico de vehículos o el corte de pasto y otras hierbas. El estrés ambiental y los disturbios suelen interactuar a lo largo de gradientes ambientales, reforzando los efectos sobre las comunidades (Forey *et al.*, 2008), condicionando las interacciones entre plantas (positivas o negativas) dependiendo a su vez de la disponibilidad de recursos (Forey *et al.*, 2009).

Los procesos de ensamblaje de comunidades vegetales en zonas costeras, están condicionados por el gradiente ambiental que se genera en la costa (Cornwell & Ackerly 2009). Este ensamblaje de comunidades es un proceso complejo influenciado por diversos factores, entre ellos: el **filtrado ambiental** que opera sobre las especies del pool regional (Chase & Leibold, 2003; Kraft *et al.* 2015; Keddy & Laughlin, 2022), esto determina una **selección diferencial de rasgos** de las especies en distintos puntos del gradiente (Cornwell & Ackerly 2009, Castanho *et al.* 2012); el **rol de las interacciones bióticas**, donde en los puntos del gradiente costero con mayor estrés adquiere más relevancia las interacciones positivas entre las especies, mientras que en sitios con mayor productividad y menos estrés, es preponderante la competencia (Bertness & Callaway, 1994, Callaway & Walker, 1997; Brooker *et al.*, 2008; He *et al.*, 2013; He & Silliman 2016); y la **heterogeneidad local**, a partir de la cual las variaciones del sustrato a pequeña escala en el territorio, crean microhábitats que favorecen especies con diferentes requisitos de hábitat (Conti *et al.*, 2017). En las puntas rocosas costeras es de esperar el desarrollo convergente de rasgos vegetales específicos que permiten a las especies sobrevivir bajo estos hábitats extremos, de alto estrés físico y disturbios (Porembski, 2007; Silveira *et al.*, 2016; Cantero *et al.*, 2017; Cartwright, 2019). En este escenario, se esperan comunidades simples, compuestas de pocas y raras especies con rasgos funcionales particulares (Grime & Pierce, 2012; Cartwright, 2019; Tavilla & Lanfranco, 2025).

1.2. Pool regional y filtrado ambiental

Las comunidades se ensamblan a partir de un pool regional de especies, que se considera determinante de la diversidad local (Eriksson, 1993; Hubbell, 2001; Vellend, 2016; Zobel, 2016; Keddy & Laughlin, 2022). El pool regional incluye todas las especies que potencialmente podrían colonizar una comunidad local (Mittelbach & McGill, 2019), y está determinado por su ubicación geográfica, así como por su historia geológica y evolutiva (Keddy & Laughlin, 2022). La diversificación histórica del pool regional y la dispersión actual de especies a escala continental y paisajística, condicionan los patrones de variación local de las comunidades (Zobel, 2016).

La estructura de las comunidades se rige por un continuo de procesos (Fig. 1) que incluyen: la génesis del pool regional (a través de especiación, inmigración y extinción) (Vellend, 2016), posteriormente la dispersión hacia y desde el pool regional, los patrones influenciados por la presencia de filtros ambientales y las interacciones bióticas (Leibold *et al.*, 2004; Cornell & Harrison, 2014). La dispersión incluye la capacidad de una especie para llegar a la comunidad local, lo cuál está determinada por los mecanismos de dispersión de propágulos, las barreras a la dispersión debido a límites físicos, y la limitación de la dispersión inherente a la especie (aún no se ha producido el evento de dispersión apropiado) (Zobel 2016; Mittelbach & McGill, 2019). Los filtros ambientales representan el efecto de las condiciones ambientales en la selección de las especies capaces de sobrevivir y persistir en un determinado hábitat (Cadotte & Tucker, 2019; Keddy & Laughlin, 2022). Mientras que las interacciones bióticas involucran las relaciones entre especies (e.j. mutualismo, parasitismo, competencia) que pueden limitar o favorecer el establecimiento y desarrollo de las mismas en una determinada comunidad (Mittelbach & McGill, 2019; Keddy & Laughlin, 2022). A su vez la heterogeneidad ambiental y los regímenes de perturbación, contribuyen en gran medida a la apertura de las comunidades con la colonización de nuevas especies desde el pool regional, a través de la selección de especies adaptadas a las distintas condiciones locales (Figura 1; Cornell & Harrison, 2014).

Existen diferentes filtros asociados al ensamble de las comunidades locales a partir del pool regional, el filtro de dispersión, el filtro ambiental, y el filtro generado por las interacciones bióticas (Weiher & Keddy, 1999). Se les ha denominado “filtros jerárquicos”, dado que se plantean como mecanismos secuenciales, sin embargo actualmente se considera que interactúan entre sí y operan simultáneamente sobre las especies (Cadotte & Tucker, 2019; Mittelbach & McGill, 2019). Un hábitat determinado puede estar asociado a múltiples filtros que tendrán distinto nivel de importancia (o poder del filtro), siendo pocos los filtros realmente relevantes en la estructura de las comunidades, a su vez los hábitats con menores efectos de filtros abióticos tienden a experimentar mayores efectos de filtros bióticos. Entre los factores abióticos reconocidos como filtros importantes están la sequía, las bajas temperaturas, la falta de oxígeno y los incendios; mientras que la depredación (incluida la herbivoría) y la competencia son reconocidos como

importantes filtros bióticos (Keddy & Laughlin, 2022). Los filtros generan un efecto distinto según el tipo de especie, por ejemplo especies comunes son principalmente filtradas por procesos bióticos y abióticos, mientras que las raras tienden a ser filtradas por dispersión (Mittelbach & McGill, 2019). En este contexto, es que se reconocen distintos tipos de pools de especies. El *pool regional* (o *pool no filtrado*) representa el conjunto de especies de una región que pueden dispersarse hacia una localidad, independientemente de su capacidad para tolerar las condiciones ambientales imperantes. Mientras que el *pool filtrado* (o *específico de un hábitat*), se corresponde con las especies que pueden dispersarse y persistir en una localidad (Cornell & Harrison, 2014; Zobel, 2016). Finalmente, el *pool potencial* incluye las especies con adaptaciones para cierto hábitat (pero que aún no se encuentra en él) y las posibles especies invasoras (Keddy & Laughlin, 2022).

A través del filtrado ambiental, las especies se clasifican a lo largo de gradientes ambientales en función de sus rasgos funcionales y de sus adaptaciones particulares a las condiciones ambientales imperantes (Chase & Leibold, 2003; de Bello *et al.*, 2012; Sommer *et al.*, 2017; Keddy & Laughlin, 2022). Tanto las adaptaciones asociadas a los mecanismos de dispersión (Ordóñez-Parra *et al.*, 2023; Ribeiro *et al.*, 2023), y a habilidades competitivas (e.j. Navas & Violle, 2009; Grime & Pierce, 2012), como las adaptaciones frente a diferentes condiciones abióticas, están vinculadas a rasgos funcionales que son los que realmente se seleccionan o excluyen frente a los filtros locales (Shipley 2010; de Bello *et al.*, 2012; Spasojevic *et al.*, 2018). Como resultado del filtro ambiental se evidencia una convergencia de rasgos funcionales dado que las especies que coexisten tienden a coincidir en sus requerimientos de hábitat (de Bello *et al.*, 2012; Zobel 2016). Esta agrupación funcional puede corresponderse con una base filogenética de las especies, ya que favorece el establecimiento de especies mejor adaptadas a limitaciones ambientales específicas, lo que conduce a que los linajes estrechamente relacionados y preadaptados son generalmente favorecidos (Olivera *et al.*, 2024). No obstante, organismos de especies no filogenéticamente relacionadas también pueden converger en rasgos similares cuando responden a los mismos filtros ambientales, reflejando convergencia funcional independiente del parentesco (Kraft *et al.*, 2015).

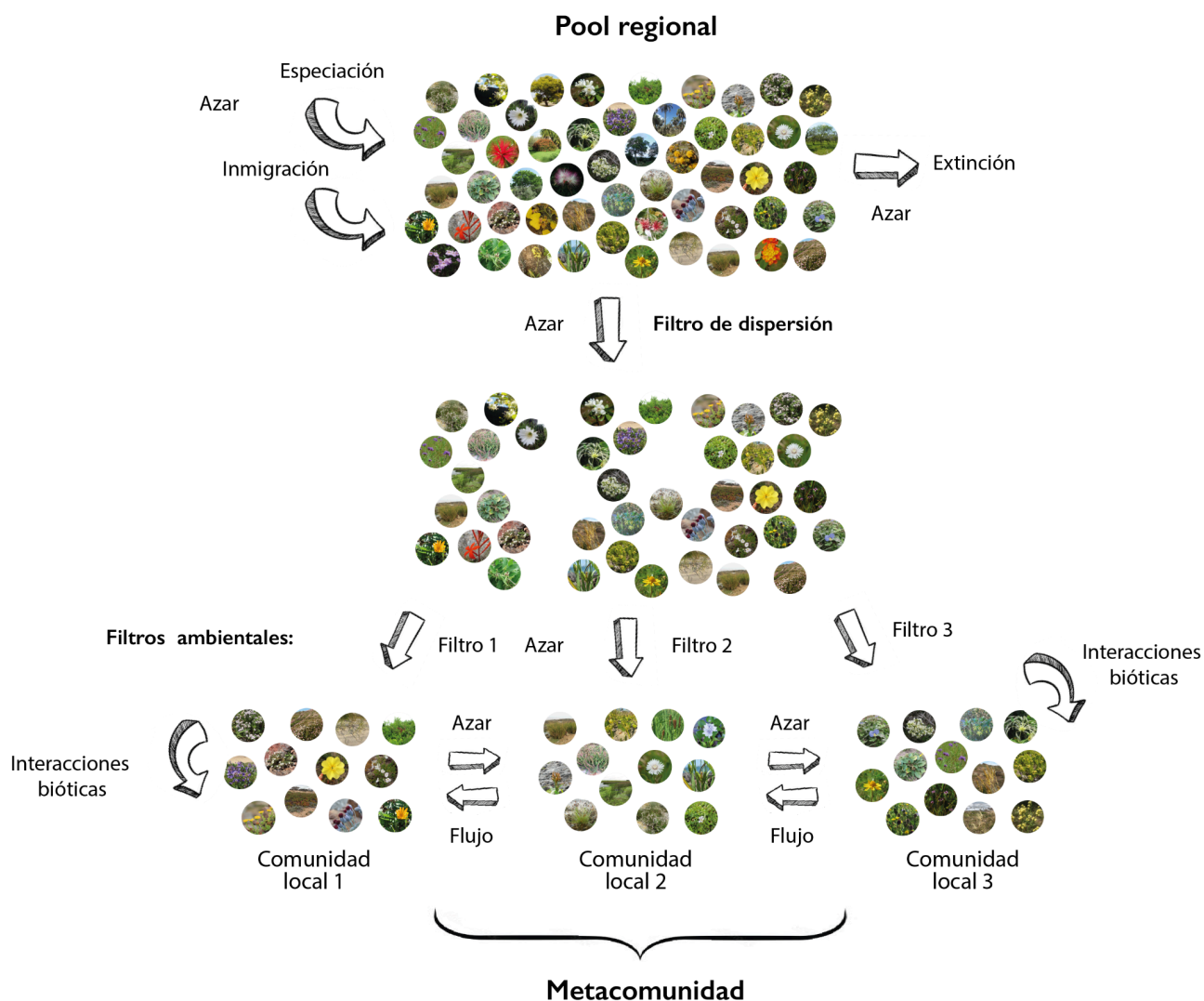


Figura 1. Filtros asociados al ensamblaje de las comunidades locales a partir del pool regional. El pool regional se corresponde con una determinada flora regional (formada a partir de filtros geográficos e históricos). Mediante los procesos de dispersión y de selección del hábitat (a través de un filtro ambiental), se descartan ciertas especies mientras que se seleccionarán las especies que presentan rasgos que favorezcan el desempeño en las condiciones ambientales locales. El flujo es mediado por rasgos o por azar entre las metacomunidades. A su vez, las interacciones bióticas también seleccionan ciertas especies a escala local en base al efecto de sus rasgos en el desempeño. El azar está presente en las distintas etapas generando efectos rasgo-independientes.

1.3. Rasgos funcionales

Cómo se profundizó anteriormente el ensamblaje de las comunidades locales a lo largo de un gradiente ambiental está causado por un filtro diferencial de especies provenientes del pool regional, en función de sus rasgos funcionales. Un rasgo es una característica morfológica, fisiológica o fenológica definida y medible en los individuos, que se utiliza de forma comparativa entre especies (Violle *et al.*, 2007). Un rasgo funcional es aquel que influye directamente en la performance o desempeño de los organismos y de la

especie (McGill *et al.*, 2006). Éstos han recibido especial atención debido a su capacidad de vincular características ecofisiológicas con el éxito diferencial de las plantas y con la estructura de la comunidad (Poorter & Bongers, 2006; Shipley, 2010; Rolhauser, 2022). El ambiente afecta el éxito de los individuos en función de sus rasgos funcionales, seleccionando aquellos rasgos capaces de sobrevivir y desarrollarse en ciertas condiciones ambientales. Esto hace que las especies que coexisten tengan mayor similitud de rasgos, que determina éxito similar frente a filtros ambientales. Rolhauser (2022) con un criterio práctico, sugiere priorizar las características morfológicas individuales que afectan el desempeño de la especie, para los abordajes de rasgos funcionales en plantas.

La ecología basada en rasgos funcionales o ecología funcional, se centra en comprender cómo los rasgos de los organismos influyen en los procesos ecológicos y en el funcionamiento de los ecosistemas; en este sentido pone énfasis en los roles ecológicos de los organismos más que en sus identidades específicas (Díaz *et al.*, 2004; Salgado-Negret & Paz, 2015). Los valores promedio o los rangos de rasgos individuales han demostrado ser herramientas indicadoras para identificar filtros ambientales que influyen en las comunidades (Díaz *et al.*, 2004). Asimismo, diversas medidas de la varianza o distribución de los rasgos han sido utilizadas para detectar patrones no aleatorios en el ensamblaje de comunidades (Ackerly & Cornwell, 2007). En este sentido, una especie aumenta su abundancia en una comunidad local si sus individuos tienen valores de rasgos que le confieren mayores probabilidades de supervivencia, reproducción, dispersión o crecimiento en las condiciones ambientales que ocurren en cada punto del gradiente (Shipley 2010, Warton *et al.*, 2015). Por tanto, a medida que el valor de adaptación de las combinaciones de rasgos cambia a lo largo del gradiente, la composición de las especies que tienen estas combinaciones de rasgos diferentes también cambia (Shipley 2010; Keddy & Laughlin, 2022).

En los ambientes de alto estrés o físicamente perturbados, en donde los disturbios suelen eliminar la biomasa aérea de las plantas, éstas pueden adquirir dos tipos de estrategias asociados a diferentes rasgos funcionales: uno implica un tiempo de generación corto y una alta producción de semillas (característico de plantas anuales y algunas perennes tolerantes al estrés); mientras que el otro se basa en el rebrote a partir de meristemas de reserva en plantas perennes (Klimešová & Klimeš, 2007). El segundo tipo de plantas, denominadas rebrotadoras o “resprouters”, poseen órganos con yemas latentes a partir de las cuales generan nuevos brotes (Pausas *et al.*, 2016) o presentan adaptaciones para el crecimiento clonal (Klimešová *et al.*, 2021; Chelli *et al.*, 2024). Estas yemas latentes constituyen bancos de yemas, que se ubican en especializaciones subterráneas de tallos y raíces (por ejemplo bulbos, rizomas, raíces engrosadas, xilopodios) (Klimešová & Klimeš, 2007; Fidelis *et al.*, 2009; Appezzato-da-Glória, 2015; Klimešová *et al.*, 2016, 2019; Bombo *et al.*, 2023; Klimešová & Herben, 2024). Son órganos especializados que permiten la supervivencia luego de un disturbio, a través del almacenamiento de reservas (principalmente carbohidratos) y del rebrote desde el banco de yemas (Klimešová & Klimeš, 2007; Fidelis, 2008; Fidelis *et al.*, 2014; Klimešová *et al.*, 2016, 2019; Bombo *et al.*, 2023). Además, la capacidad de rebrote está asociado

con otros rasgos, como el crecimiento clonal, a través del desarrollo de tallos de propagación lateral, como estolones, tallos con crecimiento rastrero y rizomas largos (Klimešová & Herben, 2015; Klimešová et al., 2019; Chelli et al., 2024). A pesar de su importancia, estos rasgos vinculados a la capacidad de rebrote han recibido menos atención en comparación con los rasgos asociados con la adquisición de recursos (hojas, raíces finas) y la reproducción sexual (flores, frutos) (Klimešová et al., 2016, 2024; Herben et al., 2018).

Dado que los rasgos de las plantas son aproximaciones a sus funciones ecológicas (Weiher et al., 1999; Lavorel & Garnier, 2002), la calidad de la información derivada de los rasgos en los procesos de ensamblaje comunitario depende de una adecuada selección de los mismos (Römermann et al., 2008). Entre estos, los rasgos del espectro económico de las plantas, particularmente los rasgos “LHS” (hoja-altura-semilla; LHS: Leaf-Height-Seed), han demostrado ser indicadores clave de las estrategias ecológicas y adaptaciones de las especies a gradientes ambientales, especialmente en relación con la productividad y la adquisición de recursos (Díaz et al., 2004; Klimešová et al., 2015; Herben et al., 2018). Sin embargo, rasgos relacionados con la capacidad de rebrote y el crecimiento clonal han mostrado una asociación débil con los rasgos LHS, lo que indica estrategias alternativas de respuesta a regímenes de disturbios (Klimešová et al., 2015). Esto resalta la necesidad de integrar un marco funcional más amplio que incorpore los rasgos de crecimiento subterráneo y clonal para comprender mejor la dinámica de las comunidades vegetales que habitan entornos sometidos a distintos regímenes de disturbios y gradientes ambientales (Klimešová & Herben, 2015; Klimešová et al., 2015; Pausas et al., 2015; Herben et al., 2018; Chelli et al., 2024; Klimešová & Herben 2024). Este creciente reconocimiento del papel funcional de los rasgos subterráneos ha llevado a una redefinición e integración de conceptos, dando lugar al término “*forma de crecimiento subterráneo*” (BGF, por sus siglas en inglés), que engloba todas las morfologías y adaptaciones del crecimiento clonal y del banco de yemas a nivel subterráneo (Klimešová et al., 2024).

1.4. Interacciones bióticas en gradientes de estrés

La importancia de las diferentes interacciones bióticas tiende a variar a lo largo de los gradientes ambientales (Bertness & Callaway, 1994; Brooker *et al.*, 2008; Silliman & He, 2018). La hipótesis de gradiente de estrés (Stress Gradient Hypothesis, SGH) propone que existe una variación en la importancia relativa de las interacciones bióticas a lo largo de un gradiente de estrés ambiental (Bertness & Callaway, 1994). Según esta hipótesis, las interacciones positivas (e.j. facilitación, mutualismo), son más frecuentes en ambientes con alto estrés físico o biótico (fuerte presión de consumo), ya que ciertas especies pueden mejorar las condiciones para otras al atenuar las condiciones desfavorables del entorno (ej. al proporcionar sombra, reducir la salinidad del suelo, etc. (He et al., 2013). En tanto que las interacciones competitivas y el control por depredación son preponderantes en condiciones ambientales favorables, ya que los organismos

compiten por recursos relativamente abundantes (Bertness & Callaway, 1994, Callaway & Walker, 1997; Brooker *et al.*, 2008; He & Silliman 2016). No obstante, procesos aditivos o sinérgicos entre interacciones bióticas y estrés ambiental han sido reportados (Silliman & He 2018). Esto se debe a que las condiciones ambientales desfavorables pueden afectar la habilidad competitiva de las especies o su vulnerabilidad a la depredación generando escenarios sinérgicos entre el estrés ambiental y la fuerza de las interacciones bióticas (Silliman & He 2018). Adicionalmente, aunque numerosos estudios han respaldado la SGH, su aplicabilidad general está limitada por la variabilidad entre especies, la naturaleza del gradiente de estrés considerado y las diferencias entre los ecosistemas. En este contexto Maestre *et al.* (2009), sugieren que la SGH es más predecible cuando se consideran conjuntamente la historia de vida de las especies involucradas (capacidad competitiva vs. tolerancia al estrés), el tipo de estrés abiótico (limitante de recursos o no) y cuando se considera la frecuencia general de interacciones a lo largo de gradientes de estrés (no solo las interacciones especie - especie) y la variabilidad en la intensidad de interacciones específicas.

En comunidades vegetales, se considera que en ausencia de estrés ambiental y disturbios, la competencia tiende a estructurar las comunidades, incluso produciendo parches monoespecíficos de vegetación. Por el contrario, en los casos más extremos de estrés o disturbios, el desarrollo de plantas queda limitado y éstas escasean limitando la competencia (Grime & Pierce, 2012). Aunque es de esperar que la facilitación sea importante cuando las plantas crecen en ambientes abióticamente estresados, adquiere mayor importancia cuando el estrés es alto pero no extremo (Brooker *et al.*, 2008).

El estrés ambiental afecta los procesos metabólicos comprometiendo el balance energético y osmótico de los organismos (Grime & Pierce, 2012), requiriendo las plantas tolerantes al estrés adaptaciones específicas para estas condiciones (Grime, 1974). Grime propone un modelo de equilibrio basado en el desarrollo de distintas estrategias adaptativas relacionadas con las capacidades de tres tipos de plantas, denominado modelo CSR, por las siglas C- competidoras, S- tolerantes al estrés, R- ruderales (Grime 1974, 1977). Las *competidoras* se corresponden con individuos que monopolizan la captura de recursos en hábitats productivos; las especies *tolerantes al estrés* soportan condiciones ambientales desfavorables; y las *ruderales* restablecen sus poblaciones en circunstancias de destrucción severa de la vegetación. Este modelo a su vez, supone una relación entre las estrategias adaptativas y tres factores determinantes en sus hábitats: la competencia, el estrés y los disturbios. Los hábitats más productivos promueven la competencia, mientras que el estrés y los disturbios la limitan (Grime & Pierce, 2012).

Si se toma en cuenta el gradiente ambiental que ocurre desde ambientes más productivos hacia un aumento progresivo de severidad ambiental, la diversidad muestra una curva en joroba, con una caída hacia los extremos de estos gradientes, y una zona central de alta diversidad en la que coexisten especies con distintas estrategias adaptativas (Fig. 2) (Grime 1973 en Grime & Pierce, 2012). En zonas del gradiente con mayor productividad dominan las especies competidoras, progresivamente al decaer la productividad y bajo ciertas condiciones de estrés (bajo - intermedio), hay una coexistencia de estrategias. Ante un aumento de

condiciones de estrés principalmente las plantas *tolerantes al estrés* son las que logran desarrollarse, y su riqueza decae con la intensidad extrema de severidad ambiental (Fig. 2a) (Michalet & Touzard, 2010). Este efecto, puede en parte verse contrarrestado por interacciones positivas entre especies (Lasso-Rivas, 2015), en niveles medios y altos de severidad ambiental pero no en niveles extremos (Fig. 2b) (Brooker *et al.*, 2008).

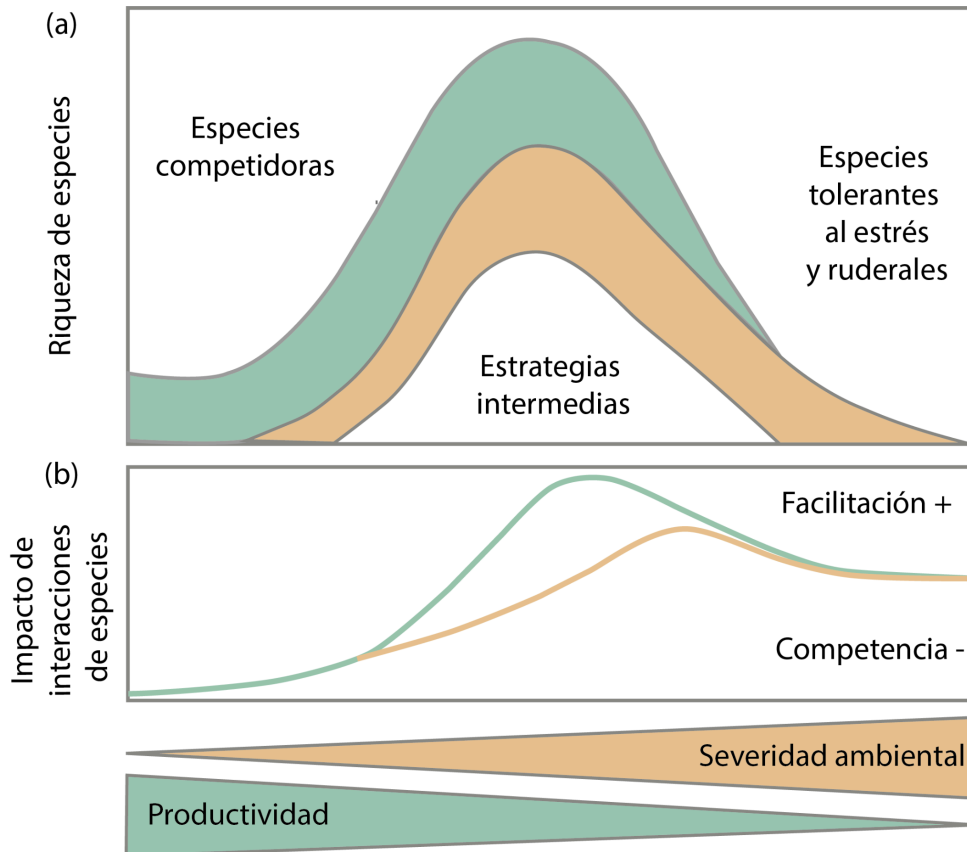


Figura 2. a- Riqueza de especies de distintas estrategias adaptativas, a lo largo de un gradiente creciente estrés ambiental y decaimiento de la productividad. b- Interacciones que reciben las especies competidoras (curva verde) y las especies tolerantes al estrés (curva anaranjada). (Redibujado a partir de Michalet & Touzard [2010], adaptado de Michalet *et al.*, [2006] y Grime [1973]).

Adicionalmente, se ha evidenciado que los rasgos de las especies que interactúan pueden influir en las interacciones entre especies a lo largo de los gradientes de estrés (Lortie & Callaway, 2006; Castanho *et al.*, 2012; He *et al.*, 2013). En este sentido, rasgos como forma de crecimiento, el ciclo de vida, la tolerancia al estrés, la capacidad competitiva y el origen (nativo vs. exótico), pueden condicionar el resultado de las interacciones (He *et al.*, 2013). Por ejemplo, en relación a la forma de crecimiento He *et al.* (2013) evidenciaron efectos diferenciales en relación al estrés, las hierbas mostraron efectos altamente competitivos en condiciones de bajo estrés, especialmente las especies anuales; mientras que arbustos y árboles suelen generar efectos facilitadores en condiciones de bajo estrés. A su vez, no solo los rasgos de la planta objetivo son importantes a la hora de medir el efecto de las interacciones, es necesario considerar también los rasgos de plantas vecinas.

1.5. Zona costera en Uruguay

La zona costera de Uruguay consolidó a lo largo de su historia un protagonismo sustancial en el desarrollo nacional. Se trata de una faja de un ancho promedio de 8 km, donde se estima que reside el 53% de la población total del país (Gómez, 2011), se concentra el 75 % del PBI nacional y el 90 % de los ingresos nacionales derivados del turismo (Goso *et al.*, 2011). Este desarrollo a lo largo de la costa trajo aparejado fuertes alteraciones del paisaje original, relacionadas con la diversidad de actividades que esta área sustenta. El contexto histórico en el que se desarrolló la urbanización costera uruguaya, ha modelado la manera de construir los espacios verdes desde la llegada de los primeros pobladores a partir de la conquista del territorio por parte de los europeos. Así fue como se forestó la costa con especies exóticas con el objetivo de controlar el movimiento de las dunas tanto para la urbanización como para el desarrollo de actividades ganaderas y de hacer más amigable la instalación de viviendas, necesitadas de abrigo y protección contra la excesiva insolación y la incidencia de los fuertes vientos. Específicamente, la ganadería y el desarrollo urbano en áreas costeras determinó los inicios de la forestación con especies exóticas para contrarrestar los efectos negativos de los movimientos de arena (Alonso-Paz, 2005). Posteriormente, se transforman las tierras costeras infértiles para la ganadería extensiva en un proyecto de balneario de casi 300 kms de largo, generando uno de los mayores cambios de uso del suelo del país, sin considerar las dinámicas naturales del sitio, como la circulación de la arena en playas arenosas, la afectación de la cobertura vegetal nativa, la fragmentación de hábitats preexistentes en parches aislados y expuestos al avance urbano (Gadino & Taveira, 2020).

La consiguiente urbanización y desarrollo turístico costero han afectado drásticamente la flora y la vegetación natural (Alonso-Paz & Bassagoda, 1999; Delfino *et al.*, 2005), debido a la degradación y alteraciones producto de la nivelación o el relleno para la construcción urbana (Gadino & Taveira, 2020), pérdida de hábitat por la presencia de residuos de cal y escombros que alcalinizan el suelo, así como por las aguas residuales de las viviendas (Marchesi *et al.*, 2013). Además de la forestación con especies exóticas, la vegetación herbácea preexistente ha sido desplazada en parte por las especies introducidas en los jardines privados (Lopardo & Segura 2024). Este es el caso de *Cynodon dactylon* utilizado para la implantación de céspedes (Delfino & Masciadri, 2005), adicionalmente los jardines privados con plantas introducidas generan homogeneidad de especies y pérdida del micro-relieve y de la flora del lugar (Marchesi *et al.*, 2013). En consecuencia actualmente, las zonas costeras con vegetación original se limitan a áreas relictuales (Alonso-Paz, 2005; Delfino & Masciadri, 2005; Gadino & Taveira, 2020; Puppo *et al.* 2020). Las puntas rocosas costeras no están ajenas a las alteraciones y amenazas mencionadas anteriormente, el acelerado desarrollo urbano turístico a lo largo de toda la costa incluidos estos ambientes, a las que se le suma además la colecta de plantas principalmente por coleccionistas o por fines ornamentales, que afecta las poblaciones (Marchesi *et al.*, 2013). Debido a estas amenazas y su ocurrencia en superficies, los herbazales

rupícolas han sido considerados en peligro de conservación planteando la necesidad de que se tomen medidas urgentes para su protección (Fagúndez & Lezama, 2005; Mai et al., 2019).

La situación de las diferentes puntas rocosas del Uruguay es variable según la historia de uso y el desarrollo urbano turístico a las que fueron están expuestas, de la misma manera varía el conocimiento disponible sobre cada una de ellas. De estos sitios, Cabo Polonio y Cerro Verde están incluidas dentro del Sistema Nacional de Áreas Protegidas, y son los únicos para los que se cuenta con relevamientos que describen su flora y vegetación: para Cabo Polonio (Delfino & Masciadri, 2005; Masciadri *et al.*, 2006; Picasso & González 2015) y para Cerro Verde (Alonso- Paz & Bassagoda, 2003). De las puntas rocosas atlánticas restantes, previamente a esta tesis, no se disponían de estudios que documenten la diversidad de La Pedrera, mientras que para Punta Ballena se dispone del informe técnico realizado por Bonifacino (2015) y la revalorización de este ambiente por Puppo *et al.* (2020), a lo que se agrega el Capítulo 1 de esta tesis (Mai et al., 2022). En sintonía con las problemáticas existentes a lo largo de la costa, en 2023 se presenta ante el Ministerio de Ambiente una propuesta de urbanización a gran escala en Punta Ballena (IAR Punta Ballena, 2023), lo cual disponibilizó conocimiento adicional sobre su diversidad vegetal (Mai et al., 2022; CURE, 2023; Marchesi et al., 2023), así como la comprensión de sus mecanismos y patrones subyacentes son esencial para establecer lineamientos de gestión para este caso en particular.

1.6. Comunidades vegetales en puntas rocosas

Los ambientes rocosos han sido reconocidos en todo el mundo como puntos calientes de diversidad ya que frecuentemente sustentan comunidades únicas con altos niveles de endemismos (Porembski & Barthlott, 2000; Cantero *et al.*, 2016, 2017, 2021; Silveira *et al.*, 2016). Tienden a ser una discontinuidad en el paisaje, en donde la vegetación asociada es marcadamente distinta a la vegetación circundante (Cantero et al., 2021; Tavilla & Lanfranco 2025). Esto sucede también en la costa oceánica de Uruguay, en donde las puntas rocosas sustentan un número considerable de endemismos (Alonso Paz & Bassagoda, 2003; 2006), entre las que es posible encontrar tanto endemismos de Uruguay y de la Región Uruguayense (Rio Grande do Sul y Santa Catarina, Brasil y Centro-este de Argentina), así como especies prioritarias para la conservación y amenazadas (Marchesi *et al.*, 2013), albergando taxa típicos de floras tropicales y subtropicales, siendo para varias especies el límite sur de su distribución geográfica (Alonso Paz & Bassagoda, 2003, 2006; Delfino *et al.*, 2005; 2011). Dada la severidad de estos ambientes que han llevado a las plantas al desarrollo de rasgos que les permite sobrevivir en esas condiciones severas (Porembski & Barthlott, 2000; Cantero *et al.*, 2021), es a su vez esperable la presencia de ecotipos. Éstos se tratan de poblaciones de una especie que presentan características morfológicas y fisonómicas particulares asociadas

a las condiciones ambientales, involucran una base genética como resultado de los procesos de adaptación local (Hufford & Mazer, 2003).

En las puntas rocosas oceánicas el reclutamiento de especies a partir del pool regional estaría regulado por la acción de un **filtro ambiental** impuesto por las condiciones de estrés del medio oceánico (Grime & Pierce, 2012; Kraft *et al.*, 2015; Dayrell *et al.*, 2021), que involucra factores como la salinidad, el viento y la reducida disponibilidad de suelo y agua dulce, cuyos gradientes están definidos principalmente por la distancia a la costa. El efecto combinado de más de un factor, como la salinidad y la marea produciendo inundaciones temporales, es un filtro poderoso que reduce el pool local de especies (Keddy & Laughlin, 2022). A su vez, su composición vegetal es muy diversa, donde coexisten especies con diferentes afinidades, desde rupícolas, psamófilas, hidrófilas y halófilas adaptadas a las condiciones ambientales variadas de estos sitios (Alonso-Paz & Bassagoda, 2003, Delfino & Masciadri, 2005; Delfino *et al.*, 2005; Masciadri *et al.*, 2006). Esta combinación de especies con diferentes preferencias ambientales podría constituir uno de los mecanismos que explica la alta diversidad reportada en estos ambientes. La diversidad puede verse potenciada por un efecto de almacenamiento espacial dentro de cada punta rocosa (Scrosati *et al.*, 2011), fomentando dinámicas fuente-sumidero en las que el reclutamiento en hábitats subóptimos se potencia debido a la dispersión desde hábitats más adecuados (Hanski, 1999; Leibold *et al.*, 2004; Keddy & Laughlin, 2022). Además, cuando diferentes ensambles del pool regional tienen un rendimiento óptimo en diferentes niveles de este gradiente ambiental, la sustitución espacial de los grupos funcionales puede aumentar aún más la diversidad de la comunidad (Cornwell & Ackerly, 2009; Scrosati *et al.*, 2011; de Bello *et al.*, 2012; Cornell & Harrison, 2014).

Tanto en los ambientes rocosos, como en distintos ambientes costeros se ha evidenciado el desarrollo convergente de **rasgos específicos** que permiten a las especies vivir en altas condiciones de estrés (Chebataroff, 1950, 1952; Boeger & Gluzezak, 2006; Porembski, 2007; Poot *et al.*, 2012; Silveira *et al.*, 2016; Cantero *et al.*, 2017, 2021; Cartwright, 2019; de Battisti, 2021; Ciccarelli & Bona, 2022). En las puntas rocosas costeras coexisten distintos grupos de especies, entre los que se pueden encontrar especies halófilas (tolerantes a la salinidad), psamófilas (que crecen en sustratos arenosos) y rupícolas (que crecen entre y sobre rocas); entre otras. Estos grupos se corresponden con estrategias ruderales, siendo pioneras en la colonización de los ambientes costeros (Alonso-Paz & Bassagoda, 2002; Ciccarelli & Bona, 2022;) así como tolerantes al estrés (Negreiros *et al.*, 2014; Ciccarelli & Bona, 2022; Cantero *et al.*, 2021).

Las *halófilas* poseen la facultad de mantener una presión osmótica relativamente alta en sus tejidos debido a la acumulación de sales, lo que les permite reservar agua aún en lugares con elevada concentración salina (Chebataroff, 1950; 1952), mientras que las *psamófilas* son tolerantes a la intensa movilidad del sustrato arenoso (Boeger & Gluzezak, 2006). En el gradiente costa-continente de dunas se ha evidenciado que ambos tipos de plantas forman un grupo heterogéneo de comunidades herbáceas junto con arbustivas que mezclan rasgos ruderales y tolerantes al estrés (Ciccarelli & Bona, 2022). Entre los rasgos

convergentes se encuentran las formas de vida predominantemente geófitas rizomatosas y caméfitas o hemicriptófitas reptantes (Almeida & Araújo, 1997); rasgos foliares como succulencia, presencia de tricomas y parénquima acuífero, engrosamiento de cutícula, sección de las hojas elíptica o casi circular, elevado espesor de limbos y baja densidad de estomas que permiten una mayor eficiencia fotosintética al reducir la pérdida de agua, de manera de tolerar la insolación y las altas temperaturas (Chebataroff, 1950, 1952; Boeger & Gluzezak, 2006; Bona *et al.*, 2020; Ciccarelli & Bona, 2022). Junto con tallos y sistemas subterráneos resistentes, engrosados o leñosos, que almacenan reservas de agua, inulina y almidón para promover el rebrote en períodos favorables (Bona *et al.*, 2020; Ciccarelli & Bona, 2022).

Las plantas *rupícolas* por su parte, presentan adaptaciones morfológicas para desarrollarse en el sustrato rocoso, sobrevivir con escasez de agua y baja disponibilidad de nutrientes, entre estas plantas se destacan las suculentas y las plantas vasculares tolerantes a la desecación (Porembski, 2007). Estas últimas están adaptadas a permanecer en estado de latencia durante largos periodos de sequía y luego su metabolismo vuelve a reactivarse en períodos favorables, también se les conoce como “plantas de la resurrección” (Porembski & Barthlott, 2000). Entre las adaptaciones que exhiben, las rupícolas se caracterizan por presentar caracteres xeromórficos (en respuesta al estrés hídrico), siendo los más frecuentes: baja altura de plantas y frecuencia de hábitos postrados y rosetas, área foliar específica baja (hojas pequeñas o ausentes), succulencia, cutículas gruesas, enrollamiento de limbos foliares, presencia de indumento blanco o seríceo (para minimizar la radiación absorbida por las hojas) (Silveira *et al.*, 2016; Cantero *et al.*, 2021). Así como desarrollo de estructuras radiculares o micorrizas especializadas para optimizar el acceso al agua dulce (Poot *et al.*, 2012), desarrollo de raíces superficiales para la rápida captación de agua de lluvia (Silveira *et al.*, 2016), y de estructuras subterráneas engrosadas (ej. xilopodios, rizomas, bulbos) para almacenamiento de agua, nutrientes y carbohidratos (Silveira *et al.*, 2016; Cantero *et al.*, 2021).

La **heterogeneidad** espacial y temporal del ambiente físico también juega un papel clave en la estructuración de la composición de las comunidades vegetales. Sitios con características geológicas contrastantes y discontinuas pueden estimular la especiación, a través de la adaptación local en respuesta al ambiente (Cantero *et al.*, 2021). La selección resultante, que varía espacialmente conduce a una divergencia genética entre poblaciones que dependiendo de la intensidad del flujo, puede mantener la diversidad adaptativa intraespecífica o conducir a la especiación ecológica. Los ambientes rocosos presentan una heterogeneidad geomorfológica que determina un vasto espectro de microhábitats, como cuevas, grietas, fisuras, charcos entre rocas, roca desnuda, lagunas efímeras, laderas (Silveira *et al.*, 2016), los que sustentan distintos tipos de comunidades vegetales promoviendo la diversidad local. Al proporcionar una variedad de microhábitats adecuados para especies con diferentes adaptaciones y necesidades, la heterogeneidad a pequeña escala permite la segregación espacial de especies (Kraft *et al.*, 2015; Dayrell *et al.*, 2021). Los estudios sobre ecosistemas sometidos a alto estrés, que presentan comunidades diversas, sugieren que la

estructura y composición de éstas dependen de la interrelación entre las interacciones bióticas y la heterogeneidad microambiental (Dayrell *et al.*, 2021).

Los ambientes rocosos marinos son sistemas modelo para el estudio del ensamblaje de comunidades en condiciones de estrés y disturbios (Scrosati *et al.*, 2011; Carneiro *et al.*, 2021). Específicamente, la zona intermareal y supramareal rocosa presentan un fuerte gradiente vertical en las condiciones de estrés y disturbios (e.j. Paine 1966; Scrosati *et al.*, 2011). Esto involucra por ejemplo la acción física del oleaje, cambios de niveles de marea con desecación e inundación, temperatura, salinidad y disponibilidad de oxígeno, etc. Lo cual ha sido ampliamente utilizado para visualizar y conceptualizar aspectos centrales de la ecología de comunidades—e.g. especie clave, disturbio intermedio, escalamientos con masa, límites ambientales al largo de cadenas, redes multicapa (Scrosati *et al.*, 2011; Silliman & He 2018). La zona supralitoral es la franja terrestre por encima del nivel de marea alta, aquí es donde es posible la vida de plantas superiores. Si bien no hay una acción directa y frecuente de la marea, representan la zona de transición entre los ambientes netamente terrestres y marinos, presentando un gradiente escalonado en relación a la intensidad y naturaleza de los filtros ambientales a lo largo del gradiente costa - continente (Chappuis *et al.*, 2014). Debido a esta ubicación intermedia, las puntas rocosas costeras están expuestas a una combinación de condiciones ambientales estresantes y disturbios recurrentes (ver Sección 1.1), que actúan de manera simultánea y generan un contexto de múltiples factores extremos. Esto convierte a estos ambientes en escenarios ideales para estudiar procesos de ensamblaje comunitario bajo gradientes pronunciados de estrés y disturbio. En ellos es posible observar directamente la acción de los filtros ambientales sobre la colonización y persistencia de especies, los patrones de reclutamiento luego de la apertura de espacio tras un disturbio, los efectos de la atenuación progresiva de dichos filtros a medida que se avanza hacia el continente, la selección de rasgos funcionales especializados asociados a tolerancia al estrés, y el cambio de rasgos a lo largo del gradiente, entre otros procesos relevantes.

En síntesis, las puntas rocosas costeras pueden considerarse sistemas modelo para el estudio de comunidades en ambientes de alto estrés y disturbios. Se esperaría que estén ensambladas por un bajo número de especies, sin embargo sustentan una alta diversidad con comunidades vegetales características de estos ambientes. También, se espera que las especies presenten rasgos funcionales en respuesta a las condiciones de estrés de estos sitios (Grime & Pierce, 2012; Cartwright, 2019; Keddy & Laughlin, 2022). Dado que geográficamente se encuentran separadas por arcos de playa, las comunidades se encuentran lo suficientemente aisladas con diferencias marcadas entre sí. Documentar la diversidad de las puntas rocosas, y comprender los mecanismos y procesos que la determinan, es un conocimiento de base necesario para establecer medidas de gestión o manejo adecuadas.

2. Hipótesis y objetivos

En el contexto actual, en que la costa del país presenta un ritmo de crecimiento urbano turístico marcado, con la consecuente degradación y pérdida de hábitat, esta tesis busca la generación de conocimiento básico en relación a las comunidades vegetales en las puntas rocosas de la costa atlántica de Uruguay. A través de la comprensión de las siguientes preguntas centrales:

- 1) ¿Cuáles son las especies vegetales presentes y que características tiene la vegetación en las puntas rocosas de la costa Oceánica de Uruguay?
- 2) ¿Cuál es el papel del gradiente local de estrés ambiental y disturbios sobre la diversidad de estas comunidades?
- 3) ¿Cómo influye el entorno regional en la composición y riqueza de estas comunidades?
- 4) ¿Cómo cambian los rasgos funcionales que son seleccionados en distintos sectores del gradiente costa-continente?

2.1. Hipótesis general

Las puntas rocosas están sometidas a condiciones de estrés y disturbios propias del ambiente marino costero, las cuales actúan como filtros ambientales tanto a escala local como regional; estos filtros, asociados al gradiente costa–continente, determinarán la riqueza y composición de las comunidades, así como los principales rasgos funcionales que son seleccionados a nivel de especies para habitar este gradiente.

2.2. Objetivo general

El objetivo general de esta tesis es caracterizar la diversidad vegetal de las puntas rocosas de la costa atlántica de Uruguay, determinar los principales mecanismos que la sustentan y evaluar los rasgos funcionales de las especies presentes en estas comunidades vegetales. Este objetivo general se abordó a través de tres objetivos específicos, y cada uno de ellos corresponde a un capítulo de la tesis (Cuadro 1).

2.3. Objetivos específicos

- 1) Caracterizar la flora y vegetación de una punta rocosa de la costa atlántica de Uruguay.
- 2) Determinar los principales mecanismos locales y regionales que sustentan la diversidad vegetal.
- 3) Evaluar el papel de las formas de crecimiento subterráneas en el ensamblaje de estas comunidades.

3. Estructura de la tesis

Esta tesis se trata de un compendio de artículos vinculados a las preguntas centrales que motivaron esta investigación. El capítulo 1 corresponde al artículo *“Vascular plants of Punta Ballena: dataset for conservation of an endangered hotspot from Uruguay”* en el que se detalla la flora de una de las puntas rocosas estudiadas en el marco de esta tesis y se describen los distintos tipos de vegetación presentes en este sitio. Se discuten las especies históricamente registradas en el sitio, y los registros actuales permitiendo establecer especies extintas para esta localidad. Para la flora del lugar se generó una clasificación de formas de vida, dado que las clasificaciones globales más utilizadas (ej. Raunkiaer 1934) generan categorías que se solapan al ser aplicados a especies de la región subtropical (Ferreira, 2014). A su vez, la flora del lugar es discutida en relación a la presencia de endemismos (definidas por la distribución de cada especie) y de especies catalogadas como amenazadas o prioritarias para ser conservadas (utilizando categorías nacionales e internacionales). Esta contribución, documenta la alta diversidad de Punta Ballena, con numerosas especies endémicas de la región, de Uruguay y dos endemismos locales, así como numerosas especies de interés para la conservación. A lo largo de esta punta rocosa se reconocen ocho tipos de vegetación diferentes: cinco caracterizadas por especies herbáceas nativas, una dominada por especies leñosas, y dos tipos de vegetación asociados a procesos antropogénicos: uno dominado por especies exóticas y otro asociado a ambientes perturbados.

En el Capítulo 2 *“Unraveling the local and regional determinants of the high plant diversity at rocky marine habitats in Uruguay”*, se destacan a las puntas rocosas oceánicas como sitios de alta diversidad vegetal, actuando como reservorio de especies con interés para su conservación y endemismos. La alta presencia de especies no costeras en las puntas rocosas, evidencian mecanismos complejos a la hora de explicar la diversidad de estos ambientes, la cuál está relacionada con un efecto combinado de procesos locales y regionales. Regionalmente, los propágulos de los distintos tipos de vegetación del entorno (pool regional) configuran un efecto de masa que potencia la representación local de biotas. A escala local, la riqueza de especies está explicada por diversas variables locales, probablemente debido a la atenuación del filtro de estrés marinos, la altitud, la distancia a la costa y la cobertura vegetal promueven la riqueza; mientras que la disponibilidad de sustrato la reduce, favoreciendo la exclusión competitiva en parcelas con más recursos y condiciones micro-ambientales homogéneas.

El capítulo 3 *“Stress gradients in marine rocky outcrops determine differential selection strength for belowground growth form in plants”*, aborda los rasgos funcionales que son seleccionados en las especies de mayor frecuencia en las puntas rocosas de la costa Atlántica y su relación con el gradiente de estrés y disturbios costa - continente. Los órganos subterráneos de las plantas (tanto del sistema radicular como de

origen caulinar) se integraron bajo el término “forma de crecimiento subterráneo” (BGF, Klimešová & Herben, 2024). Los mismos, son importantes reservorios de yemas latentes que permiten el rebrote y crecimiento clonal de las especies en respuesta a los disturbios o a las condiciones del gradiente de estrés costero. Estos órganos subterráneos son rasgos funcionales de las especies que presentan un fuerte vínculo con las condiciones ambientales locales, están sometidas al filtro ambiental; determinando la supervivencia de las especies y condicionando el ensamble de las comunidades. En este capítulo se propone: describir la diversidad funcional de BGF en comunidades vegetales asociadas a cuatro puntas rocosas de Uruguay, y evaluar su papel en el desempeño de las especies y el ensamblaje de las comunidades a lo largo del gradiente costa-continente.

Cuadro 1. Resumen de los tres Capítulos que integran esta tesis.

	Capítulo 1	Capítulo 2	Capítulo 3
	<i>Vascular plants of Punta Ballena: dataset for conservation of an endangered hotspot from Uruguay.</i>	<i>Unraveling the local and regional determinants of the high plant diversity at rocky marine habitats in Uruguay.</i>	<i>Stress gradients in marine rocky outcrops determine differential selection strength for belowground growth form in plants.</i>
Marco conceptual	Las puntas rocosas presentan especies adaptadas a las condiciones de estrés de estos sitios, dado principalmente por la salinidad y el sustrato rocoso.	Ensamblaje de comunidades de plantas de puntas rocosas costeras. Evaluación del efecto de variables locales (asociadas al estrés costero y disturbios), y regionales (hábitat típico de las especies) sobre la diversidad de especies.	Las plantas con órganos especializados subterráneos se integraron bajo el término “forma de crecimiento subterráneo” (BGF). Estos órganos subterráneos permiten el rebrote o crecimiento clonal de las especies luego de los disturbios o en respuesta al gradiente de estrés costero.
Justificación	Con el fin de contribuir al desarrollo de planes de conservación, este trabajo busca brindar información de base sobre la flora y vegetación del lugar, que se encuentra amenazado por el avance urbano-turístico.	Las puntas rocosas están sometidas a condiciones ambientales que determinan un gradiente de estrés y disturbios. El mismo representa un filtro ambiental para el ensamblaje de las comunidades, sin embargo, las comunidades de las puntas rocosas costeras presentan una elevada diversidad vegetal a escalas espaciales reducidas.	Los órganos subterráneos engrosados, con yemas latentes, o aquellos que permiten un crecimiento clonal, son rasgos de las especies que presentan un fuerte vínculo con las condiciones ambientales locales. Están sometidos al filtro ambiental; determinando la supervivencia de las especies y condicionando el ensamble de las comunidades.

	Capítulo 1 <i>Vascular plants of Punta Ballena: dataset for conservation of an endangered hotspot from Uruguay.</i>	Capítulo 2 <i>Unraveling the local and regional determinants of the high plant diversity at rocky marine habitats in Uruguay.</i>	Capítulo 3 <i>Stress gradients in marine rocky outcrops determine differential selection strength for belowground growth form in plants.</i>
Objetivos	Generar la lista de plantas vasculares de la punta rocosa costera de Punta Ballena e identificar sus comunidades vegetales.	Evaluar los factores ambientales que determinan la diversidad a escala local; y cómo influye el pool regional en la composición de especies a lo largo del gradiente de estrés y disturbios.	Describir la diversidad funcional de BGF en comunidades vegetales asociadas a cuatro puntas rocosas de Uruguay, y evaluar su papel en el desempeño de las especies y el ensamblaje de las comunidades a lo largo del gradiente de estrés y disturbios.
Abordaje metodológico	Revisión de muestras de herbario del lugar, relevamiento de campo en distintas estaciones para establecer las especies presentes actualmente. Identificación y georeferenciación de distintos tipos de vegetación en base a la composición de especies. Se propone una clasificación de formas de vida para las especies de las puntas rocosas.	Se estudiaron cuatro puntas rocosas de la costa Atlántica de Uruguay, a través de un muestreo aleatorio estratificado en relación a la distancia a la costa, registrando la presencia de especies y las condiciones ambientales. Los taxa fueron asignados a diferentes ensambles de especies de acuerdo al tipo de vegetación típica que habitan. Se realizaron GLM-regresión de Poisson, regresiones cuantiles y análisis jerárquicos para identificar los factores subyacentes a la riqueza local y la estructura espacial de la vegetación.	A partir del muestreo aleatorio estratificado en función de la distancia a la costa se obtuvieron las especies con mayor frecuencia en el sistema. Para este conjunto de especies se asignó el BGF. Se evaluó la probabilidad de aparición de diferentes rasgos de BGF a lo largo del gradiente ambiental de elevación, distancia a la costa y disponibilidad de sustrato.
Resultados principales	Este artículo documenta la alta diversidad de Punta Ballena (427 especies, 5 extintas localmente), presenta numerosas especies endémicas de la región (45), de Uruguay (15) y dos endemismos locales, así como numerosas especies de interés para la conservación: SNAP (33) y UICN (5). También describe y brinda la localización de los distintos tipos de vegetación del sitio.	La alta diversidad de estos sitios se explica por la combinación de ensambles de especies del pool regional, la mayoría de ellos no costeros. Estos ensambles se ubican de manera diferencial en distintos sectores del gradiente de estrés. La elevación, la distancia a la costa y la cobertura vegetal promueven la riqueza, por la atenuación del filtro de estrés. La disponibilidad de sustrato redujo la riqueza, probablemente debido a la exclusión competitiva como resultado de más recursos y condiciones microambientales	El efecto de los distintos rasgos de BGF sobre el rendimiento de las plantas cambia significativamente a lo largo del gradiente de estrés y disturbios en los afloramientos rocosos marinos. La interacción y combinación de diferentes niveles de elevación, distancia a la costa y disponibilidad de recursos crean un rango de condiciones microambientales, que resultan en respuestas no

	Capítulo 1 <i>Vascular plants of Punta Ballena: dataset for conservation of an endangered hotspot from Uruguay.</i>	Capítulo 2 <i>Unraveling the local and regional determinants of the high plant diversity at rocky marine habitats in Uruguay.</i>	Capítulo 3 <i>Stress gradients in marine rocky outcrops determine differential selection strength for belowground growth form in plants.</i>
		más homogéneas.	lineales en presencia de estos rasgos.
Conclusiones	Punta Ballena es catalogado como un hotspot vegetal, ya que sustenta una diversidad florística excepcionalmente elevada y un importante número de especies endémicas, prioritarias para la conservación y amenazadas. El trabajo resalta la importancia de las puntas rocosas como reservorios de flora y representa una contribución para generar planes de conservación del lugar.	La alta diversidad de las puntas rocosas costeras es principalmente explicada por un pool regional de especies funcionalmente diverso, que interactúa con la heterogeneidad local, y por condiciones que potencian o atenúan el efecto del estrés marino. Las estrategias eficaces de conservación y gestión son fundamentales para minimizar los efectos perjudiciales de la urbanización, la fragmentación y las invasiones de plantas no autóctonas en estos hábitats diversos.	Se identifican y describen los rasgos funcionales de estructuras subterráneas (BGF), representados en 13 tipos de rasgos diferentes: 8 asociados a adaptaciones de de tallo, una adaptación de raíz, y la ausencia de modificaciones en tallo (2) y raíz (2). Los rasgos asociados a BGF afectan el desempeño de las especies y, por tanto, condicionan el ensamblaje de la comunidad dependiendo de su ubicación a lo largo del gradiente de estrés y disturbios.

4. Área de estudio

En Uruguay, la costa atlántica se extiende desde Punta del Este hasta la Barra del Arroyo Chuy (Goso et al., 2011). El área de estudio comprende diversas puntas y afloramientos rocosos ubicados a lo largo de esta franja costera. En una etapa inicial de esta tesis, se seleccionaron cuatro sitios representativos en función de la mayor disponibilidad de superficie natural: Punta Ballena, La Pedrera, Cabo Polonio y Cerro Verde (Fig. 3). Si bien Punta Ballena se localiza formalmente en el tramo final de la costa platense, próximo al inicio del océano Atlántico, se incluyó en este estudio debido a que presenta condiciones ambientales similares y comparte características geológicas con las restantes puntas rocosas atlánticas (Goso & Muzio, 2006). Su incorporación se justifica también por su relevancia en términos de diversidad vegetal (Bonifacio, 2015; Puppo et al, 2020; Marchesi et al., 2023), y la vulnerabilidad de este sitio en relación al avance urbano

turístico y a la falta de gestión de diversas actividades antrópicas. En términos generales esta tesis se refiere a las *puntas rocosas de la costa atlántica*, aunque formalmente Punta Ballena corresponde al tramo final de la costa platense.

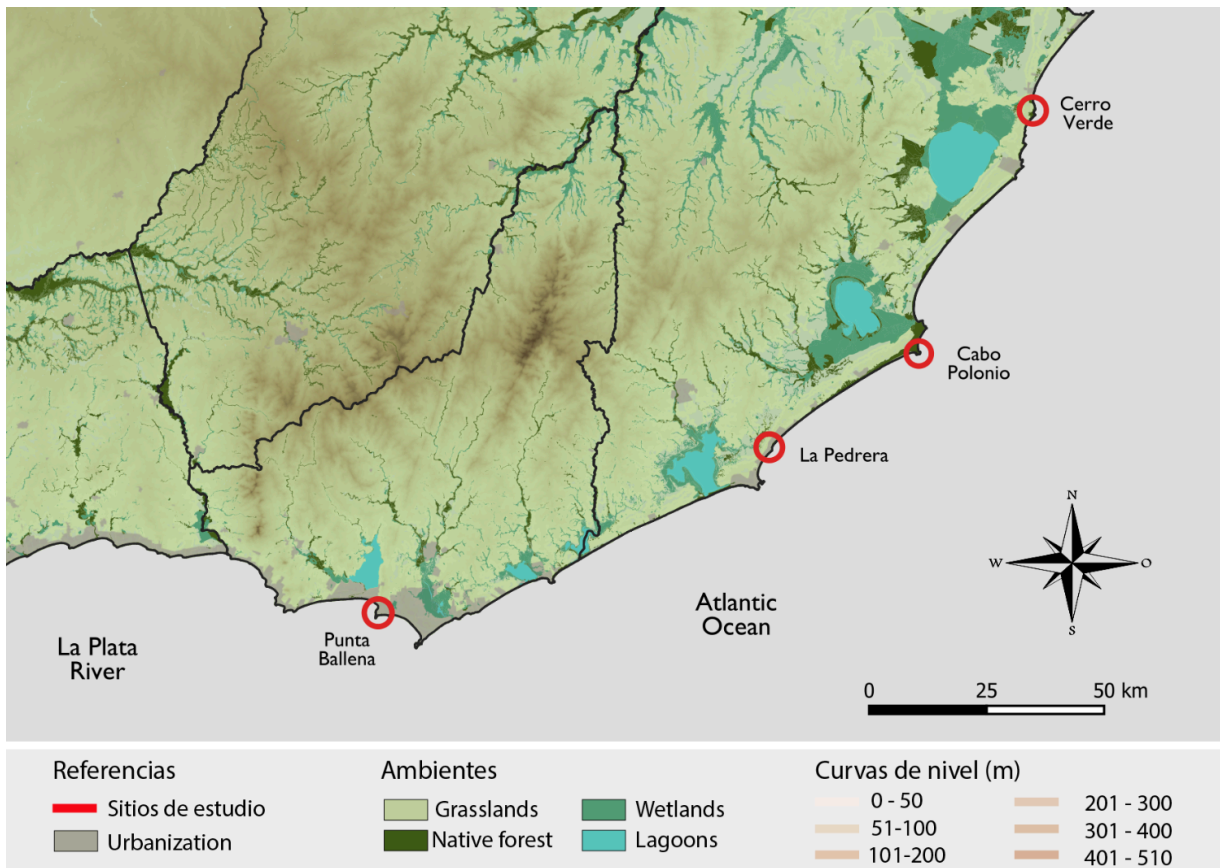


Figura 3. Área de estudio. a) localización de los cuatro sitios seleccionados, y principales ambientes del entorno.

5. Abordaje metodológico

5.1. Caracterización de la flora y vegetación

La **flora** (listado de plantas vasculares) de las puntas rocosas se determinó mediante la revisión de los exsiccatas de herbario y prospecciones de campo. Se revisaron las colecciones botánicas de los herbarios de Facultad de Agronomía (MVFA), del Museo Nacional de Historia Natural (MVM) y del Museo Jardín Botánico Prof. Atilio Lombardo (MVJB), esta actividad fue realizada entre 2019 y 2021. En cada herbario se revisaron diferentes familias botánicas, seleccionando aquellos ejemplares colectados en los cuatro sitios de estudio de esta tesis. Esto permitió determinar un listado preliminar de especies para cada uno de los sitios.

Posteriormente, se realizaron prospecciones sistemáticas en cada sitio de estudio (entre 2019-2021), para Punta Ballena se incluyen datos de relevamientos anuales realizados entre 2013 y 2018 por los docentes de los cursos de Botánica del Cure (Marchesi, Idjiloff, Mai y Zabaleta). Las salidas de campo se realizaron principalmente en primavera - verano, lo cual coincide con la época de floración de la mayoría de las especies, complementariamente se realizaron relevamientos a fines de verano y otoño, para incluir especies estivales en los listados de especies de cada sitio. En cada salida a terreno se realizaron recorridas exhaustivas, a lo largo de la superficie con vegetación de cada punta rocosa, a fin de registrar las especies presentes en cada sitio y determinar el **listado completo de especies**. Las especies sin colectas previas en los herbarios y las que no pudieron ser identificadas a campo fueron colectadas. La identificación de especies se realizó mediante el uso de claves taxonómicas nacionales, bibliografía taxonómica específica y la revisión de especímenes de herbario previamente identificados por especialistas. Esta actividad fue mayormente realizada por S. Fernández, P. Mai, E. Marchesi y M. Zabaleta en el marco del Proyecto CSIC I+D 334 (2019-2021). La clasificación sistemática utilizada se corresponde con APG IV (2016) para angiospermas, Christenhusz et al. (2011) para gimnospermas, y PPGI (2016) para helechos y licofitas. Las muestras fueron posteriormente ingresadas a la colección del Museo Jardín Botánico Prof. Atilio Lombardo (MVJB).

La asignación de **tipos de vegetación** en los sitios de estudio se realizó a través de la identificación preliminar de diferentes tipos de vegetación a partir de imágenes satelitales (Google Earth, 2019), la cual fue posteriormente verificada y, en caso necesario, corregida mediante observaciones de campo. Según la fisonomía de la vegetación y su composición de especies, se georeferenciaron puntos a lo largo de cada punta rocosa. La clasificación de los tipos de vegetación se realizó siguiendo una adaptación de Fagúndez y Lezama (2005). La estimación de la superficie correspondiente a cada tipo de vegetación se efectuó mediante la delimitación de polígonos georreferenciados, mapeados sobre fotografías aéreas de los respectivos sitios de estudio.

Detalles e información adicional del tratamiento de especies puede encontrarse en la publicación del Capítulo 1: *Vascular plants of Punta Ballena: dataset for conservation of an endangered hotspot from Uruguay*.

5.2. Muestreo estratificado de riqueza y variables ambientales locales

Se trazaron transectas perpendiculares a la línea de costa en cada una de las puntas rocosas seleccionadas. Dado que la vegetación no es homogénea a lo largo de la superficie de cada punta rocosa se propuso un muestreo estratificado, el cual incorpora el gradiente de estrés que se da de la costa al continente y la orientación de la punta rocosa. En este gradiente se reconocieron distintos tramos de muestreo a partir de

variaciones en el sustrato, la influencia directa de la marea y la vegetación. En cada tramo se ubicaron tres cuadrantes de 4 m² (cuadrante grande), en los cuales se evaluó el porcentaje cubierto por vegetación y la riqueza total de especies. Se midieron además las siguientes variables: disponibilidad de tierra, profundidad de tierra, cobertura vegetal, altura e identidad de cada una de las especies presentes. En total se realizaron 25 transectas en la zona rupícola dominada por vegetación herbácea¹, ocho en Punta Ballena, seis en Cabo Polonio, seis en Cerro Verde y cinco en La Pedrera (Fig. 3), en las cuales se evaluaron un total de 181 Cuadrantes (60 en Punta Ballena, 44 en Cabo Polonio, 39 en Cerro Verde y 38 en La Pedrera). Las diferencias en el esfuerzo de muestreo para las distintas puntas rocosas se debió a distintas variables como: superficie total del área natural disponible, heterogeneidad y micro-relieve y presencia de zonas intervenidas y/o edificadas.

Detalles e información adicional está disponible en la publicación del Capítulo 2: *Unraveling local and regional determinants of high plant diversity at marine rocky outcrops in Uruguay*.

5.3. Evaluación de las formas de crecimiento subterráneo

A fin de evaluar las formas de crecimiento subterráneo (BGF), se seleccionaron las especies con una frecuencia superior a 0,5 a partir de las especies registradas en los cuadrantes de cada sitio de estudio. En los muestreos de campo se evaluó para cada especie registrada en los cuadrantes, la presencia o ausencia de estructuras subterráneas modificadas. Para esto, se seleccionó un individuo adulto y representativo de la especie en un cuadrante, en sustrato rocoso se observó la estructura presente entre grietas o sobre roca, retirando el material orgánico u otros depósitos superficiales, en sustrato arenoso se excavó para evaluar toda la estructura hasta 40 cm de profundidad (adaptado de Klimešová et al. 2019, Bombo et al. 2023). A campo fue asignado un nombre o descripción de la estructura subterránea observada (ej. bulbo, cormo, rizoma, 'base engrosada', etc). Estas observaciones tomadas a campo se confirmaron mediante revisión bibliográfica y comparación de estructuras observadas en muestras de herbario. La clasificación de la estructura subterránea utilizada es una adaptación de Appezzato-da-Glória (2015) y la terminología sigue a Beentje (2010). Especificaciones particulares para algunas estructuras observadas e información adicional están disponibles en la sección Metodología del Capítulo 3.

¹ Dado que este trabajo se centró en la vegetación herbácea rupícola, las transectas fueron realizadas sobre sectores de sustrato rupícola (o con algo de arena) y evitando los ambientes dominados por vegetación leñosa (ej. Matorral) o netamente psamófila (ej. dunas, por la ausencia de sustrato rocoso)

6. Capítulo 1

Vascular plants of Punta Ballena: dataset for conservation of an endangered hotspot from Uruguay



Vascular plants of Punta Ballena: dataset for conservation of an endangered hotspot from Uruguay

Patricia Mai¹, María Zabaleta², Laura Cappuccio¹,
Antonella Pollero¹, Eduardo Marchesi²

¹ *Departamento de Ecología y Gestión Ambiental, Centro Universitario Regional del Este, Universidad de la República, 20000, Maldonado, Uruguay*

² *Departamento de Botánica, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, 12900, Montevideo, Uruguay*

Corresponding author: Patricia Mai (patimaimo@gmail.com)

Academic editor: Felipe F. V. A. Barberena | Received 4 April 2022 | Accepted 28 June 2022 | Published 22 July 2022

Citation: Mai P, Zabaleta M, Cappuccio L, Pollero A, Marchesi E (2022) Vascular plants of Punta Ballena: dataset for conservation of an endangered hotspot from Uruguay. *Neotropical Biology and Conservation* 17(2): 163–195. <https://doi.org/10.3897/neotropical.17.e84893>

Abstract

Punta Ballena is the coastal southern tip of the Sierra de la Ballena, a shear zone of two tectonic plates, located at the beginning of the oceanic coast of Uruguay. Coastal rocky points are especially relevant because of their high plant richness, moreover their vegetation is endangered mainly due to the high tourist – urbanistic development of the coast. This study aimed to determine the list of vascular plants occurring on Punta Ballena coastal rocky point and identify its vegetation communities. Also, to identify endemic species, threatened and of interest for conservation species; and to analyze the species historically documented for the site. Punta Ballena stands out for its remarkable species richness with 427 species, dominated by Asteraceae (82), Poaceae (82) and Fabaceae (26). Five vegetation types were found in the natural area, which allows the combination of species with different adaptations. The site supports five vulnerable species and one endangered species (IUCN), 33 priority species for conservation, two local endemisms and numerous national (13) and regional (45) endemisms. Regarding historical collections, to date Punta Ballena has suffered a loss of 14% of its species, this is likely a direct consequence of the recent urban development. From these historically documented species, we consider five of them to be locally extinct. Due to these overwhelming results, we consider the site a diversity hotspot on the Uruguayan coast. It becomes urgent to generate conservation plans that allow the maintenance of the flora and vegetation communities that are still preserved in the area.

Keywords

coastal rocky point, endangered site, endemisms, historical collections, local extinctions, species list, threatened species, vegetation types

Introduction

The Uruguayan coastline has an extension of 473 km on the la Plata River and 233 km on the Atlantic Ocean (Goso et al. 2011), along which a great diversity of environments such as rocky points, beaches, dune fields, lagoons, psammophilous shrublands and forests have developed (Alonso Paz and Bassagoda 2003). This diversity of environments supports a great floristic richness, with estimations of about a third of the country's flora species present in a 10 km-wide coastal strip (Alonso Paz and Bassagoda 2006). Among these environments, rocky coastal points are of special relevance because of their high plant richness and particular species composition.

Geologically, the estuarine and oceanic coast of Uruguay shows a great diversity of rocky materials and sediments; where coastal rocky points show a varied geological evolution (Goso and Muzio 2006). Vegetation associated with coastal rocky points is adapted to the environmental stress conditions given by the oceanic influence, such as strong winds, wave action, high salinity levels and permanent insolation (Chebataroff 1942, 1950; Alonso Paz and Bassagoda 2006). Among the numerous rocky coastal points on the coast of Uruguay, only two of them have previous studies that describe their flora and vegetation: Cabo Polonio (Delfino and Masciadri 2005; Masciadri et al. 2006; Picasso and González 2015) and Cerro Verde (Alonso Paz and Bassagoda 2003), and both are protected areas included in the National System of Protected Areas (IMPO 2021). Punta Ballena has been highlighted as a site with high plant diversity in technical reports (Bonifacino s.d., Rodríguez-Gallego et al. 2008) and was proposed as a relevant remnant patch of coastal vegetation (Puppo et al. 2020).

Vegetation occurring on coastal rocky points is exposed to alterations and threats due to the high tourist – urbanistic development that the coastal strip has been experiencing for decades (Alonso Paz 2005; Delfino and Masciadri 2005; Marchesi et al. 2013). Additionally, in these environments, the extraction of plants mainly due to collectors or for ornamental purposes affects their populations (Marchesi et al. 2013). Moreover, Fagúndez and Lezama (2005) considered the vegetation associated with coastal rocky points to be in need of conservation, due to their low occurrence and their presence on reduced surfaces, and suggested that their persistence is seriously threatened unless urgent measures are taken for their protection.

In view of the scarce previous research and the rapid degradation of this unique ecosystem, the aim of this study was to generate a list of vascular plants found on the coastal rocky point of Punta Ballena and to identify their plant communities. In order to contribute to the development of conservation plans, this work sought to identify species that are endemic, threatened and of interest for conservation, as well

as analyze the species historically documented at the site, and evaluate which ones are still present and which ones are extinct. The complete plant species list with life form assessment, type of record and reference voucher, vegetation type where each species occurs, geographic origin, conservation status and endemism information is detailed.

Materials and methods

Study area

Punta Ballena is a locality whose identity is given by a rocky coastal point. It is located in Maldonado Department (-34.9132°S , -55.0458°W ; Fig. 1A), 12 km west of Punta del Este, the most important touristic seaside resort in the country. This rocky point extends into the outer estuary zone of the la Plata River, which is highly influenced by the Atlantic Ocean (Menafrá et al. 2006). According to the Köppen-Geiger climate classification system, the study area belongs to the “Cfa” climate category, characterized by a humid subtropical climate with hot, humid summers and mild to cool winters (Kottek et al. 2006). In the zone of the study area, mean annual temperature is about 17°C with extreme recorded temperatures of -7°C in winter, and 39.2°C in summer in the 2000–2020 period. Mean annual precipitation is ca. 1,146 mm while annual wind velocity is 3,5 m/s coming predominantly from the east (Meteomanz 2020).

Punta Ballena is the coastal southern tip of the Sierra de la Ballena, a high deformation area approximately 4 km wide and exposed to at least 300 km in the south-east Uruguayan territory, which reaches 50 m in height at a distance of 200 m from the coastline (Spoturno et al. 2012). The Sierra de la Ballena, represents a shear zone (Gómez Rifas 1995) considered the tectonic limit between two different terrains, to the west – Terreno Nico Pérez and to the east – Cuchilla Dionisio (Bossi 2003; Goso and Muzio 2006). It extends from Punta Ballena on the coast, to the north-east of the country towards Cerro Largo department (Spoturno et al. 2012). This zone is characterized by a set of metamorphic rocks intensely deformed from materials of granite composition (Goso and Muzio 2006). Rock mineralogical composition is highly variable, composed by granite mylonites (feldspar), quartz mylonites (quartz with very fine muscovite, tourmaline and zircon accessories), phylonites and mylonitic porphyry (mainly feldspar and pyrite). Milonite quartz and mylonitic porphyry, due to their resistance to erosion, determine the important outcrop ridges which are highlighted in the study area (Spoturno et al. 2012).

An urbanized and a natural area coexist on the rocky point. The natural area is about 20 ha. (estimated from Google Earth and corrected with measured data of the slope of the area; Figs 1B, 2), in which numerous tourist-recreational activities are carried out, such as fishing, paragliding, rapelling (or abseiling), hiking, and visiting the caves. It is also highly valued as a place of great scenic beauty, and is used as a site for bird and whale watching, especially during the season when *Eubalaena australis*

whales visit the Uruguayan coasts. Punta Ballena has an access road (Carlos Paéz Vilaró road, inaugurated in 1978), which separates the eastern-oriented slope from the western-oriented slope. The natural area of the rocky point is surrounded by several parking lots and an area where souvenir stalls are seasonally located. Additionally, *Casapueblo*, the well-known museum and hotel built by painter Carlos Paéz Vilaró, is located here, and is an architectural icon of the site. *Casapueblo* alone receives between 800–1500 visitors per day during the high season, and 200–400 people per day the rest of the year (data from Museo Casapueblo, personal comm. 2020). Therefore, Punta Ballena is a highly visited point, considering that it receives many more visitors than the museum itself.

The transformation of the locality of Punta Ballena started in 1896 when this area was bought by Antonio Lussich, an important merchant sailor. Lussich converted a great extension of dunes and hills into an artificial forest, and part of this area is currently an Arboretum (Álvarez 1910). In the last 70 years, Punta Ballena has undergone tourist-urbanistic development initially led by the architect Bonet (López Martínez et al. 2015). Currently, urbanistic development has accelerated with emphasis placed on development by the departmental government of the area (Roche and Gadino 2019) which resulted in a significant deterioration of the natural vegetation of the site (Bonifacino *s.d.*).

Data collection

The list of vascular plants was determined by the revision of herbarium exciccates and field surveys. The herbaria revised were MVFA, MVJB and MVM (herbaria acronyms follow Thiers 2022). In each herbaria, specimens collected in Punta Ballena were selected. Additionally, systematic surveys were carried out on the rocky point,

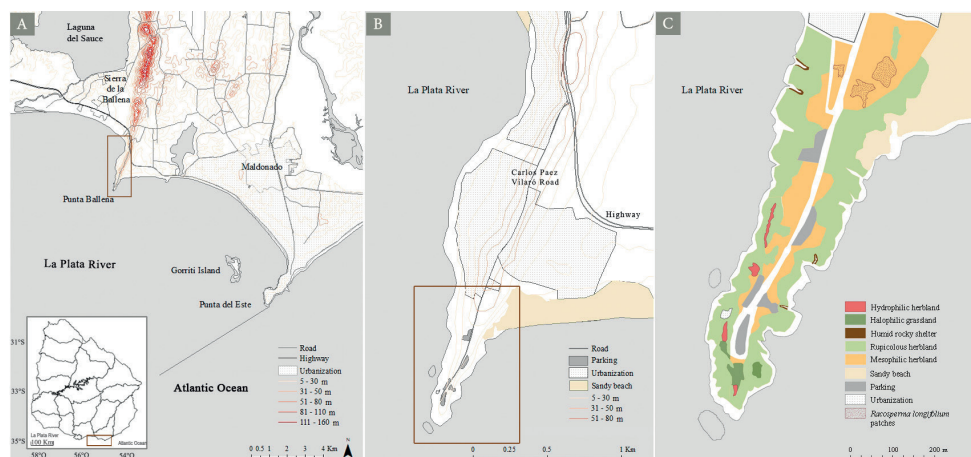


Figure 1. A: Geographic location of Punta Ballena, Maldonado Department, Uruguay B: Detail of Punta Ballena rocky point. C: Location of vegetation types in Punta Ballena.

throughout the remaining natural areas between buildings and more exhaustively in the natural area on the extreme point. Fieldwork was carried out every year from 2013 to 2021, regularly during spring, but in the last three years the site was visited in summer and autumn as well, in order to assess the species that flourish at that time. Taxa were identified by the use of regional and national keys, taxonomic literature and by the revision of herbarium specimens previously identified by specialists. Whenever needed, sterile live collections were cultivated until flowering for identification purposes. Species not documented in national herbaria were collected in order to be housed at MVJB. The systematic classification adopted follows APG IV (2016) for angiosperms, Christenhusz et al. (2011) for gymnosperms, and PPG I (2016) for ferns and lycophytes.

For each species the following information is included: *Species name*: species nomenclature follows the Flora del ConoSur database (IBODA 2022) and International Plant Index (IPNI 2022). In some cases, the name accepted by the IBODA (2022) was not followed, due to the existence of recent taxonomic studies, such as: for *Chascolytrum* (Da Silva et al. 2020), *Celtis* (Zamengo et al. 2020) and *Stenachaenium* (Gadea 2016). Some genera require a more in-depth review, such as *Mimosa* (Fabaceae) and *Porophyllum* (Asteraceae), therefore the oldest accepted names for these genera were used. Moreover, here we prefer to use the name *Oxalis macachin* Arechav. since the type is based on an exsiccate collected in the region, instead of the name *Oxalis brasiliensis* Lodd., G. Lodd. and W. Lodd. ex Hildebr. which is based on an illustration.

Type record

Each species was classified according to its presence in Punta Ballena as ‘current’ or ‘historic’. The first category are species observed or collected during fieldwork while ‘historic’ indicate species whose occurrence could not be confirmed in recent years, but there are herbarium specimens from the locality and the date of a reference collection is given. The historic species we consider ‘locally extinct’ are either those species whose main habitat was lost at the study site (therefore they cannot currently grow on the site), or species whose main habitat is still present but they were intensely searched without being found. Considering vegetal alterations and extraction of species in the site, we are certain that they have become locally extinct.

Vegetation type

Local sites with different physiognomy and species composition were identified and georeferenced throughout the rocky point. These sites were studied at different times of the year between 2019 and 2021, and the vegetation type was classified using an adaptation of Fagundez and Lezama (2005) proposal. The surface of each vegetation type was estimated from the georeferenced and mapped polygons over aerial pictures of the study site.



Figure 2. Aerial view and vegetation types of Punta Ballena. **A:** Aerial view of the natural area of Punta Ballena rocky point; **B-C:** rupicolous herblands and detail of the rocky substrate; **D:** mesophilic herblands associated with implanted *Racosperma longifolium* patches (in the background of the photo); **E:** hydrophilic herblands; **F:** halophilic grasslands; **G:** humid rocky shelters communities; **H:** native forest patches; **I:** Vegetation of disturbed areas on the access road (A-M. Bonifacino photo).

Life forms

We generated a life forms classification based on Punta Ballena's species (Table 1) since the most used global classifications (e.g. Raunkiaer 1934) generate overlapping categories when applied to species from the subtropical region (Ferreira et al. 2014). It integrates different plant features, such as: life cycle (annual or biennial vs. perennial); characteristic features of particular groups or families (e.g. Cactus, Ferns and Lycophytes); plant habit, architecture or physiognomy; woody development and presence of specialized subterranean structures. The term 'therophyte' followed Raunkiaer (1934); life forms in Cactaceae were adapted from Vázquez-Sánchez et al. (2012); the term 'vein' was adapted from Moffett (2000), and 'shrubs and trees' from Haretche et al. (2012). For each species, life form was assigned according to the species development in the particular environmental conditions of Punta Ballena (in many cases it does not reflect the typical habit or size of the species).

Geographic origin

Geographic origin was assigned from the distribution data available in IBODA (2022), GBIF (2022) and specific data for some species (e.g. Zamengo et al. 2020). Based on the distribution of each species, they were classified as: 'Native' (species with wide distribution in Uruguay and nearby countries), 'Endemic' (species with a limited spatial distribution within Uruguay or neighboring regions), 'Cosmopolitan' (widely distributed in the world), 'Exotic' and 'Exotic – IAS' (Invasive and Alien Species, according to Masciadri et al. 2010). Moreover, endemic species were differentiated into 'local endemism' (species only present in Punta Ballena), 'national endemism' (species only present in Uruguay) and 'regional endemism' (species whose distribution is framed within the southern area of the Paranaense Province (Cabrera and Willink 1973) or the Paranaense Subregion (Morrone 2001). This area extends from Misiones province (Argentina) to the south, with a southern limit on the coast of Uruguay or Buenos Aires province (Argentina), and involves the following provinces or states: Santa Catarina and Rio Grande do Sul (Brazil); Ñeembucú, Itapuá and Misiones (Paraguay); Misiones, Corrientes, Entre Ríos, Buenos Aires (Argentina) and the total area of Uruguay.

Conservation status

Conservation status was defined according to the list of "priority species for conservation in Uruguay" by Marchesi et al. (2013) which is continuously updated by MVOTMA-MGAP-SNAP (2021), and IUCN category according to the Red List of Threatened Species (IUCN 2021) or with specific bibliography of some species or genera (Goettsch et al. 2015; Nuernberg Ronchi et al. 2016; González et al. 2018; Paz Deble et al. 2021).

Table 1. Classification of plant life form, from Punta Ballena species.

Lyfe cycle	Category	Sub-categories	Definition	Category name
Temporal plants			Annual or biennial plants.	Therophytes
Perennial plants	Ferns and Lycophytes		Plants with rhizome or globose stems.	Rhizomatous Ferns and Lycophytes
			Repent or reptant, without thickened stems.	Diffuse Ferns & Lycophytes
			Erect, without thickened stems.	Erect Ferns and Lycophytes
	Cactus		Shrubby or sub-shrubby, characterized by having cladodes.	Cladodius cactus
			Erect, the height is greater than the diameter, but does not exceed twice its diameter.	Columnar cactus
			Globose, the diameter of the stem is greater than its height and the vertical axis is compressed.	Globose-depressed cactus
			Globose, the stem is about the same height as the diameter.	Globose cactus
	Veins		Scandent, climber or creeper plant. Stems requiring external support to grow upward. Can be woody or not. Many grow decumbent on the ground. Some species that habitually grow as climbers are freestanding when young or develop as shrubs if no supports are available.	Veins
	Trees, shrubs, arborescent or suffrutex	Eudicots or gymnosperms (Woody or sub-woody)	Tree and tree-like plants, erect, with one or few well defined stems, partial or totally woody.	Trees
			Erect, branched at the base or close to it, with a minimum height of 50 cm, aerial woody stems persistent throughout the year.	Shrubs
			Bushes under 50 cm in height, base and basal stems woody or sub-woody; leaves and stems persistent throughout the year (at least part of it).	Suffrutex
		Monocots (not woody)	Shrub, tree or tree-like monocots.	Arborescent monocots
	Herbs	Grasses and Graminoids	Growing in tight groups, the bases of the individual plants touching. Includes plants with short rhizomes.	Caespitose grasses or graminoids
			Repent, reptant or creeping plant; stems prostrate, decumbent, stoloniferous or with long rhizomes.	Diffuse grasses or graminoids
		Herbs (excluding grass-like plants)	Herbs that lose aerial organs and persist in the ground through bulbs, rhizomes or reservation roots (not ligneous).	Geophyte seasonal herbs
			Herbs that lose aerial organs and persist through xylopodium or ligneous bases, roots or short stems.	Xylopodial seasonal herb
		Evergreen herbs	Repent, reptant or creeping herbs; stems prostrate, decumbent, stoloniferous or with long rhizomes.	Diffuse evergreen herbs
			Ascendent or erect herbs.	Erect evergreen herbs
			Rosulate, evergreen herb with its leaves arranged in rosette.	Rosulate evergreen herbs

Results

A total of 427 species were registered on the Punta Ballena rocky point, distributed in 252 genera and 71 families (Table 2). Asteraceae and Poaceae were the richest families (82 spp.); the subsequent families with large contributions were Fabaceae (26 spp.), Cactaceae (14 spp.), Cyperaceae (14 spp.), Iridaceae and Solanaceae (12 spp., each one), Amaryllidaceae and Rubiaceae (11 spp., each one); the remaining families have fewer than 10 species, most of them having fewer than three species (Table 2).

Life forms and vegetation types

Herbs were dominant in the studied flora (76%), with a major representation of 'evergreen herbs', 'grasses and graminoids' and 'therophytes' (21, 20 and 19%), followed by 'seasonal herbs' (which persist through subterranean or basal resistant structures) which reached almost 16%. They were followed by suffrutex (9.6%), shrubs (4.2%) and cactus (3.5%). Less representation was shown by 'ferns and lycophytes', 'veins', 'trees' and 'arborescent monocots' (less than 2% each) (Fig. 3).

Five main native vegetation types were found in the natural area of Punta Ballena rocky point (Figs 1C, . 2): 'halophilic grasslands', 'humid rocky shelters communities', 'hydrophilic herblands', 'mesophilic herblands' and 'rupicolous herblands'. The latter vegetation type on the eastern slope is associated with implanted "*Racosperma longifolium* patches" (Table 2, Fig. 1C). Two additional vegetation types were found on the sides of the access road: 'native forest patches' and 'vegetation of disturbed areas'. 'Rupicolous herblands' developed over and between rocks, or in places near rocky outcrops with scarce soil availability (depth less than 10 cm); this is the most extensive vegetation type in the area covering nine ha. 'Mesophilic herblands' developed in areas higher than 20 m above sea level on long slopes of the rocky point, where soil is close to 50 cm deep; it occupied 5.3 ha, of which 0.4 ha corresponded to '*Racosperma longifolium* patches'. 'Halophilic grasslands' occur in sites exposed to temporary floods from de la Plata River on the extreme point, with scarce substrate mainly composed of sand, pieces of rock, and decomposing materials; this vegetation covered less than 0.3 ha. 'Hydrophilic herblands' developed in depressions between rocky areas or low areas of the slope, and were found only on the west slope of the rocky point. It had the deepest substrate, more than 80 cm deep, and occupied approximately 0.15 ha. 'Humid rocky shelters communities' developed on the rocks exposed to the tide and reached negligible surface coverage (< 0.1 ha).

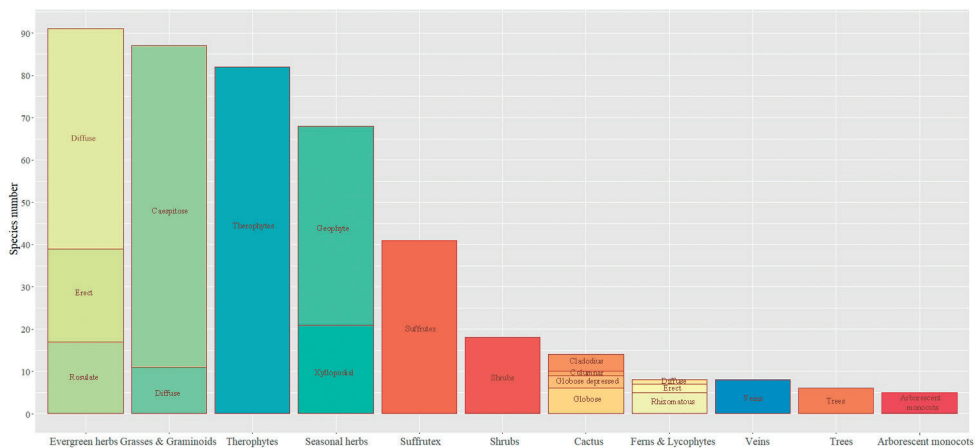


Figure 3. Species number of plant life forms found in Punta Ballena.

Table 2. Species list of Punta Ballena, Maldonado, Uruguay. Type record: Cu (Current, observed or collected in last three years), Hi (historic record, and year of collection). Reference voucher: one of the first and most complete specimens deposited in national herbaria (– in case of absence). Vegetation type: HG- halophilic grasslands, HH- hydrophilic herblands, HuC- humid rocky shelters communities; MH- mesophilic herblands, NF- native forest patches, RH- rupicolous herblands, VDA- vegetation of disturbed areas. Life form (definitions in Table 1): Ther- Therophytes; Ferns and Lycophytes (FL): DiFL- Diffuse, ErFL- Erect, RhFL- Rhizomatous; Cactus (Ca): CaCl- Cladodius, CaCo- Columnar, CaDe- Globose depressed, CaGl- Globose; Tree; Shru- Shrubs; Suff- Suffrutex; Arborescent Monocots- MoSh; Herbs: i) Grasses and Graminoids: GrCa- Caespitose, GrDi- Diffuse; ii) Seasonal herbs: SeGe- Geophyte; SeXy- Xylopodial; iii) Evergreen herbs: EvDi- Diffuse, EvEr- Erect, EvRo- Rosulate (‘ ’ suggested life form, that needs confirmation). Origin: Co – Cosmopolitan; Ex- Exotic; Ex- IAS – Exotic-Invasive and Alien Species; N- Native; En-Endemic, among endemic species: PB- Local endemism of Punta Ballena; Uy- National Endemism; RE- Regional Endemism. Status: Conservation status: Pr – Priority species for conservation in Uruguay, according to Marchesi et al. (2013); LC- Least Concern; VU – Vulnerable; EN – Endanger; according to IUCN (blank spaces in species not evaluated). An asterisk (*) indicates locally extinct species. Species number are shown in brackets after each family.

Group / Family / Species name	Type record	Reference voucher	Veg. type	Life form	Origin	Status
FERNS and LYCOPHYTES						
Lycopodiopsida						
Selaginellaceae Willk. (1)						
<i>Selaginella sellowii</i> Hieron.	Cu	Mai et al. 609 (MVJB 32665)	RH	DiFL	N	
Polypodiopsida						
Anemiaceae Link (1)						
<i>Anemia tomentosa</i> (Savigny) Sw.	Cu	Arrillaga et al. 2076 (MVFA)	RH	RhFL	N	
Blechnaceae Newman (1)						
<i>Blechnum laevigatum</i> Cav.	Cu	Mai & Zabaleta 595 (MVJB 32561)	HuC	ErFL	N	
Dryopteridaceae Herter (2)						
<i>Cyrtomium falcatum</i> (L. f.) C. Presl	Cu	Mai et al. 828 (MVJB 32736)	RH	RhFL	Ex	
<i>Rumohra adiantiformis</i> (G.Forst.) Ching	Cu	Berro 5245 (MVFA)	MH	RhFL	N	LC
Ophioglossaceae Martinov (1)						
<i>Ophioglossum crotalophoroides</i> Walter	Cu	Mai et al. 673 (MVJB 32651)	RH	RhFL	N	
Polypodiaceae J.Presl & C. (1)						
<i>Pleopeltis leptopteris</i> (Langsd. & Fisch.) de la Sota	Cu	Berro 5240 (MVFA)	RH	RhFL	N	
Pteridaceae E.D.M.Kirchn. (2)						
<i>Adiantum raddianum</i> C. Presl	Cu	Mai et al. 728 (MVJB 32663)	HuC	ErFL	N	
<i>Gastoniella chaerophylla</i> (Desv.) Li Bing Zhang & Liang Zhang	Cu	Lombardo 21098 (MVJB)	HuC	Ther	N	
GIMNOSPERMS						
Ephedraceae Dumort. (1)						
<i>Ephedra tweediana</i> Fisch. & C.A. Mey. emend. J.H. Hunz.	Cu	Mai et al. 800 (MVJB 32634)	MH	Suff	N	LC
Pinaceae Spreng. ex F.Rudolphi (1)						
<i>Pinus pinaster</i> Aiton	Cu	–	MH	Tree	Ex-IAS	LC
ANGIOSPERMS						
Monocotyledoneae						
Amarylidaceae J. St.-Hil. (11)						
<i>Beauverdia hirtella</i> (Kunth) Herter	Cu	Legrand 3926 (MVM 987)	RH	SeGe	En – Uy	
<i>Beauverdia sellowiana</i> (Kunth) Herter	Cu	Mai et al. 663 (MVJB 32543)	RH	SeGe	En – RE	
<i>Beauverdia vittata</i> (Griseb.) Herter	Cu	Legrand 3933 (MVM 1237)	RH	SeGe	En – RE	
<i>Ipheion recurvifolium</i> (C.H.Wright) Traub	Cu	–	RH, MH	SeGe	En – RE	
<i>Ipheion uniflorum</i> Raf.	Cu	Mai & Fernández 409 (MVJB 32757)	RH, MH	SeGe	En – RE	
<i>Nothoscordum bivalve</i> (L.) Britton var. <i>bivalve</i>	Cu	Mai 664 (MVJB 32545)	RH	SeGe	N	

Group / Family / Species name	Type record	Reference voucher	Veg. type	Life form	Origin	Status
<i>Nothoscordum montevidense</i> Beauverd subsp. <i>latitopalum</i> (Guagl.) Ravenna	Cu	Marchesi et al. <i>s.n.</i> (MVJB 32775)	RH	SeGe	N	
<i>Zephyranthes americana</i> (Hoffmanns.) Ravenna	Cu	Mai et al. 814 (MVJB 32548)	RH	SeGe	En – RE	
<i>Zephyranthes caerulea</i> (Griseb.) Traub	Hi (1907)	Berro 3703 (MVFA)	–	SeGe	N	
<i>Zephyranthes estensis</i> Ravenna	Cu	Del Puerto & Marchesi (MVFA 3402)	RH	SeGe	En – Uy	
<i>Zephyranthes tubispatha</i> (L'Hér.) Traub	Cu	Mai et al. 709 (MVJB 32547)	RH	SeGe	N	
Araceae Juss. (1)						
<i>Thaumatococcus undulatum</i> (Engl.) Sakur., Calazans & Mayo	Cu	–	MH	MoSh	N	
Arecaceae Bercht. & J.Presl (1)						
<i>Butia odorata</i> (Barb. Rodr.) Noblick	Cu	–	RH	Tree	En – RE	Pr
Asparagaceae Juss. (4)						
<i>Agave americana</i> L.	Cu	–	RH	MoSh	Ex	LC
<i>Asparagus asparagoides</i> Druce	Cu	Mai et al. 819 (MVJB 32558)	RH, MH	SeGe	Ex–IAS	
<i>Asparagus densiflorus</i> (Kunth) Jessop	Cu	Mai et al. 806 (MVJB 32557)	MH	EvDi	Ex–IAS	
<i>Yucca gloriosa</i> L.	Cu	–	RH	MoSh	Ex	
Bromeliaceae Juss. (1)						
<i>Dyckia remotiflora</i> A.Dietr.	Cu	Osten 4033 (MVM)	RH	EvRo	N	
Commelinaceae Mirb (1).						
<i>Commelina erecta</i> L.	Cu	Legrand 3852 (MVM)	MH	SeGe	N	LC
Cyperaceae Juss. (14)						
<i>Abildgaardia ovata</i> (Burm. f.) Kral	Cu	Lombardo 4444 (MVJB 11425)	HH	GrCa	N	
<i>Bulbostylis juncooides</i> (Vahl) Kük. ex Herter var. <i>juncooides</i>	Cu	Berro 3714 (MVFA)	HH	GrCa	N	
<i>Carex phalaroides</i> Kunth subsp. <i>phalaroides</i>	Cu	Arrillaga 459 (MVFA)	HH	GrCa	N	
<i>Carex vixidentata</i> (Kük.) G.A.Wheeler	Cu	Zabaleta et al. 284 (MVJB 32629)	HH	GrCa	N	Pr – LC
<i>Cyperus aggregatus</i> (Willd.) Endl.	Cu	Zabaleta et al. 295 (MVJB 32628)	HH	GrCa	N	
<i>Cyperus berroi</i> (C.B.Clarke) Barros	Hi 1948	Lombardo 4679 (MVJB)	HH	Ther	En – RE	Pr –
<i>Cyperus obtusatus</i> (J. Presl & C. Presl) Mattf. & Kük.	Cu	Zabaleta et al. 250 (MVJB 32618)	HH	GrDi	N	LC
<i>Cyperus polystachyos</i> Rottb.	Cu	Marchesi et al. <i>s.n.</i> (MVJB 32613)	HH	GrCa	N	LC
<i>Cyperus prolixus</i> Kunth	Cu	Osten 4025 (MVM)	HH	GrCa	N	
<i>Cyperus reflexus</i> Vahl	Cu	Zabaleta et al. 297 (MVJB 32615)	HH	GrCa	N	
<i>Cyperus rigens</i> J.Presl & C.Presl	Cu	Osten 4024 (MVM)	HH	GrCa	N	
<i>Eleocharis montevidensis</i> Kunth	Cu	Zabaleta et al. 281 (MVJB 32621)	HH	GrDi	N	Pr
<i>Fimbristylis dichotoma</i> (L.) Vahl var. <i>dichotoma</i>	Cu	Zabaleta & Mai 252 (MVJB 32631)	HH	Ther	Ex	LC
<i>Isolepis cernua</i> (Vahl) Roem. & Schult.	Cu	Zabaleta et al. 286 (MVJB 32619)	HH	Ther	N	LC
Hypoxidaceae R.Br. (1)						
<i>Hypoxis decumbens</i> L.	Cu	Legrand 3932 (MVM)	MH	GrCa	N	
Iridaceae Juss. (12)						
<i>Cypella herbertii</i> Herb.	Cu	Mai et al. 797 (MVJB 32642)	RH, MH	SeGe	N	
<i>Cypella osteniana</i> Beauverd	Cu	Mai et al. 920 (MVJB 33085)	RH	SeGe	En – Uy	Pr –
<i>Gelasine elongata</i> (Graham) Ravenna	Cu	Marchesi et al. (MVJB 33088)	RH	SeGe	N	EN
<i>Herbertia lahue</i> (Molina) Goldblatt subsp. <i>amoena</i> (Griseb.) Goldblatt	Cu	Mai & Pollero 923 (MVJB 33089)	RH, MH	SeGe	N	
<i>Herbertia pulchella</i> Sweet	Cu	Lombardo 2765 (MVJB)	RH, MH	SeGe	En – RE	
<i>Sisyrinchium avenaceum</i> Klatt	Cu	Arrillaga 465 (MVFA)	MH	GrCa	N	
<i>Sisyrinchium laxum</i> Otto ex Sims	Cu	Mai et al. 730 (MVJB 33086)	RH	Ther	N	

Group / Family / Species name	Type record	Reference voucher	Veg. type	Life form	Origin	Status
<i>Sisyrinchium micranthum</i> Cav.	Hi 1956	Arrillaga 432 (MVFA)	–	Ther	N	
<i>Sisyrinchium minutiflorum</i> Klatt	Cu	Mai et al. 918 (MVJB 33065)	RH	Ther	N	
<i>Sisyrinchium palmifolium</i> L.	Cu	Mai et al. 863 (MVJB 32739)	MH	GrCa	N	
<i>Sisyrinchium rosengurtii</i> I.M. Johnst.	Cu	Arechavaleta (MVM 18408)	MH	GrCa	En – RE	Pr
<i>Sisyrinchium scariosum</i> I.M. Johnst.	Cu	Lombardo (MVJB 2774)	RH	GrCa	N	
Juncaceae Juss. (4)						
<i>Juncus acutus</i> L.	Cu	Zabaleta et al. 302 (MVJB 32740)	RH	GrCa	N	LC
<i>Juncus capillaceus</i> Lam.	Cu	Zabaleta et al. 299 (MVJB 32741)	HH	GrCa	N	
<i>Juncus imbricatus</i> Laharpe	Cu	Zabaleta et al. 300 (MVJB 32742)	HH	GrCa	N	
<i>Juncus microcephalus</i> Kunth	Cu	Zabaleta et al. 301 (MVJB 32743)	HH	GrCa	N	
Orchidaceae Juss. (8)						
<i>Bipinnula gibertii</i> Rchb.f.	Cu	Osten 16875 (MVM)	RH	SeGe	En – RE	Pr
<i>Bipinnula montana</i> Arechav.	Cu	Osten 16876 (MVM)	RH	SeGe	En – RE	Pr
<i>Bipinnula penicillata</i> (Rchb. f.) Cisternas & Salazar	Cu	Mai et al. 695 (MVJB 32654)	RH	SeGe	N	
<i>Brachystele camporum</i> (Lindl.) Schltr.	Cu	Arrillaga et al. 2062 (MVFA)	RH	SeGe	N	
<i>Brachystele dilatata</i> (Lindl.) Schltr.	Cu	Marchesi & Izaguirre (MVFA 12239)	RH	SeGe	N	
<i>Habenaria montevidensis</i> Spreng.	Hi 1922	Osten 16844 (MVM)	–	SeGe	N	
<i>Skeptrostachys arechavaletanii</i> (Barb.Rodr.)	Cu	Rosengurt B-4446 (MVFA)	RH	SeGe	N	LC
<i>Skeptrostachys gigantea</i> (Cogn.) Garay	Cu	Arechavaleta 23 (MVFA)	RH	SeGe	N	
Poaceae Barnhart (82)						
<i>Agrostis montevidensis</i> Spreng. ex Nees	Cu	Arrillaga et al. 2075 (MVFA)	MH, RH	GrCa	N	
<i>Aira caryophyllea</i> L.	Cu	Lombardo 3520 (MVFA)	RH	Ther	Ex	
<i>Andropogon ternatus</i> (Spreng.) Nees	Cu	Mai et al. 719 (MVJB 32725)	RH	GrCa	N	
<i>Anthraenantia lanata</i> (Kunth) Benth.	Cu	–	RH	GrCa	N	
<i>Aristida filifolia</i> (Arechav.) Herter	Hi 1955	Rosengurt B-6410 (MVFA)	RH	GrCa	En – RE	
<i>Aristida murina</i> Cav.	Hi 1955	Rosengurt B-6405 (MVFA)	RH	GrCa	En – RE	
<i>Aristida pallens</i> Cav.	Hi 1973	Izaguirre & Laguardia s.n. (MVFA 12005)	–	GrCa	N	
<i>Aristida spegazzinii</i> Arechav.	Cu	Rosengurt B-6411 (MVFA)	RH	GrCa	N	
<i>Aristida teretifolia</i> Arechav.	Hi 1944	Rosengurt B-4671 (MVFA)	RH	GrCa	En – RE	
<i>Arundo donax</i> L.	Cu	–	MH	MoSh	Ex	LC
<i>Avena barbata</i> Pott ex Link	Cu	Marchesi & Mai s.n. (MVJB 33060)	MH	Ther	Ex	
<i>Bothriochloa laguroides</i> (DC.) Herter	Cu	Izaguirre & Laguardia (MVFA 12011)	MH, RH	GrCa	N	
<i>Briza maxima</i> L.	Cu	Mai et al. 909 (MVJB 33081)	MH, RH	Ther	Ex	
<i>Briza minor</i> L.	Cu	Mai et al. 919 (MVJB 33082)	MH, RH	Ther	Ex	
<i>Bromidium tandilense</i> (Kuntze) Rúgolo	Cu	Mai et al. 921_B (MVJB 33218)	RH	Ther	N	
<i>Bromus auleticus</i> Trin. ex Nees	Cu	Rosengurt B-6404 (MVFA)	MH	GrCa	N	
<i>Bromus catharticus</i> Vahl	Cu	Rosengurt B-6384 (MVFA)	MH	GrCa	N	
<i>Bromus hordeaceus</i> L.	Cu	–	MH	Ther	Ex	
<i>Cenchrus longisetus</i> M.C. Johnst.	Cu	Mai et al. 826 (MVJB 32702)	RH	GrDi	Ex	
<i>Chascolytrum brizoides</i> (Lam.) Essi, Longhi-Wagner & Souza-Chies	Cu	Mai et al. 720 (MVJB 32673)	MH	GrCa	N	
<i>Chascolytrum erectum</i> (Lam.) Desv	Cu	Rosengurt B-4527 (MVFA)	MH	GrCa	N	
<i>Chascolytrum rufum</i> J. Presl	Cu	Arechavaleta 404 (MVM)	MH	GrCa	N	
<i>Chascolytrum subaristatum</i> Desv.	Cu	Rosengurt B-6399 (MVFA)	MH	GrCa	N	
<i>Cinnagrostis alba</i> (J. Presl) P.M. Peterson, Soreng, Romasch. & Barberá var. <i>alba</i>	Cu	Rosengurt B-6396 (MVFA)	MH	GrCa	N	

Group / Family / Species name	Type record	Reference voucher	Veg. type	Life form	Origin	Status
<i>Cinnagrostis viridiflavescens</i> (Poir.) P.M. Peterson, Soreng, Romasch. & Barberá var. <i>montevidensis</i>	Cu	Mai et al. 827 (MVJB 32709)	MH	GrCa	N	
<i>Cortaderia selloana</i> (Schult. & Schult. f.) Asch. & Graebn.	Cu	–	MH	GrCa	N	
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	Cu	Zabaleta et al. <i>s.n.</i> (MVJB 33080)	MH	GrDi	Ex–IAS	
<i>Danthonia cirrata</i> Hack. & Arechav.	Cu	Rosengurtt 6388 (MVFA)	MH	GrCa	N	
<i>Danthonia montevidensis</i> Hack. & Arechav.	Cu	Rosengurtt 6408 (MVFA)	MH	GrCa	N	
<i>Danthonia rhizomata</i> Swallen	Hi 1955	Rosengurtt B-6387 (MVFA)	–	GrCa	En – RE	Pr
<i>Dichanthelium sabulorum</i> (Lam.) Gould & C.A. Clark	Cu	Rosengurtt B-6403 (MVFA)	MH	GrCa	N	
<i>Digitaria enodis</i> (Hack.) Parodi	Hi 1944	Rosengurtt B-9648 (MVFA)	–	GrCa	En – RE	
<i>Echinochloa polystachya</i> (Kunth) Hitchc. var. <i>spectabilis</i>	Cu	Marchesi et al. <i>s.n.</i> (MVJB 32696)	HG	GrDi	N	Pr
<i>Eleusine tristachya</i> (Lam.) Lam.	Cu	Mai et al. 809 (MVJB 32684)	MH	Ther	N	LC
<i>Elionurus muticus</i> (Spreng.) Kuntze	Cu	Rosengurtt B-6391 (MVFA)	RH	GrCa	N	
<i>Eragrostis lugens</i> Nees	Cu	Izaguirre & Laguardia (MVFA 11996)	MH	GrCa	N	
<i>Eragrostis neesii</i> Trin.	Cu	Mai et al. 758 (MVJB 32715)	RH	GrCa	N	
<i>Eragrostis polytricha</i> Nees	Cu	Mai et al. 875 (MVJB 33219)	RH	GrCa	N	
<i>Eragrostis purpurascens</i> (Spreng.) Schult.	Hi 1955	Rosengurtt B-4523 (MVFA)	–	GrCa	N	
<i>Eragrostis trichocolea</i> Hack. & Arechav.	Hi 1908	Berro 5041 (MVFA)	–	GrCa	N	
<i>Eustachys paspaloides</i> (Vahl) Lanza & Mattei ssp. <i>caribaea</i> (Spreng.) Nowack	Cu	Rosengurtt B-4677 (MVFA)	RH	GrCa	N	
<i>Festuca bromoides</i> L.	Cu	Rosengurtt B-6402 (MVFA)	RH	Ther	Ex	
<i>Festuca</i> sp.	Cu	–	RH	Ther	–	
<i>Gymnopogon grandiflorus</i> Roseng., B.R. Arrill. & Izag.	Hi 1973	Izaguirre & Laguardia (MVFA 12008)	–	GrCa	N	
<i>Holcus lanatus</i> L.	Cu	Zabaleta et al. 359 (MVJB 33083)	HG	Ther	Ex	
<i>Jarava juncoides</i> (Speg.) Peñailillo	Hi 1955	Rosengurtt B-6397 (MVFA)	–	GrCa	N	Pr
<i>Jarava plumosa</i> (Spreng.) S.W.L. Jacobs & J. Everett	Cu	Mai et al. 840 (MVJB 32718)	MH	GrCa	N	
<i>Lolium multiflorum</i> Lam.	Cu	Mai et al. 908 (MVJB 33084)	MH	Ther	Ex	
<i>Louisiella elephantipes</i> (Nees ex Trin.) Zuloaga	Cu	Marchesi et al. <i>s.n.</i> (MVJB 33220)	HG	GrDi	N	
<i>Melica brasiliana</i> Ard.	Cu	Montoro <i>s.n.</i> (MVFA)	MH, RH	GrCa	N	
<i>Nassella filiculmis</i> (Delile) Barkworth	Cu	Rosengurtt B-6395 (MVFA)	MH	GrCa	N	
<i>Nassella melanosperma</i> (J. Presl) Barkworth	Cu	Rosengurtt B-6398 (MVFA)	MH	GrCa	N	
<i>Nassella pauciciliata</i> (Roseng. & Izag.) Barkworth	Cu	Marchesi (MVFA 7290)	MH	GrCa	En – Uy	Pr
<i>Panicum bergii</i> Arechav. var. <i>bergii</i>	Cu	Mai et al. 846 (MVJB 32700)	MH	GrCa	N	
<i>Panicum capillare</i> L.	Cu	Mai et al. 762	MH	Ther	Ex	
<i>Panicum gounii</i> E. Fourn.	Cu	Mai et al. 847 (MVJB 32712)	MH	GrDi	N	
<i>Panicum racemosum</i> (P. Beauv.) Spreng.	Cu	Rosengurtt B 6382 (MVFA)	MH	GrDi	N	
<i>Parapholis incurva</i> (L.) C.E. Hubb.	Cu	Mai et al. 415 (MVJB 415)	RH	Ther	Ex	
<i>Paspalum urvillei</i> Steud.	Cu	Mai et al. 876 (MVJB 33222)	MH	GrCa	N	
<i>Paspalum plicatulum</i> Michx.	Cu	Rosengurtt B-4676-1/2 (MVFA)	RH	GrCa	N	LC
<i>Paspalum pumilum</i> Nees.	Cu	Marchesi et al. <i>s.n.</i> (MVJB 32682)	HH	GrCa	N	
<i>Paspalum vaginatum</i> Sw.	Cu	Mai et al. 848 (MVJB 32701)	RH, HG	GrDi	N	LC
<i>Piptochaetium confusum</i> Parodi	Hi 1955	Rosengurtt 6400 (MVFA)	–	GrCa	En – RE	
<i>Piptochaetium montevidense</i> (Spreng.) Parodi	Cu	Mai et al. 724 (MVJB 32690)	MH	GrCa	N	
<i>Poa lanigera</i> Nees	Cu	Rosengurtt B-6394 (MVFA)	RH	GrCa	N	LC
<i>Poa ligularis</i> Nees ex Steud. var. <i>resinulosa</i> (Nees ex Steud.) Fernández Pepi & Giussani	Cu	Rosengurtt B-6394 b (MVFA)	RH	GrCa	N	
<i>Polypogon elongatus</i> Kunth var. <i>elongatus</i>	Cu	Mai et al. 917 (MVJB 33216)	RH	GrCa	N	
<i>Polypogon imberbis</i> (Phil.) Johow	Cu	Rosengurtt B-6403 (MVFA)	HG	GrCa	N	

Group / Family / Species name	Type record	Reference voucher	Veg. type	Life form	Origin	Status
<i>Polypogon maritimus</i> Willd.	Cu	Mai et al. 921 (MVJB 33223)	RH	Ther	Ex	
<i>Rostraria cristata</i> (L.) Tzvelev	Cu	–	MH, RH	Ther	Ex	
<i>Schizachyrium microstachyum</i> (Desv. ex Ham.) Roseng., B.R. Arrill. & Izag.	Hi 1903	Arechavaleta (MVM 4251)	–	GrCa	N	
<i>Schizachyrium salzmännii</i> var. <i>aristatum</i> (Hack.) Peichoto	Cu	Rosengurt B-6402 (MVFA)	RH	GrCa	N	
<i>Schizachyrium spicatum</i> (Spreng.) Herter	Cu	Izaguirre y Laguardia (MVFA 11997)	RH	GrCa	N	
<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguelen var. <i>parviflora</i>	Cu	Mai et al. 860 (MVJB 32711)	MH	GrCa	N	LC
<i>Setaria vaginata</i> Spreng.	Cu	Del Puerto 3072 (MVFA)	RH	GrCa	N	
<i>Sorghastrum pellitum</i> (Hack.) Parodi	Cu	Rosengurt B-6389 (MVFA)	MH, RH	GrCa	N	
<i>Sporobolus coarctatus</i> (Trin.) P.M. Peterson & Saarela	Cu	Rosengurt B-4445 (MVFA)	HG	GrCa	N	
<i>Sporobolus densiflorus</i> (Brongn.) P.M. Peterson & Saarela	Cu	Rosengurt B-4436 (MVFA)	HG	GrDi	N	
<i>Sporobolus indicus</i> R.Br.	Cu	Arrillaga 442 (MVFA)	HG	GrCa	N	LC
<i>Stenotaphrum secundatum</i> (Walter) Kuntze	Cu	Mai & Rodríguez-Tricot 934 (MVJB 33211)	MH, HH	GrDi	N	LC
<i>Trachypogon spicatus</i> Kuntze	Cu	Mai et al. 868 (MVJB 32693)	RH, MH	GrCa	N	
Thyphaceae Juss. (1)						
<i>Typha domingensis</i> Pers.	Cu	–	HH	SeGe	N	LC
Xanthorrhoeaceae Dumort. (1)						
<i>Aloe arborescens</i> Mill.	Cu	–	MH	MoSh	Ex	LC
Eudicotyledoneae						
Acanthaceae Juss. (2)						
<i>Dicliptera squarrosa</i> Nees	Cu	Berro 3748 (MVFA)	MH	EvDi	N	
<i>Stenandrium dulce</i> (Cav.) Nees	Cu	Mai 608 (MVJB 32540)	RH	EvRo	N	
Aizoaceae Martinov (2)						
<i>Carpobrotus edulis</i> N.E.Br.	Cu	–	RH, MH	EvDi	Ex–IAS	
<i>Tetragonia tetragonoides</i> (Pall.) Kuntze	Cu	Arechavaleta (MVM 5143)	HG	Ther	Ex	
Amaranthaceae Juss. (6)						
<i>Alternanthera philoxeroides</i> (Mart.) Griseb.	Cu	Fernández et al. <i>s.n.</i> (MVJB 32542)	HH	SeGe	N	
<i>Atriplex prostrata</i> Boucher ex DC.	Cu	Mai et al. 807 (MVJB 32735)	HG	Ther	N	
<i>Gomphrena perennis</i> L.	Cu	Marchesi 653 (MVFA)	MH	SeXy	N	
<i>Pfaffia gnaphaloides</i> Mart.	Cu	Marchesi 643 (MVFA)	RH	SeXy	N	
<i>Pfaffia tuberosa</i> (Moq. ex DC.) Hicken	Cu	Marchesi 7302 (MVFA)	MH	SeXy	N	
<i>Salicornia ambigua</i> Michx.	Cu	Mai et al. 857 (MVJB 32541)	RH	Suff	N	
Anacardiaceae R. Br. (2)						
<i>Schinus engleri</i> F.A. Barkley var. <i>uruguayensis</i> F.A. Barkley	Cu	Lombardo 10965 (MVFA)	MH	Shru	N	
<i>Schinus weinmannifolius</i> Engl.	Cu	Rosengurt B-4688 (MVFA)	MH	Suff	N	
Apiaceae Lindl. (9)						
<i>Apium prostratum</i> Labill.	Cu	Del Puerto 3869 (MVFA)	RH	Ther	N	Pr
<i>Bowlesia incana</i> Ruiz & Pav.	Cu	Mai et al. 665 (MVJB 32553)	RH	Ther	N	
<i>Eryngium aff. paniculatum</i> Cav. & Delaroché	Cu	Arrillaga 2071 (MVFA)	MH	EvRo	En – RE	
<i>Eryngium elegans</i> Cham. & Schltl.	Cu	Mai et al. 832 (MVJB 32551)	MH	EvRo	N	
<i>Eryngium horridum</i> Malme	Cu	Arrillaga et al. 2064 (MVFA)	MH	EvRo	N	
<i>Eryngium nudicaule</i> Lam.	Cu	Mai et al. 687 (MVJB 32554)	MH	EvRo	N	
<i>Eryngium sanguisorba</i> Cham. & Schltl.	Cu	Del Puerto & Marchesi (MVFA 3404)	RH, MH	EvEr	N	
<i>Hydrocotyle bonariensis</i> Lam.	Cu	Mai et al. 837 (MVJB 32552)	RH	EvDi	N	LC
<i>Lilaeopsis brasiliensis</i> (Glaz.) Affolter	Cu	Mai et al. 777 (MVJB 32555)	HH	'SeGe'	N	
Asclepiadaceae Borkh. (7)						
<i>Asclepias mellodora</i> A.St.-Hil.	Hi 1963	Marchesi 710 (MVFA)	–	SeXy	N	

Group / Family / Species name	Type record	Reference voucher	Veg. type	Life form	Origin	Status
<i>Mandevilla petraea</i> (A. St.-Hil.) Pichon	Hi 1907	Berro 3662 (MVFA)	–	SeXy	N	
<i>Oxypetalum arnotianum</i> H. Buek	Hi 1967	Marchesi (MVFA 7293)	–	SeXy	N	
<i>Oxypetalum marchesii</i> C. Ezcurra & A. González	Cu	Lombardo et al. 10952 (MVFA)	RH, MH	EvDi	En – Uy	VU
* <i>Oxypetalum nigricans</i> (Decne.) Liede & Meve	Hi [1903]	Arechavaleta 2529 (MVM)	–	SeXy	En – Uy	
<i>Oxypetalum pannosum</i> Decne.	Hi 1963	Marchesi 667 (MVFA)	–	EvDi	N	
<i>Oxypetalum tomentosum</i> Wight ex Hook. & Arn.	Cu	Marchesi (MVFA 7292)	RH, MH	EvDi	N	
Asteraceae Bercht. & J. Presl (82)						
<i>Acanthospermum australe</i> (Loefl.) Kuntze	Cu	Mai et al. 815 (MVJB 32576)	RH, MH	Ther	N	
<i>Acanthostyles buniifolius</i> (Hook. & Arn.) R.M. King & H. Rob.	Cu	Arechavaleta s.n. (MVM)	MH	Shru	N	
<i>Achyrocline flaccida</i> DC.	Cu	Mai et al. 816 (MVJB 32575)	RH	EvEr	N	
<i>Achyrocline satureioides</i> (Lam.) DC.	Cu	Del Puerto & Marchesi (MVFA 3424)	MH	EvEr	N	
<i>Acmella decumbens</i> (Sm.) R.K.Jansen	Cu	Marchesi 638 (MVFA)	RH, MH	EvDi	N	
<i>Aldama nudicaulis</i> (Baker) E.E.Schill. & Panero	Cu	Izaguirre & Marchesi (MVFA 12237)	RH, MH	EvDi	En – RE	Pr
<i>Aspilia montevidensis</i> (Spreng.) Kuntze	Cu	Osten 17071 (MVM)	RH, MH	EvDi	N	
<i>Baccharis aliena</i> (Spreng.) Joch.Müll.	Hi 1956	Arrillaga 454 (MVFA)	–	Shru	N	
<i>Baccharis arenaria</i> Baker	Hi 1956	Arrillaga 430 (MVFA)	–	Suff	En – RE	
<i>Baccharis articulata</i> Pers.	Cu	Osten 3888 (MVM)	RH	Suff	N	
<i>Baccharis cultrata</i> Baker	Cu	Arechavaleta 3104 (MVM)	VDA	Suff	N	
<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.	Cu	Mai et al. 820 (MVJB 32569)	MH	Shru	N	
<i>Baccharis gnaphalioides</i> Spreng.	Hi 1942	Lombardo 6202 (MVJB)	–	EvDi	En – RE	
<i>Baccharis microdonta</i> DC.	Cu	Rosengurt B-4347 (MVM 11067, MVFA)	MH	Shru	N	
<i>Baccharis ochracea</i> Spreng.	Hi 1907	Berro 3584 (MVFA)	–	Suff	N	
<i>Baccharis patens</i> Baker	Cu	Del Puerto & Codina (MVFA 9309)	RH	Suff	En – RE	
<i>Baccharis sessiliflora</i> Vahl	Cu	Arechavaleta s.n. (MVM 20900)	RH	Suff	N	
<i>Baccharis spicata</i> (Lam.) Baill.	Cu	Mai et al. 822 (MVJB 32577)	RH, MH	Shru	N	
<i>Baccharis trimera</i> (Less.) DC.	Cu	Mai et al. 823 (MVJB 32573)	MH	Suff	N	
<i>Baccharis vulneraria</i> Baker	Hi 1942	Lombardo s.n. (MVJB 7491)	–	Suff	N	
<i>Bidens pilosa</i> L.	Cu	Fernandez et al. s.n. (MVJB 32756)	VDA	Ther	N	
<i>Calea uniflora</i> Less.	Cu	Del Puerto 3865 (MVFA)	MH	SeXy	N	
<i>Carduus pycnocephalus</i> L.	Cu	Mai et al. 824 (MVJB 32571)	MH	Ther	Ex	
<i>Chaptalia exscapa</i> (Pers.) Baker	Cu	Lombardo 6252 (MVJB)	RH	EvRo	N	
<i>Chaptalia integerrima</i> (Vell.) Burkart	Cu	Rosengurt B-4686 (MVFA)	MH	EvRo	N	
<i>Chaptalia sinuata</i> (Less.) Baker	Cu	Mai 603 (MVJB 32601)	RH	EvRo	N	
<i>Chevreulia sarmentosa</i> (Pers.) S.F. Blake	Cu	Fernández et al. s.n. (MVJB 32606)	MH	EvDi	N	
<i>Chromolaena caaguazuensis</i> (Hieron.) R.M. King & H. Rob.	Hi 1948	Lombardo 6093 p.p. (MVJB 10362)	MH	SeXy	N	
<i>Chromolaena hirsuta</i> (Hook. & Arn.) R.M.King & H.Rob.	Cu	Berro 5036 (MVFA)	MH	SeXy	N	
<i>Chromolaena squarrolosa</i> (Hook. & Arn.) R.M.King & H.Robinson	Cu	Berro 5035 (MVFA)	MH	SeXy	N	
<i>Chrysolaena flexuosa</i> (Sims) H. Rob.	Cu	Marchesi s.n. (MVFA 7391)	MH	SeXy	N	
<i>Coleostephus myconis</i> (L.) Cass.	Cu	Arrillaga 457 (MVFA)	VDA	Ther	Ex–IAS	

Group / Family / Species name	Type record	Reference voucher	Veg. type	Life form	Origin	Status
<i>Conyza blakei</i> (Cabrera) Cabrera	Cu	Berro 5042 (MVFA)	VDA	EvEr	N	
<i>Conyza primulifolia</i> (Lam.) Cuatrec. & Lourteig	Hi 1907	Berro 3595 (MVFA)	–	EvEr	N	
<i>Conyza sumatrensis</i> (Retz.) E. Walker var. <i>sumatrensis</i>	Cu	Mai et al. 873 (MVJB 32587)	VDA	Ther	N	
<i>Criscia stricta</i> (Spreng.) L.Katinas	Cu	Marchesi 630 (MVFA)	MH	EvRo	En – RE	
<i>Delairea odorata</i> Lem.	Cu	Mai & Rodríguez-Tricot (MVJB 33212)	VDA	Vein	Ex	
<i>Eclipta elliptica</i> DC.	Cu	Mai et al. 711 (MVJB 32593)	RH	EvDi	N	
<i>Eclipta prostrata</i> (L.) L.	Cu	Marchesi et al. s.n. (MVJB 32589)	HH	Ther	N	LC
<i>Facelis retusa</i> Sch.Bip.	Cu	Arrillaga 421 (MVFA)	MH, RH	Ther	N	
<i>Gamochaeta americana</i> (Mill.) Wedd.	Cu	Lombardo 2103 (MVJB)	RH	EvEr	N	
<i>Gamochaeta argentina</i> Cabrera	Cu	Arrillaga 423 (MVFA)	RH	Ther	N	
<i>Gamochaeta filaginea</i> (DC.) Cabrera	Cu	Fernández et al. s.n. (MVJB 32586)	RH, MH	Ther	N	
<i>Grazielia brevipetiolata</i> R.M.King & H.Rob.	Cu	Osten 3887 (MVM)	RH	Suff	En – Uy	Pr
<i>*Gyptis commersonii</i> Cass.	Hi 1899	Berro 5037 (MVFA)	–	SeXy	N	
<i>*Gyptis tanacetifolia</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) D.J.N. Hind & Flann	Hi 1969	Marchesi 7299 (MVFA)	–	SeXy	N	
<i>Hatschbachia tweediana</i> (Hook. & Arn.) R.M. King & H. Rob.	Cu	Lombardo 7488 (MVJB)	RH	Suff	N	
<i>Helminthotheca echioides</i> (L.) Holub	Cu	Mai et al. 835 (MVJB 32598)	RH, MH	Ther	Ex	
<i>Hieracium commersonii</i> Monnier	Cu	Legrand 3927 (MVM)	MH	‘EvEr’	N	
<i>Hieracium palezieuxii</i> Zahn	Cu	Mai et al. 836 (MVJB 32579)	MH	‘EvEr’	N	
<i>Holochilus brasiliensis</i> (L.) Cabrera	Cu	Del Puerto & Marchesi (MVFA 5224)	MH	‘EvEr’	N	
<i>Hypochaeris megapotamica</i> Cabrera	Cu	Fernandez et al. s.n. (MVJB 32603)	MH, RH	‘SeGe’	N	
<i>Hypochaeris radicata</i> L.	Cu	Mai et al. 713 (MVJB 32583)	MH	EvRo	Ex	
<i>Hypochaeris rosgurttii</i> Cabrera	Cu	Marchesi 657 (MVFA)	MH	EvRo	En – RE	
<i>Lessingianthus plantaginodes</i> (Less.) H. Rob.	Cu	Rosengurt B-4438 (MVFA)	MH	Suff	N	
<i>Lucilia acutifolia</i> Cass.	Cu	Arechavaleta s.n. (MVM)	MH	EvEr	N	
<i>Lucilia nitens</i> Less.	Cu	Mai et al. 842 (MVJB 32580)	MH	EvDi	N	
<i>Micropsis spathulata</i> (Pers.) Cabrera	Cu	Mai et al. 714 (MVJB 32591)	RH, MH	Ther	N	
<i>Neja filiformis</i> (Spreng.) Nees	Cu	Arrillaga et al. 2073 (MVFA)	RH	Suff	N	
<i>Noticastrum gnaphalioides</i> (Baker) Cuatrec.	Cu	Izaguirre & Laguardia (MVFA 11995)	RH, MH	EvDi	N	
<i>Panphalea commersonii</i> Cass.	Cu	Mai et al. 715 (MVJB 32599)	MH	SeGe	N	
<i>Panphalea heterophylla</i> Less.	Hi 1937	Lombardo 3148 (MVJB 11024)	–	Ther	En – RE	
<i>Podocoma hieracifolia</i> (Poir.) Cass.	Cu	Del Puerto & Marchesi (MVFA 3436)	MH	‘EvRo’	N	
<i>Porophyllum brevifolium</i> (Hook. & Arn.) Malme	Cu	Berro 3592 (MVFA)	RH	Suff	En – Uy	Pr
<i>Pseudognaphalium cheiranthifolium</i> (Lam.) Hilliard & B.L.Burt	Cu	Mai et al. 853 (MVJB 32574)	RH	EvEr	N	
<i>Pseudognaphalium gaudichaudianum</i> (DC.) Anderb.	Cu	Mai et al. 813 (MVJB 32584)	MH	Ther	N	
<i>Pseudognaphalium leucocephalum</i> (Cabrera) Anderb.	Hi 1944	Rosengurt B-5726 (MVFA)	–	EvEr	N	
<i>Pterocaulon alopecuroides</i> (Lam.) DC.	Cu	Mai et al. 854 (MVJB 32581)	RH	‘EvEr’	N	
<i>Pterocaulon balansae</i> Chodat	Cu	Lombardo 5511 (MVJB)	VDA	‘EvEr’	N	
<i>Schlechtendalia luzulaefolia</i> Less.	Cu	Berro 3595 (MVFA)	MH	GrCa	N	Pr
<i>Senecio brasiliensis</i> (Spreng.) Less. var. <i>incanus</i> Baker	Hi 1947	Cabrera (MVM 13534)	–	Suff	N	
<i>Senecio heterotrichus</i> DC.	Hi 1937	Lombardo 2041 (MVJB)	–	Ther	N	
<i>Senecio ostenii</i> Mattf. var. <i>balaenicus</i> Cabrera	Cu	Lombardo et al. 10953 (MVFA)	RH	EvEr	En – PB	Pr
<i>Senecio selloi</i> DC.	Cu	Mai et al. 915 (MVJB 33064)	MH	Ther	En – RE	
<i>Senecio viravira</i> Hieron.	Hi 1907	Berro 846 (MVFA)	–	Suff	N	
<i>Sommerfeltia spinulosa</i> Less.	Cu	Berro 5054 (MVFA)	RH	Suff	N	Pr
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	Cu	Mai et al. 865 (MVJB 32578)	MH	Ther	Ex	

Group / Family / Species name	Type record	Reference voucher	Veg. type	Life form	Origin	Status
<i>Stenachaenium megapotamicum</i> (Spreng.) Baker	Cu	Osten 16846 (MVM)	RH, MH	EvDi	N	
<i>Stevia congesta</i> Hook. & Arn.	Cu	Lombardo 6250 (MVJB)	MH	SeGe	En – Uy	Pr
<i>Stevia multiristata</i> Spreng.	Cu	Mai et al. 867 (MVJB 32609)	MH	SeGe	N	
<i>Trichocline incana</i> Cass.	Cu	Marchesi 618 (MVFA)	RH	EvRo	N	Pr
<i>Urospermum picroides</i> (L.) F.W.Schmidt	Cu	Mai et al. 907 (MVJB 33091)	RH	Ther	Ex	
Boraginaceae Juss. (1)						
<i>Echium plantagineum</i> L.	Cu	Reus 10962 (MVFA)	MH	Ther	Ex	
Brassicaceae Burnett (2)						
<i>Cakile maritima</i> Scop.	Cu	Lombardo 2375 (MVJB 12318)	HG	Ther	Co	
<i>Lepidium bonariense</i> L.	Cu	Berro 3622 (MVFA)	RH	Ther	N	
Cactaceae Juss. (14)						
<i>Cereus uruguayanus</i> R. Kiesling	Cu	Osten 6506 (MVM)	NF	CaCo	En – RE	LC
<i>Fraila pygmaea</i> (Speg.) Britton & Rose	Cu	Mai 930 (MVJB 33070)	RH	CaDe	En – RE	LC
<i>Gymnocalycium hyptiacanthum</i> (Lem.) Britton & Rose	Cu	Mai et al. 689 (MVJB 32726)	RH	CaDe	En – RE	LC
<i>Opuntia archavaletae</i> Speg.	Cu	Osten 16871 (MVM)	RH	CaCl	N	LC
<i>Opuntia aurantiaca</i> Lindl.	Cu	Nyffeler and Eggli 1446 (MVJB 22375)	RH	CaCl	En – RE	LC
<i>Opuntia elata</i> Salm-Dyck	Cu	–	NF	CaCl	N	LC
<i>Opuntia megapotamica</i> Arechav.	Cu	–	NF	CaCl	N	LC
<i>Parodia concinna</i> (Monv.) N.P.Taylor	Cu	Osten 16838 (MVM)	RH	CaDe	En – RE	VU
<i>Parodia erinacea</i> (Haw.) N.P. Taylor	Cu	Osten 16840 (MVM)	RH	CaGl	N	LC
* <i>Parodia mammulosa</i> (Lem.) N.P.Taylor	Hi 1964	Marchesi CH 152 (MVFA)	RH	CaGl	En – RE	LC
<i>Parodia ottonis</i> (Lehm.) N.P.Taylor	Cu	Osten 16839 (MVM)	RH	CaGl	N	VU
<i>Parodia scopia</i> (Spreng.) N.P.Taylor	Cu	Legrand 3153 (MVM)	RH	CaGl	En – RE	VU
<i>Parodia sellowii</i> (Link & Otto) D.R. Hunt	Cu	Mai & Pollero 925 (MVJB 33071)	RH	CaGl	En – RE	VU
<i>Parodia tabularis</i> (Cels ex Rümpler) D.R.Hunt	Cu	Marchesi CH 149 (MVFA)	RH	CaGl	En – PB	Pr
Campanulaceae Juss (2).						
<i>Triodanis perfoliata</i> (L.) Nieuwl. var. <i>biflora</i>	Hi 1963	Marchesi 633 (MVFA)	–	Ther	N	
<i>Wahlenbergia linarioides</i> (Lam.) A. DC.	Cu	Mai et al. 690 (MVJB 32563)	RH, MH	SeXy	N	
Cannabaceae Martinov (1)						
<i>Celtis spinosa</i> Spreng.	Cu	Mai et al. 825 (MVJB 32564)	NF	Shru	N	LC
Caryophyllaceae Juss. (9)						
<i>Cerastium commersonianum</i> Ser. ex DC.	Hi 1899	Osten 3876 (MVM)	RH	Ther	N	
<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	Hi 1922	Osten 17070 (MVM)	RH	Ther	Ex	
<i>Paronychia setigera</i> (Gillies) F. Herm.	Cu	Fernández et al. <i>s.n.</i> (MVJB 32732)	RH	EvDi	N	
<i>Polycarpon tetraphyllum</i> (L.) L.	Cu	Mai et al. 718 (MVJB 32733)	RH, MH	Ther	Ex	
<i>Sagina apetala</i> Ard.	Cu	Brussa & Brussa (MVJB 31899)	RH	Ther	Ex	
<i>Silene gallica</i> L.	Cu	Masciadri <i>s.n.</i> (MVJB 27203)	RH	Ther	Ex–IAS	
<i>Spergula grandis</i> Pers.	Cu	Rosengurt B 6407 (MVFA)	RH	SeGe	N	
<i>Spergula salina</i> (J.Presl & C.Presl) D.Dietr.	Cu	Mai et al. 668 (MVJB 32734)	RH, HG	Ther	Co	
<i>Spergularia rupestris</i> Cambess.	Cu	Rosengurt B 4448 (MVFA)	RH	Suff	En – Uy	Pr
Cistaceae Juss. (1)						
<i>Crocanthemum brasiliense</i> (Lam.) Spach	Cu	Mai et al. 796 (MVJB 32565)	MH	EvEr	N	
Convolvulaceae Juss (7).						
<i>Convolvulus hermanniae</i> L'Hér.	Cu	Del Puerto & Marchesi (MVFA 3403)	MH	Vein	N	
<i>Convolvulus sepium</i> L. ssp. <i>americana</i> (Sims) Brummitt	Cu	–	HH	Vein	Ex	
<i>Dichondra sericea</i> Sw.	Cu	Zabaleta et al. 356 (MVJB 33092)	RH, MH	EvDi	N	
<i>Evolvulus sericeus</i> Sw.	Cu	Mai et al. 801 (MVJB 32566)	MH	EvDi	N	
<i>Ipomoea cairica</i> (L.) Sweet	Cu	Mai et al. 838 (MVJB 32730)	MH	Vein	N	LC

Group / Family / Species name	Type record	Reference voucher	Veg. type	Life form	Origin	Status
<i>Ipomoea indica</i> (Burm.) Merr.	Cu	Mai et al. 839 (MVJB 32731)	MH	Vein	N	
<i>Ipomoea platensis</i> Ker-Gawl.	Cu	Mai & Pollero 926 (MVJB 33093)	HG	Vein	N	
Crassulaceae J. St.-Hil. (2)						
<i>Crassula caudiculata</i> Bacigalupo & Rossow	Cu	Mai et al. 669 (MVJB 32568)	RH	Ther	En – RE	Pr
<i>Crassula drummondii</i> (Torr. & A.Gray) Fedde	Cu	Mai et al. 471 (MVJB 32567)	RH	Ther	N	
Euphorbiaceae Juss. (6)						
<i>Croton chamaepitys</i> Baill.	Hi 1944	Rosengurt B 4691 (MVFA)	–	Suff	En – Uy	Pr
<i>Croton lanatus</i> Lam.	Cu	Lombardo 2537 (MVJB 9333)	RH	Suff	N	
<i>Croton nitrarifolius</i> Baill.	Cu	Arechavaleta s.n. (MVM 5177)	RH	Suff	En – RE	Pr
<i>Euphorbia caespitosa</i> Lam.	Hi 1956	Arrillaga 446 (MVFA)	–	Suff	N	
<i>Euphorbia klotzschii</i> Oudejans	Cu	Mai et al. 833 (MVJB 32737)	RH	Ther	N	
<i>Manihot grahamii</i> Hook.	Cu	Mai et al. 843 (MVJB 32738)	NF	Tree	N	
Fabaceae Lindl. (26)						
<i>Adesmia punctata</i> (Poir.) DC. var. <i>punctata</i>	Cu	Lombardo 2599 (MVJB 12748)	MH	EvDi	N	
<i>Centrosema virginianum</i> (L.) Benth.	Hi 1907	Arechavaleta (MVM 5592)	–	Vein	N	
<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd.	Cu	Marchesi 623 (MVFA)	MH	EvEr	N	LC
<i>Galactia marginalis</i> Benth.	Cu	Zabaleta et al. 294 (MVJB 32639)	RH	EvDi	N	
<i>Genista monspessulana</i> (L.) L.A.S. Johnson	Cu	Praderi s.n. (MVM)	MH	Shru	Ex	
<i>Lathyrus crassipes</i> Gillies ex Hook. & Arn.	Cu	Marchesi et al. (MVJB 33061)	RH	Ther	N	
<i>Lathyrus nervosus</i> Lam.	Cu	Osten 3972 (MVM)	MH	EvDi	N	
<i>Lathyrus subulatus</i> Lam.	Cu	Arechavaleta s.n. (MVM)	MH	SeXy	N	
<i>Lupinus bracteolaris</i> Desr. var. <i>bracteolaris</i>	Cu	Mai & Pollero 928 (MVJB 33094)	RH	Ther	En – RE	
<i>Lupinus gibertianus</i> C.P.Sm.	Cu	Osten 16848 (MVM)	MH	Ther	N	
<i>Lupinus multiflorus</i> Desr.	Cu	Osten 3988 (MVM)	MH	EvEr	N	
<i>Macroptilium prostratum</i> (Benth.) Urb.	Hi 1922	Osten 16864 (MVM)	–	EvDi	N	
<i>Medicago minima</i> (L.) Bartal. var. <i>minima</i>	Cu	Marchesi et al. (MVJB 33096)	MH	Ther	Ex	
<i>Medicago truncatula</i> Gaertn.	Hi 1965	Del Puerto & Marchesi (MVFA 5227)	MH	Ther	Ex	LC
<i>Mimosa amphigena</i> Burkart var. <i>trachycarpoides</i> Burkart	Cu	Lombardo (MVJB 12676)	RH	Suff	En – Uy	Pr
<i>Mimosa ramulosa</i> Benth.	Cu	Lombardo (MVJB 12706)	RH	Shru	En – RE	
<i>Mimosa reptans</i> Benth.	Cu	Osten 17100 (MVM)	RH	Suff	En – RE	Pr
<i>Psoralea pinnata</i> L. var. <i>speciosa</i> Harv.	Cu	–	VDA	Shru	Ex	
<i>Racosperma longifolium</i> (Andrews) Pedley	Cu	–	MH	Shru	Ex–IAS	
<i>Rhynchosia bicentrica</i> B.L. Turner	Cu	Arechavaleta (MVM 5564)	MH	EvDi	N	
<i>Rhynchosia corylifolia</i> Mart. ex Benth.	Hi 1948	Lombardo (MVJB 12878)	MH	EvDi	N	
<i>Rhynchosia senna</i> Gillies ex Hook. var. <i>senna</i>	Cu	–	MH	EvDi	N	LC
<i>Spartium junceum</i> L.	Cu	–	VDA	Shru	Ex–IAS	
<i>Trifolium subterraneum</i> L.	Cu	Zabaleta & Mendoza 187 (MVJB 32774)	MH	Ther	Ex	LC
<i>Ulex europaeus</i> L.	Cu	Mai et al. 905 (MVJB 33095)	MH	Suff	Ex–IAS	LC
<i>Vicia benghalensis</i> L.	Cu	Zabaleta et al. 355 (MVJB 33097)	VDA	Ther	Ex	
Gentianaceae Juss. (1)						
<i>Centaurium pulchellum</i> (Sw.) Druce	Cu	Marchesi 615 (MVFA)	MH	Ther	Ex	LC
Heliotropiaceae Schrad (1).						
<i>Heliotropium curassavicum</i> L.	Cu	Rosengurt B-4435 (MVM 8403)	HG	EvDi	N	LC
Hypericaceae Juss. (2)						
<i>Hypericum connatum</i> Lam.	Cu	Berro 3729 (MVFA)	NF	EvEr	N	
<i>Hypericum piriari</i> Arechav.	Hi 1956	Arrillaga 420 (MVFA)	–	EvEr	En – RE	Pr
Lamiaceae Martinov (4)						
<i>Glechom marifolia</i> Benth.	Cu	Berro 5039 (MVFA)	MH	EvDi	N	
<i>Salvia procurrens</i> Benth.	Cu	–	RH	EvDi	N	
<i>Teucrium cubense</i> Jacq.	Hi 1963	Marchesi 665 (MVFA)	–	EvEr	N	

Group / Family / Species name	Type record	Reference voucher	Veg. type	Life form	Origin	Status
<i>Teucrium vesicarium</i> Mill.	Cu	Mai et al. 565 (MVJB 32643)	HG	SeGe	N	
Linaceae DC. ex Perleb (1)						
<i>Cliococca selaginoides</i> (Lam.) C.M.Rogers & Mildner	Cu	Nyffeler and Eggly 25063 (MVJB 25063)	RH	EvDi	N	
Loasaceae Juss. (1)						
<i>Blumenbachia insignis</i> Schrad.	Hi 1956	Arrillaga 451 (MVFA)	–	Ther	N	
Lythraceae J. St.-Hil. (1)						
<i>Cuphea glutinosa</i> Cham. & Schltdl.	Cu	Arechavaleta s.n. (MVM)	MH	EvEr	N	
Malvaceae Juss. (7)						
<i>Abutilon terminale</i> (Cav.) A.St.-Hil.	Cu	Marchesi 642 (MVFA)	MH	Suff	N	
<i>Krapovickasia flavescens</i> (Cav.) Fryxell	Cu	Reus s.n. (MVFA 10963)	RH, MH	EvDi	N	
<i>Modiola caroliniana</i> (L.) G.Don	Cu	Mai et al. 671 (MVJB 32647)	RH	EvDi	N	
<i>Pavonia aurigloba</i> Krapov. & Cristóbal	Cu	Berro 3754 (MVFA)	MH	Suff	N	
<i>Pavonia cymbalaria</i> A.St.-Hil. & Naudin	Cu	Del Puerto and Marchesi 3433 (MVFA)	MH	Suff	N	Pr
<i>Pavonia glechomoides</i> A.St.-Hil.	Cu	Arrillaga 453 (MVFA)	MH	EvDi	N	
<i>Sida spinosa</i> L.	Cu	Mai et al. 862 (MVJB 32648)	VDA	Suff	N	
Moraceae Gaudich. (1)						
<i>Dorstenia brasiliensis</i> Lam.	Cu	Nyffeler & Eggli s.n (MVFA 24053)	RH	EvRo	N	
Myrtaceae Juss. (1)						
<i>Psidium salutare</i> (Humb., Bonpl. & Kunth) O. Berg var. <i>mucronatum</i> (Cambess.) Landrum	Cu	Berro 3741 (MVFA)	RH, MH	Suff	N	
Onagraceae Juss. (4)						
<i>Oenothera affinis</i> Cambess.	Hi 1948	Lombardo (MVJB 13088)	–	Ther	N	
<i>Oenothera indecora</i> Cambess.	Cu	Mai et al. 694 (MVJB 32650)	RH	Ther	N	
<i>Oenothera mollissima</i> L.	Cu	Mai et al. 901 (MVJB 33069)	RH	Ther	N	
<i>Oenothera parodiana</i> Munz	Hi 1907	Berro 3665 (MVFA)	–	Ther	N	
Orobanchaceae Vent (3).						
<i>Agalinis communis</i> (Cham. & Schltdl.) D'Arcy	Cu	Mai et al. 817 (MVJB 32744)	MH	Ther	N	
* <i>Agalinis digitalis</i> (Benth.) Barringer	Hi 1907	Berro 3610 (MVFA)	–	EvDi	En – Uy	Pr
<i>Bellardia trixago</i> (L.) All.	Cu	Mai et al. 906 (MVJB 33068)	MH	Ther	Ex	
Oxalidaceae R. Br. (6)						
<i>Oxalis articulata</i> Savign.	Cu	Mai & Fernández 411 (MVJB 32759)	RH	SeGe	N	
<i>Oxalis eriocarpa</i> DC.	Cu	Arechavaleta (MVM 713)	RH	EvDi	En – RE	
<i>Oxalis lasiopetala</i> Zucc.	Cu	Arechavaleta (MVM 1725)	MH	SeGe	N	
<i>Oxalis macachin</i> Arechav.	Cu	Izaguirre & Laguardia 247 (MVFA)	RH, MH	SeGe	En – RE	
<i>Oxalis perdicaria</i> (Molina) Bertero	Cu	Legrand 3925 (MVM)	RH	SeGe	N	
<i>Oxalis sellowiana</i> Zucc.	Cu	Legrand 3924 (MVM)	RH, MH	SeGe	En – RE	
Passifloraceae Juss. ex Roussel (1)						
<i>Passiflora caerulea</i> L.	Cu	Mai et al. 849 (MVJB 32745)	MH	Vein	N	
Pittosporaceae R. Br. (1)						
<i>Pittosporum undulatum</i> Vent.	Cu	–	MH	Shru	Ex–IAS	
Plantaginaceae Juss. (6)						
<i>Bacopa monnieri</i> (L.) Wettst.	Cu	Zabaleta et al. 358 (MVJB 33073)	HH	Ther	N	LC
<i>Plantago berroi</i> Pilg.	Cu	Nyffeler & Eggli s.n. (MVJB 24050)	RH, MH	EvRo	En – RE	Pr
<i>Plantago tomentosa</i> Lam.	Cu	Mai et al. 850 (MVJB 32746)	RH	EvRo	N	
<i>Scoparia montevidensis</i> (Spreng.) R.E.Fr.	Cu	Osten 3985 (MVM)	RH	EvDi	N	
<i>Veronica peregrina</i> L.	Hi 1937	Lombardo 2846 (MVJB)	–	Ther	Ex	LC
Plumbaginaceae Juss. (1)						
<i>Limonium brasiliense</i> (Boiss.) Kuntze	Cu	Rosengurt B- 4439 (MVM 7967)	RH	SeGe	N	

Group / Family / Species name	Type record	Reference voucher	Veg. type	Life form	Origin	Status
Polygalaceae Hoffmanns. & Link (6)						
<i>Monnina cuneata</i> A.St.-Hil.	Cu	Berro 5063 (MVFA)	RH	Suff	En – RE	
<i>Polygala australis</i> A.W.Benn.	Cu	Marchesi et al. (MVJB 33076)	MH, RH	Ther	N	
<i>Polygala bonariensis</i> Grondona	Hi 1956	Arrillaga 453 (MVFA)	–	SeXy	N	
<i>Polygala cyparissias</i> A. St.-Hil. & Moq.	Hi 1963	Marchesi 663 (MVFA)	–	EvDi	N	
<i>Polygala linoides</i> Poir. var. <i>linoides</i>	Cu	Mai et al. 900 (MVJB 33078)	RH, MH	SeXy	N	
<i>Polygala resedoides</i> A. St.-Hil. & Moq.	Cu	Mai et al. s.n. (MVJB 33207)	RH, MH	SeXy	N	
Polygonaceae Juss. (1)						
<i>Rumex cuneifolius</i> Campd.	Cu	Rosengurt B-4467 (MVFA)	RH	SeGe	N	
Portulacaceae Juss. (2)						
<i>Portulaca cryptopetala</i> Speg.	Cu	Mai et al. 852 (MVJB 32747)	RH	EvDi	N	
<i>Portulaca grandiflora</i> Hook.	Cu	Chebataroff 5303 (MVM)	RH	EvDi	N	
Primulaceae Batsch (4)						
<i>Anagallis arvensis</i> L.	Cu	Mai et al. 818 (MVJB 32749)	MH	Ther	Ex	
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br.	Cu	Lombardo (MVJB 12029)	MH	Tree	N	
<i>Myrsine laetevirens</i> (Mez) Arechav.	Cu	Mai et al. 844 (MVJB 32748)	NF	Tree	N	
<i>Samolus valerandi</i> L.	Cu	Fernández et al. s.n. (MVJB 32661)	HuC	Ther	N	LC
Ranunculaceae Juss. (2)						
<i>Anemone decapetala</i> Ard.	Cu	–	RH, MH	SeGe	N	
<i>Ranunculus platensis</i> Spreng.	Hi 1937	Lombardo 2371 (MVJB)	–	Ther	N	
Rhamnaceae Juss. (3)						
<i>Colletia paradoxa</i> (Spreng.) Escalante	Cu	Arechavaleta s.n. (MVM)	RH	Shru	N	
<i>Discaria americana</i> Gill. & Hook.	Cu	Mai et al. 912	RH	Suff	N	
<i>Scutia buxifolia</i> Reissek	Cu	Mai et al. 859 (MVJB 32750)	NF	Tree	N	LC
Rubiaceae Juss. (11)						
<i>Borreria dasycepala</i> (Cham. & Schltdl.) Bacigalupo & E.L.Cabral	Hi 1903	Arechavaleta s.n. (MVM)	–	EvDi	N	
<i>Galianthe centranthoides</i> (Cham. & Schltdl.) E.L.Cabral	Cu	Marchesi (MVFA 7298)	RH, MH	Suff	N	
<i>Galianthe fastigiata</i> Griseb	Cu	Lombardo 6059 (MVJB)	NF	Suff	N	
<i>Galium ericoides</i> Lam.	Cu	Osten 3883 (MVM)	RH	Suff	En – RE	
<i>Galium hirtum</i> Lam.	Cu	Mai et al. 834 (MVJB 32751)	MH	Ther	N	
<i>Galium hypocarpium</i> Endl. ex Griseb.	Cu	Osten 3869 (MVM)	MH	EvDi	N	
<i>Galium uruguayense</i> Bacigalupo var. <i>echinulatus</i> Bacigalupo	Cu	Mai et al. 759 (MVJB 32664)	MH	EvDi	En – RE	Pr
<i>Mitracarpus megapotamicus</i> Kuntze	Cu	Marchesi 646 (MVFA)	MH, RH	EvDi	N	
<i>Richardia brasiliensis</i> Gomez	Cu	Legrand 3127 (MVM)	MH, RH	Ther	N	
<i>Richardia humistrata</i> Steud.	Cu	Del Puerto & Marchesi (MVFA 3429)	MH, RH	EvDi	N	
<i>Richardia stellaris</i> Steud.	Cu	–	MH, RH	EvDi	N	
Sapindaceae Juss. (1)						
<i>Dodonaea viscosa</i> Jacq.	Cu	Osten 3872 (MVM)	NF	Shru	Co	LC
Scrophulariaceae Juss. (1)						
<i>Verbascum virgatum</i> Stokes	Cu	Mai et al. 911 (MVJB 33079)	VDA	Ther	Ex	
Solanaceae Juss. (12)						
<i>Bouchetia anomala</i> (Miers) Britton & Rusby	Cu	Lombardo 2203 (MVJB)	RH	SeXy	N	
<i>Cestrum euanthes</i> Schltdl.	Hi 1956	Arrillaga 443 (MVFA)	–	Shru	N	
<i>Nicotiana bonariensis</i> Lehm.	Cu	Arrillaga 438 (MVFA)	VDA	Ther	N	
<i>Nicotiana longiflora</i> Cav.	Cu	–	MH	SeXy	N	

Group / Family / Species name	Type record	Reference voucher	Veg. type	Life form	Origin	Status
<i>Petunia axillaris</i> (Lam.) Britton, Sterns & Poggenb.	Cu	Arrillaga et al. 2069 (MVFA)	RH	EvDi	N	
<i>Salpichroa origanifolia</i> (Lam.) Baill.	Cu	Mai et al. 858 (MVJB 32753)	RH, MH	EvDi	N	
<i>Solanum chenopodioides</i> Lam.	Cu	–	MH	Suff	N	
<i>Solanum commersonii</i> Poir.	Cu	Ren s.n. (MVFA 10961)	MH	SeGe	N	
<i>Solanum mauritianum</i> Scop.	Cu	Fernández et al. s.n. (MVJB 32668)	NF	Shru	N	
<i>Solanum pseudocapsicum</i> L.	Hi 1907	Berro 3659 (MVFA)	–	Suff	N	
<i>Solanum sarrachoides</i> Sendtn.	Hi 1943	Rosengurt B 4437 (MVFA)	HH	Ther	N	
<i>Solanum sisymbriifolium</i> Lam.	Cu	Mai et al. 864 (MVJB 32754)	RH, MH	Suff	N	
Turneraceae Kunth ex DC. (1)						
<i>Turnera sidoides</i> L.	Cu	Mai et al. 706 (MVJB 32669)	MH	EvDi	N	
Verbenaceae J. St.-Hil. (8)						
<i>Glandularia aff. platensis</i> (Spreng.) Schnack & Covas	Cu	–	MH	EvDi	N	
<i>Glandularia selloi</i> (Spreng.) Tronc.	Cu	Del Puerto & Marchesi (MVFA 5222)	MH	EvDi	En – RE	
<i>Lantana camara</i> L.	Cu	Berro 3619 (MVFA)	NF	Shru	N	
<i>Phyla nodiflora</i> (L.) Greene var. <i>minor</i>	Cu	Mai & Pollero 922 (MVJB 33063)	MH	EvDi	N	
<i>Verbena bonariensis</i> L. var. <i>bonariensis</i>	Cu	Mai & Zarucki 914 (33208)	VDA	SeGe	N	
<i>Verbena intermedia</i> Gill. & Hook.	Cu	Mai & Pollero 933 (MVJB 33209)	MH	SeGe	N	
<i>Verbena montevidensis</i> Spreng.	Cu	Mai et al. 869 (MVJB 32670)	MH	Suff	N	
<i>Verbena rigida</i> Spreng.	Cu	Mai et al. 870 (MVJB 32671)	MH	SeGe	N	
Violaceae Batsch (1)						
<i>Pombalia parviflora</i> (Mutis ex L.f.) Paula-Souza	Cu	Lombardo 3070 (MVJB)	RH	EvDi	N	

‘Rupicolous’ and ‘mesophilic herblands’ were the vegetation types with the highest number of species, maintaining 35% and 34% of the flora, respectively. A high number of species could develop in both vegetation types (48 species, 13%) as well. These were followed by ‘hydrophilic herblands’ (25 species, ca 7%) and ‘halophilic grasslands’ (13 species, ca 3%), ‘humid rocky shelters communities’ showed less significance with 4 species (<1%). ‘Native forest patches’ and ‘vegetation of disturbed areas’ on the sides of the access road reached 12 and 13 species respectively (ca 3% each).

Endemisms and threatened species

Punta Ballena supported a high number of threatened and priority species for conservation, as well as endemisms, summing up 74 taxa, 17% of the site flora (Table 2, Fig. 4). According to IUCN criteria, *Cypella osteniana*, is considered **endangered** (Paz Deble et al. 2021) and five species are **vulnerable**: *Oxypetalum marchesii* (González et al. 2018) along with four Cacti: *Parodia concinna*, *P. ottonis*, *P. scopia* and *Parodia sellowii* (it should be noted that *Parodia tabularis*, was not evaluated by IUCN). A total of 33 taxa were considered **priority for conservation in the country** and 64 were identified as **endemic**: 48 regional endemisms, 13 with a restricted distribution within Uruguay and two local endemisms from Punta Ballena: *Senecio ostenii* var. *balaenicus* and *Parodia tabularis* (Table 2, Fig. 4).

Despite the fact that several historically documented taxa were currently confirmed in the site, 14% of the total taxa had not been registered in recent years. Applying a precautionary principle, these taxa were kept on the species list. Due to the lack of exact data from the collection sites of some historic specimens, as well as the urban development of the site (which has led to the loss of native environments and their vegetation), these taxa could either be present with diminished populations or be locally extinct. In this sense, we confirm five species as locally extinct: *Oxypetalum nigricans*, *Gyptis commersonii*, *Gyptis tanacetifolia*, *Agalinis digitalis* and *Parodia mammulosa* (Table 2, Fig. 5).

Discussion

Punta Ballena stands out because of its high plant diversity (427 spp), especially considering that only 20 ha. are currently in a natural state. This species list corresponds to 15% of the total flora of the country (2756 spp, Marchesi et al. 2013). The particular geological characteristics of the site, where geological materials of different origins converge (Goso and Muzio 2006; Spoturno et al. 2012), and the continuity of the hill environment towards the sea, have surely allowed the development of this varied flora.

The most species-rich families, Asteraceae and Poaceae, followed by Fabaceae, coincide in being the families with the highest species richness for the country and dominate the “Rio de la Plata grasslands” ecoregion, where Uruguay is located (Andrade et al. 2018). Also, other numerous families of Punta Ballena, are characteristic of this ecoregion, such as Cyperaceae, Solanaceae and Rubiaceae. The importance of Cactaceae and Cyperaceae in this site is highlighted, first because they are species that grow between and over rocks, and second because its species grow in humid environments, with permanent or temporary accumulation of water, which occurs in some sectors of the rocky point.

The projection of the rocky environment into the la Plata River, and the presence of several microhabitats allow the development of different vegetation types at the site (Figs 1C, 2). This vegetation diversity found on the rocky point sustains species with different habitat affinities, such as rupestrian and epilithic species in rupicolous herblands, halophyte species either in rupicolous herblands influenced by the sea or in halophilic grasslands, and a combination of grass and herbs in mesophilic herblands (dominated by Asteraceae, Fabaceae and Poaceae spp.). As expected for the preponderant vegetation, herbs were dominant in this flora with a major representation of perennials. They have developed several strategies to grow in this environment; in this sense rosettes and prostrate or decumbent habits were widely recorded, as well as specialized subterranean structures such as xylopodia, bulbs, rhizomes or thickened stems and roots. Species that develop in halophytic grasslands exhibit adaptations to live in saline environments, such as succulent leaves, salt excretory glands, and the ability to maintain a relatively high osmotic pressure in their tissues due to salt accumulation (Chebataroff 1936, 1950; Legrand 1959). Shrubs and suffrutex are also common, being habits developed by species that in



Figure 4. Priority for conservation and threatened species from Punta Ballena. Amaryllidaceae: **A:** *Beauverdia hirtella*, **B:** *Zephyranthes estensis*. Apiaceae: **C:** *Apium prostratum*. Arecaceae: **D:** *Butia odorata*. Asclepiadaceae: **E:** *Oxypetalum marchesii*. Asteraceae: **F:** *Aldama nudicaulis*, **G:** *Grazielia brevipetiolata*, **H:** *Porophyllum brevifolium*, **I:** *Schlechtendalia luzulaefolia*, **J:** *Senecio ostenii* var. *balaenicus*, **K:** *Sommerfeltia spinulosa*, **L:** *Trichocline incana*. Cactaceae: **M:** *Cereus uruguayanus* historic photo, taken from the herbarium specimen Osten 16506 (MVM), **N:** *Frailea pygmaea*, **O:** *Gymnocalycium hyptiakanthum*, **P:** *Opuntia arechavaetae*, **Q:** *Parodia concinna*, **R:** *Parodia ottonis*, **S:** *Parodia scopa*, **T:** *Parodia sellowii*, **U:** *Parodia tabularis*, **V:** flower detail of *Parodia tabularis*. Caryophyllaceae: **W:** *Spergularia rupestris*. Crassulaceae: **X:** *Crassula caudiculata*. Cyperaceae: **Y:** *Carex vixdentata*, **Z:** *Eleocharis montevidensis*. Euphorbiaceae: **Aa:** *Croton nitrariifolius*. Fabaceae: **Ab:** *Mimosa amphigena* var. *trachycarpoides*, **Ac:** *Mimosa reptans*. Iridaceae: **Ad:** *Cypella osteniana*, **Ae:** *Sisyrinchium rosengurtii*. Malvaceae: **Af:** *Pavonia cymbalaria*. Orchidaceae: **Ag:** *Bipinnula gibertii*, **Ah:** *Bipinnula montana*. Poaceae: **Ai:** *Echinochloa polystachya* var. *spectabilis*. (H, S, Y and Ac-S. Fernández Photos).



Figure 4. Continued.

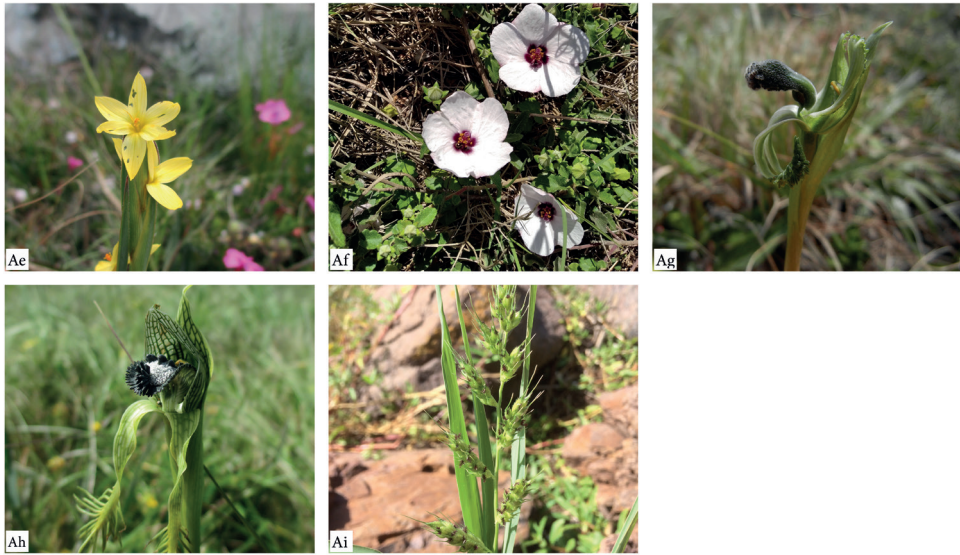


Figure 4. Continued.

other environments acquire greater size but here, grow in a squat and prostrate way. A frequent adaptation to the rocky environment is succulence; in this site Cacti stands out for developing succulent, globose or cladode stems.

Regarding historical collections from the site, to date Punta Ballena has suffered a loss of 14% of its species. This fact is likely a direct consequence of the urban development of the site in recent decades. Even, from the historically documented species, we consider five species to be locally extinct: *Oxypetalum nigricans*, *Gyptis commersonii*, *Gyptis tanacetifolia*, *Agalinis digitalis* and *Parodia mammulosa* (Fig. 5). For all these taxa there was a reduction of their typical environments and in those that remain they were not found. In turn, during the continuous surveys we could confirm that some species showed severely diminished populations such as: *Frailea pygmaea*, *Gymnocalycium hyptiacanthum* and *Lathyrus subulatus*, with scarce individuals or populations in the area. Specifically, in relation to Cacti, in addition to verifying the absence of *Parodia mammulosa*, we note a decrease in the abundance of all Cactaceae species, probably as a consequence of illegal collection.

The site supports five **vulnerable** and one **endangered species** (IUCN), numerous **priority species for conservation in Uruguay**, two local endemisms and numerous national and regional endemisms (Table 2). Most of the **priority species** are widely distributed along the rocky point: e.g. *Apium prostratum*; *Aldama nudicaulis*, *Grazielia brevipetiolata*, *Porophyllum brevifolium*, *Schlechtendalia luzulaefolia*, *Sommerfeltia spinulosa*, *Trichocline incana*; *Spergularia rupestris*; *Croton nitrariifolius*; *Sisyrinchium rosengurtii*; *Pavonia cymbalaria*; *Jarava juncooides* and *Nassella pauciciliata*. Moreover, among the endemic taxa, the **regional endemisms** denote the mixture of campestre species with subtropical species that show atlantic

or paranaense affinity: e.g. *Beauverdia sellowiana*, *B. vittata*; *Aldama nudicaulis*, *Baccharis patens*; *Frailea pygmaea*, *Parodia concinna*, *P. mammulosa*, *P. scopae*; *Mimosa ramulosa*, *M. reptans*; *Herbertia pulchella*; *Bipinnula gibertii* and *B. montana*. The taxa with a restricted distribution within Uruguay could be found throughout the rocky point, e.g. *Beauverdia hirtella* and *Zephyranthes estensis*; *Oxypetalum marchesii*; *Grazielia brevipetiolata*, *Porophyllum brevifolium*; *Spergularia rupestris*; *Mimosa amphigena* var. *trachycarpoides*; *Cypella osteniana*; *Nassella pauciciliata*; among others. Finally, two **local endemisms** from Punta Ballena are present at the site: *Senecio ostenii* var. *balaenicus* and *Parodia tabularis* (as was previously mentioned, the latter has shown a reduction in its population each year).

Most of the species were native, while exotic species represented 13% of this flora. Many of them (11 species) were considered IAS for the country (Masciadri et al. 2010). *Carpobrotus edulis* is of greater concern in the site, because it is locally spreading in the rupicolous communities of the rocky point. Another IAS at the site is *Cynodon dactylon*, which develops a dense tapestry in some sectors of the mesophilic herbland, especially near parking lots or in places prone to be altered or disturbed. *Pittosporum undulatum* is mostly found on the sides of the access road, while *Ulex europaeus* was locally restricted to a sector of the rocky point. The remaining IAS coexist with native species integrating the different types of vegetation. All these species represent a threat for the vegetation, the diverse flora of Punta Ballena and the numerous species of interest for conservation. Masciadri et al. (2010) suggested that rapid actions be carried out to control IAS specially in coastal departments of Uruguay, not only to reduce the negative impacts on coastal ecosystems, but also to mitigate the economic losses related to IAS that could happen in a locality that relies on tourism.

The highly diverse flora of Punta Ballena, as well as the documented presence of numerous taxa with interest for conservation and endemisms on a reduced surface, justify the urgent need for protection of the site. It is especially necessary to regulate common actions that occur on the natural area of the rocky point, such as cutting grass and herbs on the sides of the access road (that reduce natural populations of some native species, in contrast to adventitious and exotic ones); vehicular traffic or irregular parking in areas with vegetation or rocks (that not only affects plants but also the fauna associated with it); restrict the parking surface (that has increased in recent years); and finally take actions to avoid the illegal extraction of specimens of cactus and other species by visitors. In relation to the urbanized area, the projection of an urban advance in natural remnants, would lead to the extinction of numerous species, many of which have previously been classified as priority for conservation or under IUCN threat categories. Additionally, it is necessary to regulate the types of plants used in gardens and for green roofs, since several species commonly used are exotic and IAS, and represent a threat to the native vegetation of the site.

Some recommendations to promote the conservation of the area: in the private area, all non-developed private spaces should not be intervened with, the natural vegetation of the place should be promoted and maintained, and land leveling or other modifications of the natural terrain should not be allowed. In the public natural area, it is necessary to take actions to regulate traffic and irregular parking in ar-

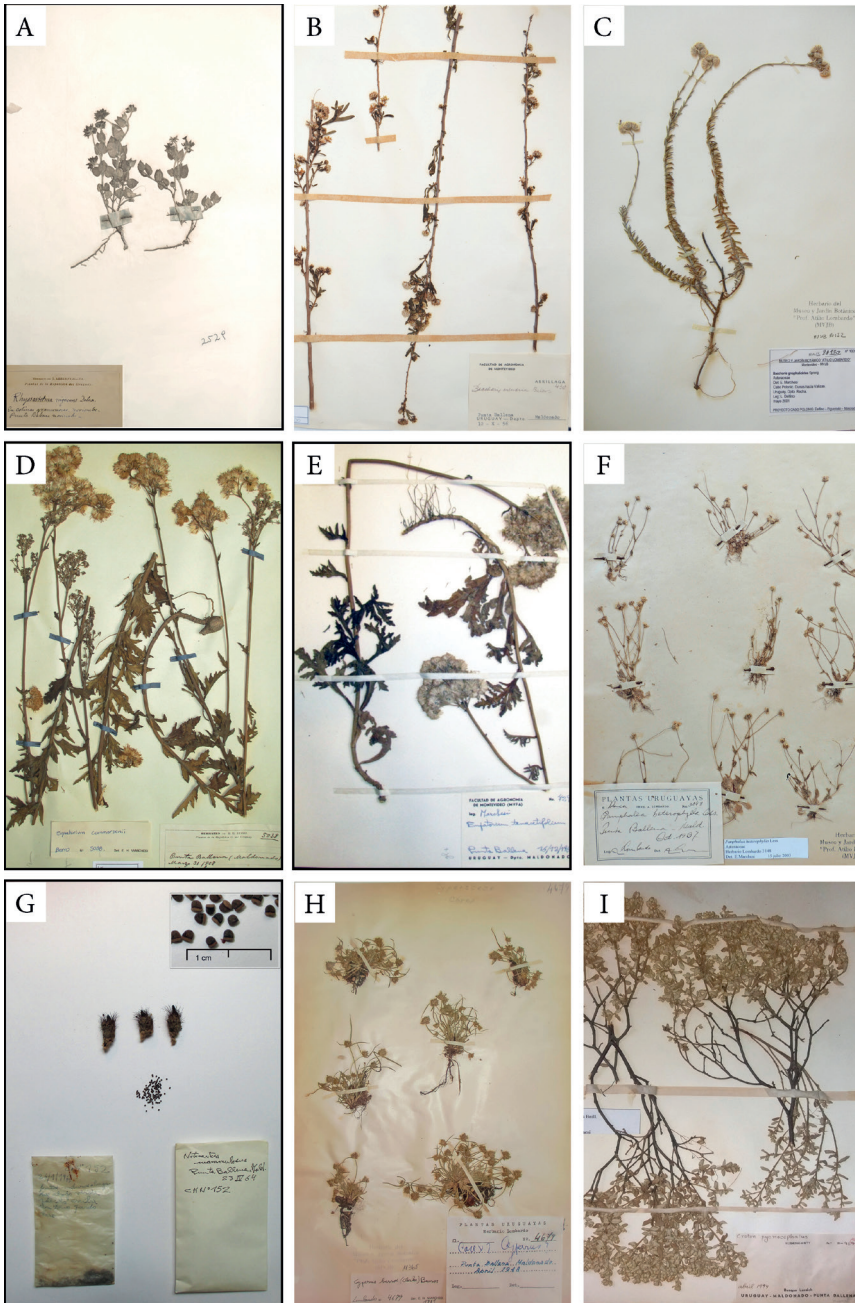


Figure 5. Species with historic record for Punta Ballena, considered regional and Uruguayan endemisms or priority for conservation for the country. Black box indicates species locally extinct. Asclepiadaceae: **A:** *Oxypetalum nigricans*. Asteraceae: **B:** *Baccharis arenaria*; **C:** *Baccharis gnaphalioides*; **D:** *Gyptis commersonii*; **E:** *Gyptis tanacetifolia*; **F:** *Panphalea heterophylla*. Cactaceae: **G:** *Parodia mammulosa*. Cyperaceae: **H:** *Cyperus berroi*. Euphorbiaceae: **I:** *Croton chamaepitys*. Hypericaceae: **J:** *Hypericum piri*. Orobanchaceae: **K:** *Agalinis digitalis*. Poaceae: **L:** *Jarava juncoides*; **M:** *Aristida filifolia*; **N:** *Aristida murina*; **O:** *Aristida teretifolia*; **P:** *Danthonia rhizomata*; **Q:** *Digitaria enodis*; **R:** *Piptochaetium confusum*.

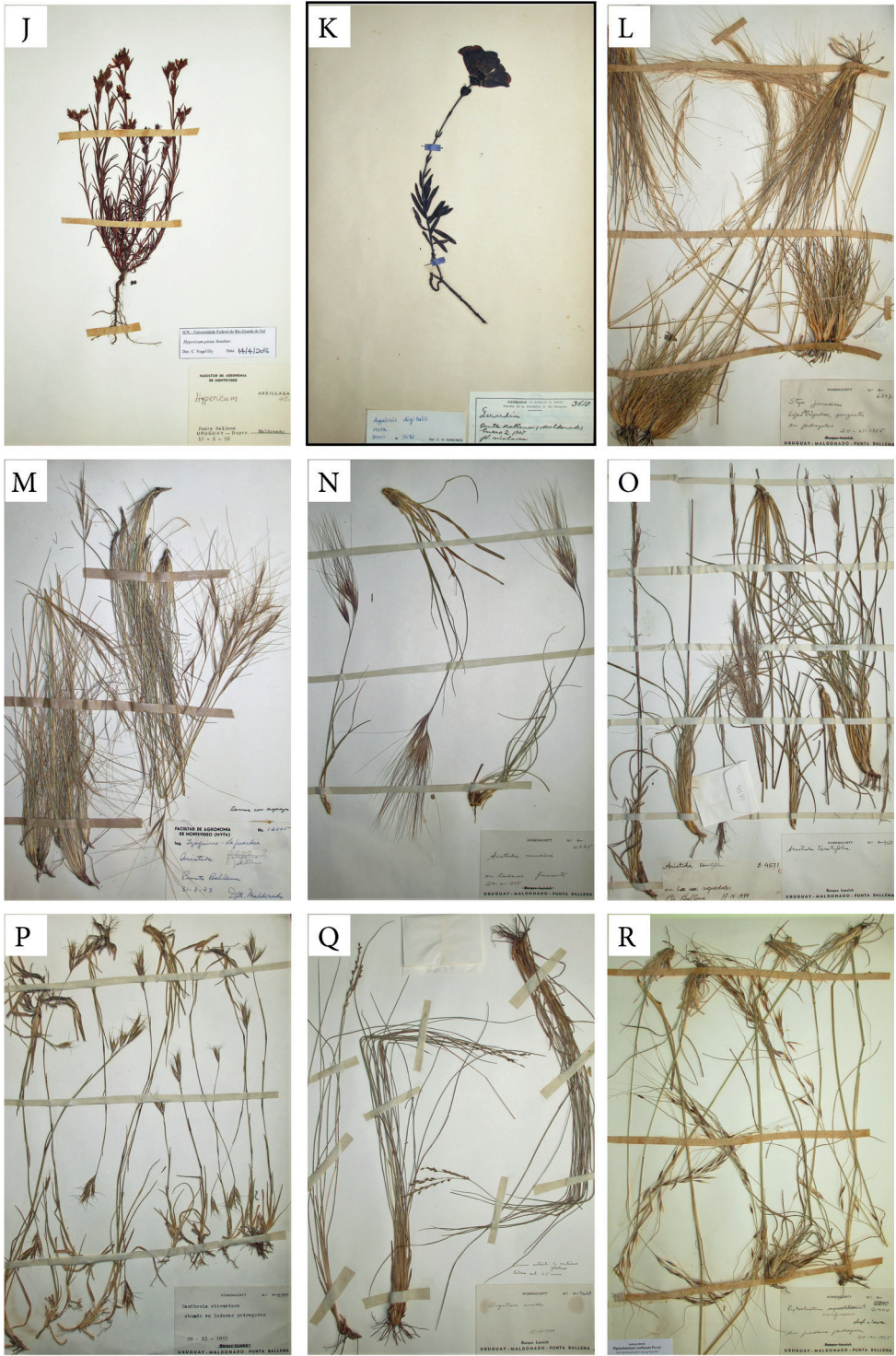


Figure 5. Continued.

areas where there is vegetation, and avoid or minimize the cutting of grass. Additionally, boardwalks with explanatory and informative signs should be incorporated, and a species protection site should be promoted in this particular area, given that it is a hotspot on the coast of Uruguay.

Conclusions

Our work highlights the floristic importance of the emblematic coastal site of Punta Ballena. We consider the natural area of this rocky point as a plant hotspot, because it supports an exceptionally high flora and nourishes a significant number of endemic, priority for conservation and threatened species. The loss or decrease in surface area of this natural space would seriously endanger the existence of all these species. From a conservation perspective, we hope this work lays the foundation to generate conservation plans for the site and for the future definition of actions and responsibilities.

Acknowledgements

The authors thank the curators of the herbaria, and specially MVJB where the specimens of this research were deposited. Special thanks are due to N. Idjiloff, S. Fernández, L. Rodríguez-Tricot and M. Zarucki for their participation in fieldwork; F. Lezama and F. Haretche for confirmation and determination of some specimens, and M. Bonifacino and S. Fernández for the contribution of photos. This research was funded by CSIC-UdelaR. P.M. thanks PEDECIBA and ANII for the granting of a PHD thesis scholarship.

References

- Alonso Paz E (2005) Desarrollo urbano-turístico y monte psamófilo. In: Seminario Compartiendo Conocimientos sobre el Monte Indígena. Intendencia Municipal de Montevideo, Montevideo, Uruguay, 1–8. <http://www.guayubira.org.uy/monte/seminario/ponencias/Alonso.pdf>
- Alonso Paz E, Bassagoda MJ (2003) Relevamiento de la flora y comunidades vegetales del Cerro Verde, Rocha, Uruguay. Comunicaciones Botánicas del Museo de Historia Natural de Montevideo 127: 1–20. <https://www.mnhn.gub.uy/innovaportal/file/12405/1/cb127.pdf>
- Alonso Paz E, Bassagoda MJ (2006) Flora y vegetación de la costa platense y atlántica uruguaya. In: Menafrá R, Rodríguez-Gallego L, Scarabino F, Conde D (Eds) Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre Uruguay, Montevideo, 71–88. <http://es.slideshare.net/vsuy/vsuy-bases-para-la-conservacin-y-el-manejo-de-la-costa-uruguaya2006>
- Álvarez T (1910) La conquista de las dunas. IV Estudios sobre Cultivos y trabajos Experimentales de la División de Agricultura. División de Agricultura, ROU, Montevideo, 10 pp.

- Andrade BO, Marchesi E, Burkart S, Setubal RB, Lezama F, Perelman S, Perelman S, Schneider AA, Trevisan R, Overbeck GE, Boldrini II (2018) Vascular plant species richness and distribution in the Río de la Plata grasslands. *Botanical Journal of the Linnean Society* 3: 250–256. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy063>
- APG [The Angiosperm Phylogeny Group] (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181(1): 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Bonifacino M (s.d.) Flora y vegetación de Punta Ballena – Maldonado. Technical Report. Facultad de Agronomía, Facultad de Ciencias, UdelaR, 8 pp. <https://ppduruguay.undp.org.uy/wp-content/uploads/2020/07/INVESTIGACIONES-Informe-Mauricio-B.pdf>
- Bossi J (2003) Estratigrafía del Precámbrico de Uruguay: terrenos tectono-estratigráficos y geocronología. *Revista de la Sociedad Uruguaya de Geología. Publicación Especial N° 1. II Taller Sobre la Estratigrafía del Precámbrico del Uruguay*, 1–17.
- Cabrera A, Willink A (1973) Biogeografía de América Latina. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington D.C., 120 pp.
- Chebataroff J (1936) Halophytia Uruguaya. *Revista Sudamericana de Botánica* 3(4/6): 127–137.
- Chebataroff J (1942) La Vegetación del Uruguay y sus Relaciones Fitogeográficas con la del Resto de la América del Sur. *Revista de Geografía*: 49–93.
- Chebataroff J (1950) Vegetación halófila de la costa uruguaya. *Revista de la Facultad de Humanidades y Ciencias* 4(5): 81–98.
- Christenhusz M, Reveal J, Farjon A, Gardner MF, Mill RR, Chase MW (2011) A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. *Phytotaxa* 19(1): 55–70. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.19.1.3>
- Da Silva LN, Essi L, Iganci JRV, De Souza-Chies TT (2020) Advances in the phylogeny of the South American cool-season grass genus *Chascolytrum* (Poaceae, Pooideae): A new infrageneric classification. *Botanical Journal of the Linnean Society* 1(1): 97–120. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz046>
- Delfino L, Masciadri S (2005) Relevamiento florístico en el Cabo Polonio, Rocha, Uruguay. *Iheringia* 2: 119–128. http://www.fzb.rs.gov.br/upload/20140328135223ih60_2p119_128.pdf
- Fagúndez C, Lezama F (2005) Distribución Espacial de la Vegetación Costera del Litoral Platense y Atlántico Uruguayo, Freplata, Uruguay, 36 pp.
- Ferreira PMA, Overbeck GE, Boldrini II (2014) Plant life forms revisited: are classic systems really applicable in all ecosystems? PhD Thesis. Chapter 2. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil.
- Gadea F (2016) Revisión taxonómica del género *Stenachaenium* (Compositae: Inuleae) en Uruguay. Thesis. Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.
- GBIF.org (2022) Homepage GBIF. [Available from:] <https://www.gbif.org>
- Goettsch B, Hilton-Taylor C, Cruz-Piñón G, Duffy JP, Frances A, Hernández HM, Inger R, Pollock C, Schipper J, Superina M, Taylor NP, Tognelli M, Abba AM, Arias S, Arreola-Nava HJ, Baker MA, Bárcenas RT, Barrios D, Braun P, Butterworth CA, Búrquez A, Cáceres F, Chazaro-Basañez M, Corral-Díaz R, M del Perea V, Demaió PH, de Barros WAD, Durán

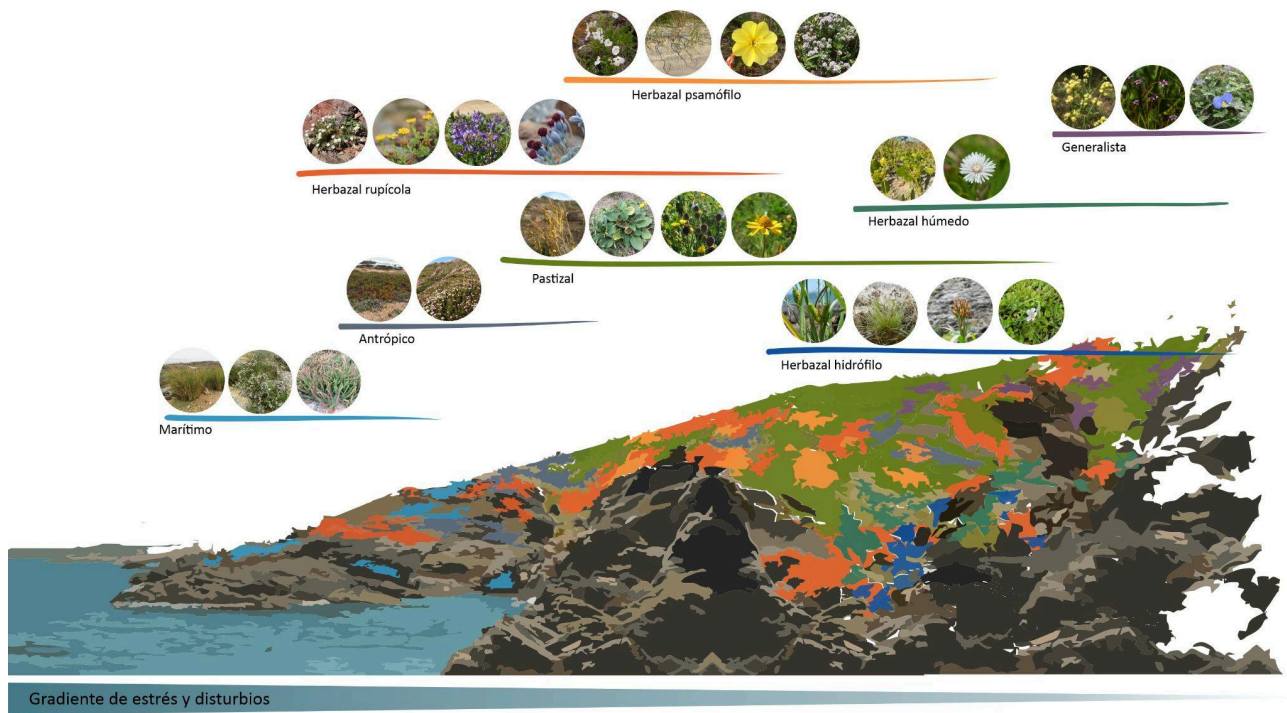
- R, Yancas LF, Felger RS, Fitz-Maurice B, Fitz-Maurice WA, Gann G, Gómez-Hinostrosa C, Gonzales-Torres LR, Griffith MP, Guerrero PC, Hammel B, Heil KD, Hernández-Oria JG, Hoffmann M, Ishihara MI, Kiesling R, Larocca J, León-de la Luz JL, Loaiza CR, Lowry M, Machado MC, Majure LC, Ávalos JGM, Martorell C, Maschinski J, Méndez E, Mittermeier RA, Nassar JM, Negrón-Ortiz V, Oakley LJ, Ortega-Baes P, Ferreira ABP, Pinkava DJ, Porter JM, Puente-Martinez R, Gamarra JR, Pérez PS, Martínez ES, Smith M, del C JMSM, Stuart SN, Muñoz JLT, Terrazas T, Terry M, Trevisson M, Valverde T, Devender TRV, Véliz-Pérez ME, Walter HE, Wyatt SA, Zappi D, Zavala-Hurtado JA, Gaston KJ (2015) High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nature Plants* 15142: 1–7. [Supplementary Information] <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.142>
- Gomez Rifas C (1995) A zona de cisalhamento sinistral “Sierra Ballena” no Uruguai. Doctoral Thesis. Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- González A, Fernández M, Ezcurra C (2018) *Oxypetalum marchesii* (Apocynaceae, Asclepiadoideae), an Endemic New Species from Uruguay. *Systematic Botany* 43(3): 812–817. <https://doi.org/10.1600/036364418X697535>
- Goso C, Muzio R (2006) Geología de la costa uruguaya y sus recursos minerales asociados. In: Menafra R, Rodríguez-Gallego L, Scarabino F, Conde D (Eds) Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre Uruguay, Montevideo, 9–19. <http://es.slideshare.net/vsuy/vsuy-bases-para-la-conservacin-y-el-manejo-de-la-costa-uruguaya2006>
- Goso C, Mesa V, Alvez MC (2011) Sinopsis Geológico-Ambiental de la Costa Platense y Atlántica de Uruguay. In: López RÁ, Marcomini SC (Eds) Problemática de los ambientes costeros. Croquis SRL, Buenos Aires, 59–76.
- Haretche F, Mai P, Brazeiro A (2012) Woody flora of Uruguay: Inventory and implication within the Pampean region. *Acta Botanica Brasílica* 3(3): 537–552. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062012000300004>
- IBODA (2022). Base de datos. Flora del Cono Sur. Instituto de Botánica Darwinion. Buenos Aires, Argentina. <http://conosur.floraargentina.edu.ar/>
- IMPO (2021) Centro de Información Oficial. Normativa y avisos legales del Uruguay. [Cabo Polonio:] <https://www.impo.com.uy/bases/decretos/337-2009> [Cerro Verde:] <https://www.impo.com.uy/bases/decretos/285-2011>
- IPNI (2022) International Plant Names Index. <https://www.ipni.org/>
- IUCN (2021) The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021-2. <https://www.iucnredlist.org>
- Kottek M, Grieser J, Beck C, Rudolf B, Rubel F (2006) World map of the Köppen- Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift* 15(3): 259–263. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>
- Legrand CD (1959) Comunidades psamófilas de la Región de Carrasco (Uruguay). *Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo* 7: 1–75. <https://www.mnhn.gub.uy/innovaportal/file/81454/1/anales-1953-1959-serie-2-numero-6---legrand---comunidades-psamofilas-parte-1.pdf>
- López Martínez JM, Aroca E, Carcelén-González R (2015) Turismo de masas y territorio. Bonet Castellana y el paisaje. *Anuario de Jóvenes Investigadores. Universidad Politécnica de Cartagena* 8: 129–131.

- Marchesi E, Alonso-Paz E, Delfino L, García M, Haretche F, Brussa C (2013) Plantas vasculares. In: Soutullo A, Clavijo C, Martínez-Lanfranco JA (Eds) Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares. Montevideo, SNAP/DINAMA/MVOTMA y DICYT/MEC, 27–71. https://www.gub.uy/ministerio-ambiente/sites/ministerio-ambiente/files/2020-07/2015_-_Especies_Prioritarias_2_0.pdf
- Masciadri S, Figueredo E, Delfino L (2006) Fisonomía y composición florística de Cabo Polonio (Rocha, Uruguay) In: Menafrá R, Rodríguez-Gallego L, Scarabino F, Conde D (Eds) Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre Uruguay, Montevideo, 495–502. <http://es.slideshare.net/vsuy/vsuy-bases-para-la-conservacin-y-el-manejo-de-la-costa-uruguaya2006>
- Masciadri S, Brugnoli E, Muniz P (2010) InBUy Database of Invasive and Alien Species (IAS) in Uruguay: A useful tool to confront this threat to biodiversity. Biota Neotropica 4(4): 205–214. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032010000400026>
- Menafrá R, Rodríguez-Gallego L, Scarabino F, Conde D (2006) Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre Uruguay, Montevideo, 667 pp. <http://es.slideshare.net/vsuy/vsuy-bases-para-la-conservacin-y-el-manejo-de-la-costa-uruguaya2006>
- Meteomanz (2020) Data from Laguna del Sauce Station, period 2000–2020. <http://www.meteomanz.com/>
- Moffett MW (2000) What's "Up"? A Critical Look at the Basic Terms of Canopy Biology. Biotropica 4(4): 569–596. [https://doi.org/10.1646/0006-3606\(2000\)032\[0569:WSUACL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1646/0006-3606(2000)032[0569:WSUACL]2.0.CO;2)
- Morrone J (2001) Biogeografía de América Latina y el Caribe. Manuales & Tesis SEA, vol. 3. Zaragoza, 148 pp.
- MVOTMA-MGAP-SNAP (2021) Base de datos de especies. Especies prioritarias para la conservación. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares. <https://www.ambiente.gub.uy/especies>
- Nuernberg Ronchi H, Hassemer G, Ardisson RE, Trevisan R (2016) Novelty in *Fimbristylis* (Cyperaceae, Abildgaardieae): Three New Species and a Lecto- and Epitypification. Systematic Botany 41(1): 166–173. <https://doi.org/10.1600/036364416X690688>
- Paz Deble L, González A, Da Silva Alves F (2021) El género *Cypella* (Iridaceae) en Uruguay. Darwiniana 9(1): 173–208. <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2021.91.921>
- Picasso G, González A (2015) Guía de Flora del Parque Nacional Cabo Polonio. Ministerio de Vivienda Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente, Intendencia Departamental de Rocha. Uruguay, 224 pp.
- PPG I [Pteridophyte Phylogeny Group] (2016) A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. Journal of Systematics and Evolution 54(6): 563–603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- Puppo M, Bruzzone C, Miller G, Robredo A, Gutierrez A, Kausas S, Vilar S, Calvete A (2020) Remanentes Verdes de la Costa: revalorización y gestión colaborativa de parches de vegetación costera en Maldonado. Tekopora 2(1): 133–54. <https://revistatekopora.cure.edu.uy/index.php/reet/article/view/37>
- Raunkiaer C (1934) The life forms of plants and statistical plant geography. Clarendon Press, Oxford, 147 pp.

- Roche I, Gadino I (2019) Los atractivos turísticos y el desarrollo territorial en la costa Uruguaya. *Topofilia, Revista de Arquitectura, Urbanismo y Territorios* 17: 32–55. <http://69.164.202.149/topofilia/index.php/topofilia/article/view/28>
- Rodríguez-Gallego L, Segura A, Vidal L, Conde D (2008) Diagnóstico de la biodiversidad de la costa de Maldonado. Technical Report. Sección Limnología – Facultad de Ciencias – UdelAR, 51 pp.
- Spoturno JJ, Oyhançabal PB, Loureiro J (2012) Mapas geológicos departamentales escala 1/100 000. Memoria explicativa. Capítulo I. Acuerdo de cooperación científica y técnica Facultad de Ciencias (Udelar) – Dirección Nacional de Minería y Geología, Ministerio de Industria, Energía y Minería, 221 pp.
- Thiers B (2022) [continuously updated] Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York, New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>
- Vázquez-Sánchez M, Terrazas T, Arias S (2012) El hábito y la forma de crecimiento en la tribu Cacteae (Cactaceae, Cactoideae). *Botanical Sciences* 2(2): 97–108. <https://doi.org/10.17129/botsci.477>
- Zamengo HB, Gaglioti AL, Chamorro D, Moggi V, Oakley L, Prado D, Torres RB, Mattos L, Da-Silva PR, Romaniuc-Neto S (2020) Nomenclatural novelties in *Celtis* (Cannabaceae) and a preliminary phylogeny of the genus with emphasis on the South American species. *Brazilian Journal of Botany* 43(4): 947–960. <https://doi.org/10.1007/s40415-020-00656-x>

7. Capítulo 2

Unraveling local and regional determinants of high plant diversity at marine rocky outcrops in Uruguay



Representación de ensambles de especies a lo largo del gradiente de estrés y disturbios en las puntas rocosas de la costa Atlántica de Uruguay: **Marítimo:** *Sporobolus coarctatus*; *Limonium brasiliensis*; *Salicornia ambigua*. **Herbazonal rupícola:** *Spergularia rupestris*; *Grindelia orientalis*; *Lathyrus nervosus*; *Porophyllum linifolium*. **Antropico:** *Carpobrotus edulis*; *Lampranthus coccineus*. **Pastizal:** *Sorghastrum pellitum*; *Dorstenia brasiliensis*; *Eryngium sanguisorba*; *Acmella Decumbens*. **Herbazonal psamófilo:** *Petunia axillaris*; *Panicum racemosum*; *Oenothera longiflora*; *Polygala cyparissias*. **Herbazonal hidrófilo:** *Carex vixdentata*; *Bulbostylis juncoideis*; *Cyperus prolixus*; *Bacopa monnieri*. **Herbazonal húmedo:** *Hydrocotyle bonariensis*; *Picrosia longifolia*. **Generalista:** *Baccharis spicata*; *Sisyrinchium minutiflorum*; *Commelina erecta*.

RESEARCH ARTICLE

Unraveling local and regional determinants of high plant diversity at marine rocky outcrops in Uruguay

Patricia Mai¹  | Eduardo Marchesi² | Antonella Pollero^{3,4} | María Zabaleta⁴ | Laura Cappuccio³ | Sebastián Fernández⁴ | Ninoska Idjiloff⁴ | Matías Arim^{1,5}

¹Departamento de Ecología y Gestión Ambiental, Centro Universitario Regional del Este (CURE), Universidad de la República, Maldonado, Uruguay

²Bernardo Rosengurtt Herbarium (MVFA), Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay

³Licenciatura en Gestión Ambiental, Centro Universitario Regional del Este (CURE), Universidad de la República, Maldonado, Uruguay

⁴Licenciatura en Diseño de Paisaje, Centro Universitario Regional del Este (CURE), Universidad de la República, Maldonado, Uruguay

⁵CICADA, Centro Interdisciplinario de Ciencia de Datos y Aprendizaje Automático, Universidad de la República, Maldonado, Uruguay

Correspondence

Patricia Mai, Departamento de Ecología y Gestión Ambiental, Centro Universitario Regional del Este (CURE), Universidad de la República, Tacuarembó s/n, Maldonado 20100, Uruguay.
Email: pmai@cure.edu.uy

Funding information

Comisión Sectorial de Investigación Científica (CSIC-UdelaR, Uruguay); Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA, UdelaR, Uruguay); Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII); Comisión Académica de Posgrado (CAP- UdelaR, Uruguay); CSIC-grupos, Grant/Award Number: ID 657725

Co-ordinating Editor: Josep Padullés Cubino.

Abstract

Questions: Marine rocky outcrops are model systems of community assembly under harsh conditions. The prevailing environmental conditions that determine a coast-inland gradient of stress and disturbance impose a strong environmental filter on community assembly. However, the Atlantic rocky outcrops of Uruguay challenge this assumption as they exhibit high plant diversity at small spatial scales. We investigated this study system to answer: (1) which environmental factors determine diversity at the local scale; (2) and how does the regional pool influence species composition along the coast-inland gradient?

Methods: We analyzed the local and regional determinants of plant community assembly in four rocky sites along the Uruguayan coast. Through a random sampling approach stratified by distance to the coast, we recorded species occurrences and microenvironmental conditions. Observed taxa were assigned into different species assemblages according to their typical vegetation type. Generalized Linear Model (GLM)-Poisson regression, quantile regressions and hierarchical cluster analyses were used to identify the factors underlying local richness and the spatial vegetation structure.

Results: Nine different vegetation types generate a mass effect that enhances local diversity. Unexpectedly, 56% of the species are from non-marine environments – e.g. grasslands or hydrophilous herblands. Species assemblages were spatially clustered, with a turnover of these clusters along the coast-inland gradient. Elevation, distance to the coast and vegetation cover promoted richness, likely due to an attenuation of marine filters. Meanwhile, substrate availability reduced richness, likely due to competitive exclusion as a result of more resources and homogeneous microenvironmental conditions.

Conclusions: The high local diversity along the marine rocky outcrops of Uruguay is best explained by a functionally diverse regional species pool, which interacts with local heterogeneity, and by conditions that enhance or attenuate the effect of marine stress. Effective conservation and management strategies are key to minimize the detrimental effects of urbanization, fragmentation, and non-native plant invasions on these diverse habitats.



KEYWORDS

assemblages, Atlantic, coast–inland gradient, disturbances, environmental filters, heterogeneity, marine rocky outcrops, metacommunity, regional species pool, stress

1 | INTRODUCTION

Marine rocky outcrops are model systems for the study of community assembly under stress conditions (Scrosati et al., 2011; Carneiro et al., 2021). Rocky shores are in the transition zone between terrestrial and marine environments, presenting a step gradient in the strength and nature of environmental filters from the coastline toward the inland (Chappuis et al., 2014). Filters are environmental factors that change along ecological gradients, fostering the selection of a subset of species from the species pool that is suitable for a particular local habitat (Keddy & Laughlin, 2022). In marine rocky outcrops, filters to species recruitment emerge from the combination of tide dynamics, wave regimes, marine spray, frequent winds, storms and high salinity levels (Chebataroff, 1950, 1952; Delfino & Masciadri, 2005; Scrosati et al., 2011; Chappuis et al., 2014; Keddy & Laughlin, 2022). Additionally, as is the case for other rocky systems, soil accumulation is locally restricted, the presence of humus and nutrients is limited, and rainwater mostly runs off, especially in areas with steep slopes (Porembski & Barthlott, 2000; Porembski, 2007; Cantero et al., 2017; Dayrell et al., 2021), further contributing to the environmental harshness. Disturbance can also be an important factor in these habitats (White & Jentsch, 2001; Forey et al., 2008). Those that have significant impacts on vegetation come from physical disruptions such as sand burial, storms, winds, or waves; or anthropogenic actions such as intentional fire, sediment removal, plant extractions, vehicle traffic, or grass mowing. Stress and disturbance often interact along environmental gradients, reinforcing the effects of stressful conditions on community assembly (Forey et al., 2008). Rocky habitats have promoted the convergent development of specific plant traits that enable species to survive under these extreme habitats (Porembski, 2007; Silveira et al., 2016; Cantero et al., 2017; Cartwright, 2019). In this scenario, simple communities, composed of few and rare species with particular functional traits, are expected (Grime & Pierce, 2012; Cartwright, 2019; Keddy & Laughlin, 2022).

Contradicting this expectation, rocky outcrops of the Atlantic coast of Uruguay have reported high plant richness in relatively small areas, e.g. 121 taxa in a reduced area of 2.3ha in Cerro Verde (Alonso-Paz & Bassagoda, 2003), 155 taxa in 170ha of Cabo Polonio (Delfino & Masciadri, 2005; Masciadri et al., 2006), and 427 taxa in 21ha of Punta Ballena (Mai et al., 2022). These sites exhibit a diverse composition, presenting species with different environmental affinities ranging from rupicolous, psammophilous, hydrophytes and halophytes (Alonso-Paz & Bassagoda, 2003; Delfino & Masciadri, 2005; Masciadri et al., 2006; Bonifacio, 2015; González & Picasso, 2015; Mai et al., 2022). They constitute a particular type of habitat with special relevance because they host endemic species and a high number of species with conservation interest (Alonso-Paz & Bassagoda, 2003, 2006; Delfino & Masciadri, 2005; Masciadri et al., 2006; Marchesi et al., 2013; Bonifacio, 2015; González

& Picasso, 2015; Puppo et al., 2020; Mai et al., 2022). However, marine rocky outcrops have decreased in terms of their natural surface area, and are exposed to alterations and threats mainly due to urban development of the coastal strip and touristic uses (Delfino & Masciadri, 2005; Puppo et al., 2020; Mai et al., 2022). Although their vegetation has been considered threatened (Fagúndez & Lezama, 2005) only two of these sites are included in the National System of Protected Areas (IMPO, 2021); and most of them are exposed to constant threats and lack management plans, leading to the loss and deterioration of their flora (Marchesi et al., 2013; Mai et al., 2022).

Communities are assembled from a regional species pool, which is considered a main determinant of local diversity (Eriksson, 1993; Hubbell, 2001; Vellend, 2016; Zobel, 2016; Keddy & Laughlin, 2022). In these marine rocky outcrops, the combination of several species associated with different preferential environmental conditions can be hypothesized as one of the mechanisms explaining their high diversities. In these habitats, recruitment from the regional pool would be constrained by the action of local environmental filters (Grime & Pierce, 2012; Kraft et al., 2015; Dayrell et al., 2021) such as salinity, wind, soil, availability of freshwater, and disturbance frequency (Forey et al., 2008, 2009; Keddy & Laughlin, 2022), whose gradients are mostly defined by the distance to the coast. Assuming that different assemblages from the regional pool have optimal performance at different levels of these environmental gradients, the spatial turnover of functional groups may further increase community diversity (Cornwell & Ackerly, 2009; Scrosati et al., 2011; de Bello et al., 2012; Cornell & Harrison, 2014). Furthermore, a spatial storage effect within rocky outcrops may enhance diversity (Scrosati et al., 2011), promoting source–sink dynamics where recruitment into suboptimal habitats is potentiated due to dispersal from more suitable habitats (Hanski, 1999; Keddy & Laughlin, 2022).

In the light of the mentioned framework, we analyzed the local determinants and regional processes that could determine the high plant diversity recorded at marine rocky outcrops of the Atlantic coast of Uruguay. Specifically, we evaluated the potential role of the regional species pool diversity (through the presence of different species assemblages according to their preferential environment or vegetation type), and the local determinants of plant diversity in a coast–inland gradient associated to stress and disturbance.

2 | MATERIALS AND METHODS

2.1 | Study area

Uruguay has a coastline of 473 km on the Río de la Plata and 233 km on the Atlantic Ocean (Goso et al., 2011), with a great diversity of environments such as: beaches, dune fields, sedimentary depressions,



lagoons, rocky shores, rocky outcrops and cliffs (Alonso-Paz & Bassagoda, 2006). Along the Atlantic coast of Uruguay, four rocky outcrops dominated by natural vegetation were selected: Punta Ballena (34.9132°S; 55.0458°W) in Maldonado, La Pedrera (34.5913°S; 54.12116°W), Cabo Polonio (34.4051°S; 53.7802°W) and Cerro Verde (33.9451°S; 53.5071°W) in Rocha (Figure 1). Punta Ballena, although located in the final section of the Río de la Plata estuarine, is mostly exposed to oceanic conditions and harbors exceptional plant diversity (Bonifacino, 2015; Puppo et al., 2020; Mai et al., 2022).

Geologically, Punta Ballena is the coastal southern tip of the Sierra de la Ballena (Figure 1), which constitutes a shear zone (Gomez Rifas, 1995) considered the tectonic limit between two different terrains: Nico Pérez (to the west) and Cuchilla Dionisio (to the east) (Bossi, 2003; Goso & Muzio, 2006). This shear zone is characterized by a set of intensely deformed metamorphic rocks made from materials of granite composition (Goso & Muzio, 2006). Milonite quartz and mylonitic porphyry, due to their resistance to erosion, determine the important outcrop ridges characteristic of Punta Ballena (Spoturno et al., 2012;

Faraone, 2023). Meanwhile, the remaining three study sites (La Pedrera, Cabo Polonio and Cerro Verde) are located along the Atlantic coast, corresponding to the Cuchilla Dionisio terrain. These outcrops are constituted by a series of ancient rocks (2300 MA, Paleoproterozoic and 500 Ma, Cambrian) on which sedimentary rocks and sediments were deposited from the Mesozoic to the present day (Goso & Muzio, 2006). Their topography is variable, in some cases in the form of a cape (Cabo Polonio, Figures 1d and 2a), while others are outcrops or cliffs exposed to the sea (e.g. La Pedrera, Figures 1c and 2j,k) and are composed of granite outcrops resistant to erosion (Goso et al., 2011) partially covered by eolic sands. These rocky outcrops delimit beach arches and are frequently associated with mobile dune systems that contribute to the supply of sand between neighboring beach arches (Panario & Piñeiro, 1997; Panario & Gutiérrez, 2005). In terms of land tenure and management policies, Cabo Polonio and Cerro Verde are national protected areas (IMPO, 2021), while Punta Ballena is private and the rocky outcrop of La Pedrera is of public domain, both socially appreciated for the variety of uses and activities that are carried out on them.

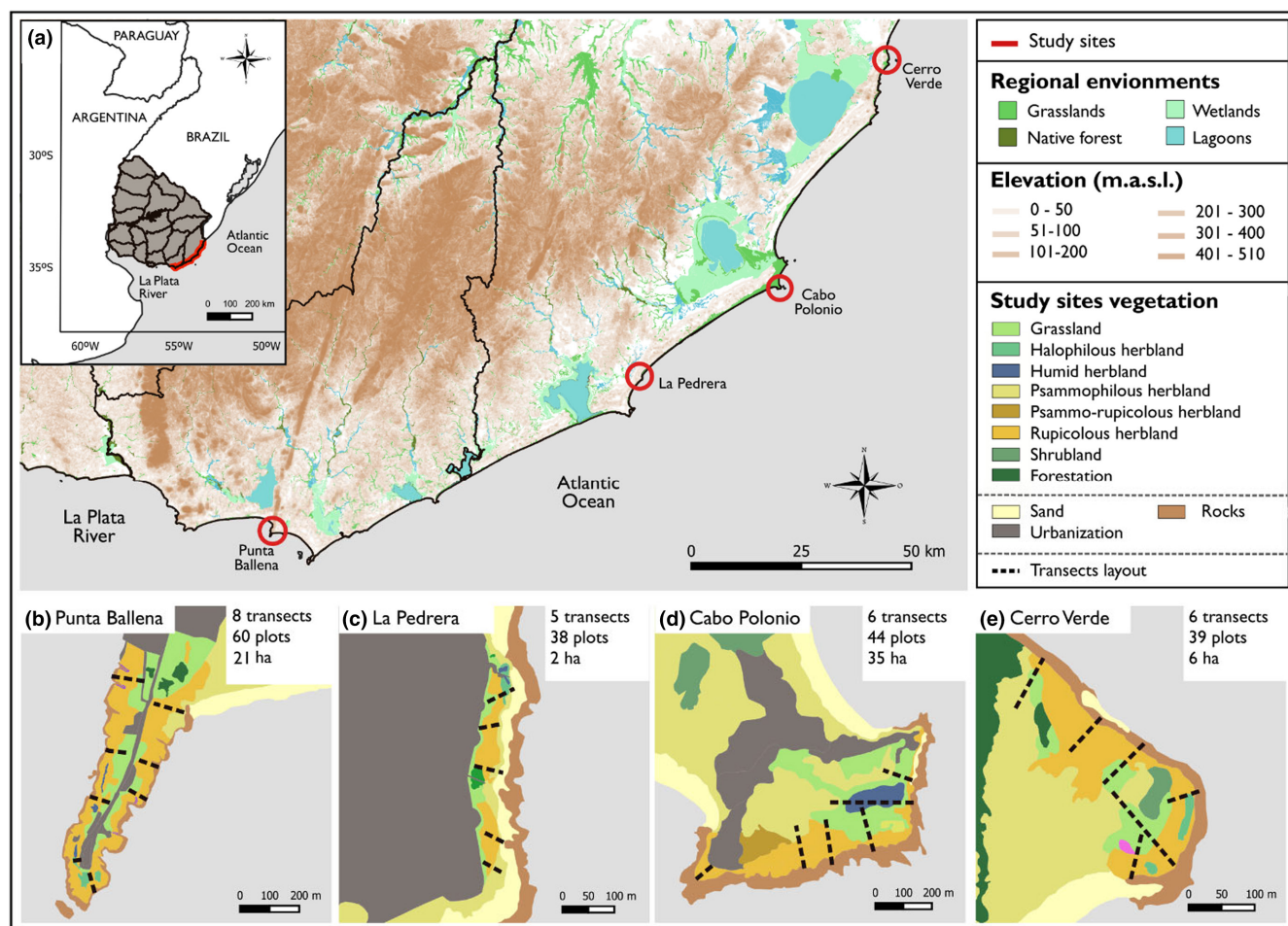


FIGURE 1 Study area location. (a) Marine rocky outcrops on the Atlantic coast of Uruguay and regional landscape environments. (b–e) Vegetation types and layout of sampling transects in each study site.

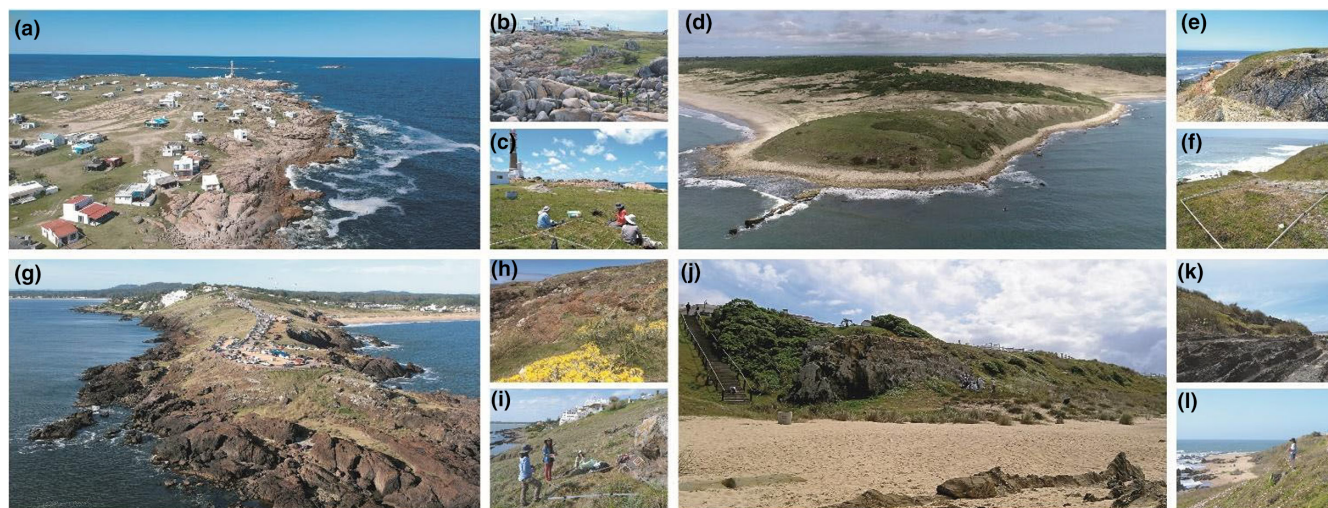


FIGURE 2 Representative images of each study site. Cabo Polonio: (a) aerial view, (b) rocky landscape, (c) sampling plot. Cerro Verde: (d) aerial view, (e) rocky outcrop slope, (f) sampling plot. Punta Ballena: (g) aerial view, (h) characteristic species among rocky ridges, (i) sampling plot. La Pedrera: (j) landscape view, (k) rocky slope, (l) sampling transect in slope.

According to the Köppen–Geiger climate classification system, the study area belongs to the “Cfa” climate category, characterized by a humid subtropical climate with hot, humid summers and mild to cool winters (Kottek et al., 2006). Mean annual temperature is about 17°C with extreme recorded temperatures of −3.5°C in winter, and 40.7°C in summer in the 2012–2022 period. Mean annual precipitation is 1160mm, and an average of 48 storm days per year were recorded (Meteomanz, 2023).

2.2 | Data collection

Field sampling was carried out in spring (September to early December) between 2019 and 2021. A stratified random sampling was developed in relation to the coast–inland gradient. For this purpose, transects perpendicular to the coastline arranged on both slopes and on the exposed tip were conducted at each study site. A total of 25 transects and 181 plots were registered in the four sites of the study system (Figure 1b–e). The number of transects and plots varies according to the surface with natural vegetation available in each study site (Figures 1b–e and 2). Each transect was divided into sampling strata, according to the zonation of the dominant substrate, and three sampling plots (2×2m) were located in each stratum, subdivided with a grid every 20cm (Figure 2). In each plot, all vascular plant species were recorded determining the observed richness per plot. The following local variables were recorded by plot: vegetation cover, elevation (above sea level, measure by a Garmin eTrex10 GPS), distance to the coast (measured with a tape measure), slope (was calculated in the leveled plot as the difference in height between the top and bottom corners of each plot), rocky orientation (protected, exposed and extremely exposed to the ocean) and substrate availability (calculated from the substrate depth measured by a graduate rod).

2.3 | Data analysis

2.3.1 | Regional approach

To evaluate the potential role of the species pool diversity in coastal rocky marine habitats, we follow Zobel's (2016) definition of regional species pool, as a *set of species occurring in a particular region that can potentially inhabit a site because of suitable local ecological conditions*. The regional pool was subdivided into different assemblages according to the preferential environment or vegetation type of each species. The preferential vegetation type of each species was assigned in the country and neighboring regions (southern Brazil and neighboring provinces of Argentina), based on the following sources: *Flora del Uruguay* database (Marchesi, unpublished data), *Flora del Cono Sur* (IBODA, 2023), and specific taxonomic revisions (e.g., Lezama & Bonifacino, 2012; Pasini & Ritter, 2012; Sassone et al., 2014; Valtierra, 2018). For undetermined taxa, the vegetation type was only assigned for those genera of which all the species share the same habitat. For widely distributed species that develop in different vegetation types, a *Generalist* assemblage was considered. The contribution of each species assemblage to the total richness was analyzed, and the relationship between each assemblage and the distance to the coast (main variable related to the coast–inland gradient) was evaluated through a quantile regression ($\tau = 0.95$). Quantile regression was used because of its capacity to capture ecological constraints (Cade & Noon, 2003). A hierarchical clustering analysis was performed in order to establish the difference in species composition among sampling plots in each study site. To perform the cluster analysis, the dissimilarity in species' occurrence among plots was estimated using the Jaccard index (Zuur et al., 2007) and the Ward linkage method was used to construct the dendrogram using the *vegan* R package (Oksanen et al., 2022). An indicator



species analysis (INDVAL, Dufrêne & Legendre, 1997) was applied using the *indicspecies* R package (De Caceres & Legendre, 2009) to identify species significantly associated with the groups obtained in the cluster analysis.

2.3.2 | Local approach

The effect of local determinants on species richness was analyzed through a Generalized Linear Model (GLM) with a Poisson distribution (Zuur et al., 2007). The GLM was fitted using a best subset model selection approach; where different GLMs were ranked according to the Akaike information criterion (AIC), and the model with the lowest AIC value was selected. These analyses were conducted with the *bestglm* R package (McLeod et al., 2020). The following environmental variables were incorporated into the analysis: elevation (meters above mean sea level; m a.s.l.) of the sampling plot, distance to the coast (m), substrate availability (cm³), slope exposure (categorical), slope value (cm), the study site, the interactions between elevation and distance to the coast, and between each environmental variable and the study site. Also, the effect of vegetation cover (number of internal squares of the plot occupied) was included as a community variable. Elevation, slope and distance to the coast were reported as good proxies of the environmental stress conditions affecting coastal habitats (Sperandii et al., 2019). A pseudo- R^2 was estimated for the model on the basis of the total explained deviance (Zuur et al., 2007). In order to facilitate the interpretation and comparison of the relative importance of predictor variables, the variables were log-transformed and standardized according to Schielzeth (2010). While all analyses were performed with standardized variables, figures were plotted on their original scale to facilitate direct interpretation of results. The study site was included as a fixed factor and not as a random factor, since we were interested in the explicit evaluation of the associations between richness and local conditions in each study site. Therefore, a complete fixed model was conducted instead of a mixed model with the site as a random variable.

3 | RESULTS

3.1 | Regional process

The floristic survey involved 343 taxa from 60 families (94% determined at species and 6% at genus level), representing a complex species pool that combines plants with nine different vegetation preferences (Table 1; Appendix S1). Unexpectedly, almost 56% of the species are from typically non-coastal vegetation types, such as *grasslands*, *hydrophilous* and *humid herblands*, *native forest and shrubland*, and *anthropic environment*; while coastal assemblages (*maritime environment*, *rupicolous* and *psammophilous herblands*) reaches 44% of the total richness (Figure 3a). The *grassland* assemblage was the

most species-rich in the study system, and in most of the study sites, followed by *rupicolous herbland* and *psammophilous herbland* assemblages (Table 1, Figure 3a, Appendix S2).

The spatial location of species assemblages varied along the coast-inland gradient (Figure 4). This pattern was particularly evident in the 95% quantile analysis, rather than in mean trends, indicating the putative action of an environmental filter constraining species' performances (Figure 4b–i). In these zonations the representation of the different assemblages changed: *maritime* or *psammophilous* species showed similar trends with higher representation closer to the coast; *grassland* and *rupicolous* species were more prevalent at intermediate distances. Conversely, species with greater freshwater requirements, such as those from *hydrophilous* and *humid herblands*, became more representative at greater distances from the coast. The representation of *generalist* species increased with distance from the coast, while *anthropic* species did not exhibit a clear relationship with this variable (Figure 4b–i).

The results of the hierarchical clustering analysis revealed a clear association between the aggregation of plots and the species assemblages (Table 1), with consistent patterns observed across all the study sites (Figure 3b, Appendix S3). The cluster groups were strongly linked to the species assemblages in each study site, since they exhibited numerous indicator species with high fidelity and specificity for each group (a total of 94 indicator taxa in the study system) (Figure 3b, Appendices S1 and S3). Specifically, plots dominated by *maritime* or *psammophilous* assemblages were clustered together and were predominantly observed closer to the coast (Figure 4, Appendices S1 and S3) with indicator species such as *Limonium brasiliense* and *Paspalum vaginatum*; *Dysphania retusa*, *Panicum racemosum*, *Senecio crassiflorus* and *S. platensis*, respectively. Plots characterized by *grassland* species were also grouped together and tended to be more common at intermediate distances from the coast (Figure 4, Appendices S1 and S3), with indicator species such as *Acmella decumbens*, *Andropogon ternatus*, *Aristida spegazzinii*, *Chascolytrum subaristatum*, *Eryngium nudicaule*, *E. sanguisorba*, *Herbertia lahue* subsp. *amoena*, *Hypoxis decumbens*, among other species. Similarly, *rupicolous* species were frequently observed at intermediate distances from the coast (Figure 4, Appendices S1 and S3) with indicator species such as: *Cliococca selaginoides*, *Dyckia remotiflora*, *Eryngium* aff. *paniculatum*, *Nassella filiculmis*, *Porophyllum brevifolium*, *Schlechtendalia luzulifolia*, *Spergularia rupestris*. *Anthropic* environment assemblage varied in frequency along the distance to the coast, with indicator species such as: *Carpobrotus edulis*, *Cladanthus mixtus*, *Lampranthus* sp. Finally, species with greater freshwater requirements from *hydrophilous* and *humid herblands* were predominantly found farther from the coast, with indicator species such as *Bacopa monnieri*, *Eleocharis montevidensis*, *Ischaemum minus*, *Lilaeopsis brasiliensis*, *Paspalum pumilum*, *Plantago australis*, among others (Figure 4, Appendices S1 and S3).



TABLE 1 Species assemblages from the regional pool present in the rocky marine habitats of the Atlantic coast of Uruguay.

Species assemblages	Description of the species assemblages	Representative species
Anthropic environment	Species that are common in disturbed environments and also involve widely distributed exotics, invasive exotics, and plants escaped from gardens and crops	<i>Agalinis communis</i> ; <i>Asparagus densiflorus</i> ; <i>Bellardia trixago</i> ; <i>Carduus pycnocephalus</i> ; <i>Carpobrotus edulis</i> ; <i>Cynodon dactylon</i> ; <i>Lampranthus</i> sp.; <i>Lysimachia arvensis</i> ; <i>Medicago</i> spp; <i>Sonchus</i> spp.
Forest and shrubland	Trees, shrubs, or arborescent species that typically grow in shrublands or forest (more commonly coastal or hillside forest)	<i>Colletia paradoxa</i> ; <i>Myrsine parvifolia</i> ; <i>Sideroxylon obtusifolium</i>
Generalist	Species with wide distributions, that develop in different vegetation types	<i>Aspilia montevidensis</i> , <i>Baccharis spicata</i> ; <i>Cyclospermum leptophyllum</i> , <i>Daucus pusillus</i> ; <i>Lolium multiflorum</i>
Grassland	Grasses, graminoids and herbs that typically grow in grasslands	<i>Acmella decumbens</i> , <i>Gamochaeta</i> spp, <i>Hypochaeris</i> spp; several Poaceae (e.g. <i>Aristida</i> , <i>Chascolytrum</i> , <i>Nassella</i> , <i>Schizachyrium</i>); <i>Dorstenia brasiliensis</i> ; <i>Eryngium nudicaule</i> , <i>E. sanguisorba</i> ; <i>Juncus capillaceus</i> , <i>J. imbricatus</i> ; <i>Wahlenbergia linarioides</i>
Humid herbland	Grasses, graminoids and herbs which grow in humid habitats, wet grasslands or depressions (not flooded)	<i>Centella asiatica</i> ; <i>Fimbristylis spadicea</i> ; <i>Herbertia pulchella</i> ; <i>Dichantherium sabulorum</i> , <i>Ischaemum minus</i> , <i>Panicum gounii</i> , <i>Paspalum pumilum</i> , <i>Stenotaphrum secundatum</i>
Hydrophilous herbland	Herbs which grow in temporary or permanently flooded habitats (e.g. wetlands, hydrophilous and swampy herblands)	<i>Bacopa monnieri</i> ; <i>Eleocharis</i> spp., <i>Juncus microcephalus</i> ; <i>Lilaeopsis brasiliensis</i> ; <i>Oldenlandia salzmännii</i>
Maritime environment ^a	Species adapted to salinity and tide, such as halophytic species (which develop adaptations to live in saline environments) and the psammophile species that grow in primary dunes or in the first line of the coast	<i>Apium prostratum</i> , <i>Limonium brasiliense</i> , <i>Paspalum vaginatum</i> , <i>Salicornia ambigua</i> , <i>Sporobolus coarctatus</i> , <i>Triglochin striata</i>
Psammophilous herbland ^a	Herbs, grasses, graminoids and suffrutices which grow in sandy soils of beaches and dunes, in psammophilous herblands	<i>Achyrocline satureioides</i> ; <i>Andropogon arenarius</i> ; <i>Baccharis gnaphalioides</i> ; <i>Cardionema ramosissima</i> ; <i>Cyperus trigynus</i> ; <i>Discaria americana</i> ; <i>Lucilia acutifolia</i> ; <i>Lupinus bracteolaris</i> , <i>L. multiflorus</i> ; <i>Oenothera</i> spp.; <i>Panicum racemosum</i>
Rupicolous herbland ^a	Species from hills, rocky outcrops or rupicolous herblands	<i>Aldama nudicaulis</i> , <i>Grazielia brevipetiolata</i> , <i>Grindelia orientalis</i> , <i>Porophyllum brevifolium</i> , <i>P. linifolium</i> ; several Cactaceae (e.g. <i>Parodia</i> spp.); <i>Cliococca selaginoides</i> ; <i>Crocantemum brasiliense</i> ; <i>Croton nitrariifolius</i> ; <i>Glechom marifolia</i> ; <i>Lathyrus nervosus</i> , <i>L. tomentosus</i> , <i>Lupinus bracteolaris</i> , <i>L. multiflorus</i> ; <i>Galium ericoides</i> , <i>Richardia humistrata</i> , <i>R. stellaris</i>

Note: Assemblages were obtained based on the typical environment or vegetation type in which each species is reported.

^aTypically coastal species.

3.2 | Local determinants

Plant richness was associated with elevation; distance to the coast and their interaction; the study site and its interaction with the distance to the coast; vegetation cover, and substrate availability ($R^2=0.63$; probabilities associated with each variable are presented in Figure 5). Among the study sites, Cabo Polonio showed the lowest richness per plot while Cerro Verde stood out with the highest richness (Figure 5a). Richness was promoted by vegetation cover (Figure 5b) and decreased with the availability of substrate (Figure 5c). Both elevation and distance to the coast promote species richness; however, significant interactions between them and with the study site were detected. At low elevation, all sites presented a positive effect of distance to the coast on species richness, with the exception of Cerro Verde which presented a minor effect. At middle elevation, richness decreased at La Pedrera and Cerro Verde, but increased at Cabo Polonio and Punta Ballena. Finally, at high elevation, a range from large positive to

negative effects of distance to the coast on plot richness was observed along study sites (Figure 5d). This heterogeneity of results is rooted in the contrasting geomorphology, with large differences in the range of elevations and exposure observed in each site (see Section 4).

4 | DISCUSSION

Marine rocky outcrops are stressful habitats, in which local processes constrain diversity by the action of strong physical local filters, competition for scarce resources (e.g. soil, nutrients, freshwater), and frequent disturbances (Callaway & Walker, 1997; Forey et al., 2008, 2009; Scrosati et al., 2011; Grime & Pierce, 2012; Chappuis et al., 2014; Qi et al., 2018; Keddy & Laughlin, 2022). However, plant communities in the marine rocky outcrops of Uruguay challenge this assumption, displaying remarkably high diversities (Alonso-Paz & Bassagoda, 2003; Delfino & Masciadri, 2005; Masciadri et al., 2006; Mai et al., 2022). Here, we provide evidence that this exceptional

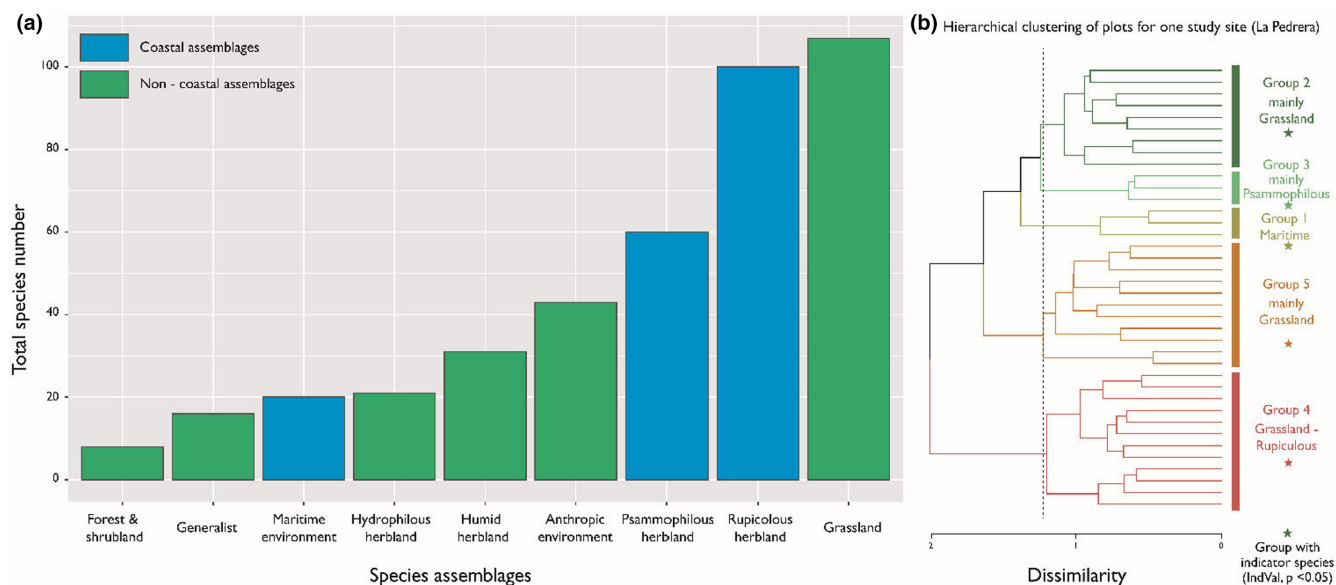


FIGURE 3 Species assemblages observed in the marine rocky outcrops of Uruguay. (a) Total species number for each species assemblage. (b) Cluster representation of plot similarity (for La Pedrera community). Each cluster is associated with a species assemblage based on its indicator species (IndVal) (see Appendix S3 for the clusters associated with all the study sites).

biodiversity responds to the combined effect of regional and local processes. Explicitly, we first showed that these communities are assembled from a regional species pool composed of nine species assemblages, which represent contrasting environmental affinities and a large functional diversity. Secondly, the trends in local conditions along the coast-inland gradient might foster a turnover in habitat suitability, favoring distinct species assemblages in different zones along each rocky outcrop, thus allowing species coexistence at the community level. Third, small-scale richness (at plot scale) was constrained by the distance to the coast and its interaction with elevation, supporting the action of a filter associated with stress and disturbance conditions. Fourth, when small-scale conditions were suitable for high vegetation cover, larger richness was observed; however, an increase in substrate availability at this scale may lead to direct plant competition reducing diversity. In summary, our findings suggest that the interaction between a functionally diverse regional species pool and the local heterogeneity of rocky outcrops, along with conditions that either enhance or attenuate the effects of the marine stress and disturbance gradient, may explain the high diversity of these communities and the local arrangement of species.

4.1 | Regional processes

Regionally, the identification of different species assemblages, which display a spatial segregation within rocky outcrops, demonstrates the coexistence of multiple species from the regional pool with distinct habitat preferences in local areas (Figure 3a, Appendix S2). Propagules from these nine vegetation types display a mass effect that enhances the local representation of biotas (e.g. Leibold et al., 2004; Vellend, 2016), and denotes the importance of

the exchange of individuals between the marine rocky outcrops and several surrounding regional environments (Figure 1a). While some of these species assemblages are typically associated with the coast (e.g. *maritime environment* or *psammophilous hermland*), many others are predominantly observed in non-marine environments such as *grasslands*, *native forests and shrublands*, *hydrophilous herblands* or *anthropic environments*. The fact that *grassland* assemblage-dominated marine rocky outcrops reflect the strong influence of the *Rio de la Plata Grasslands*, the dominant regional vegetation (Soriano, 1991; Andrade et al., 2018). Several species exhibit adaptations and a range of life forms (Boeger & Gluzszak, 2006; Mai et al., 2022) which likely result in different strategies to overcome the environmental filter imposed by coastal habitats. This highlights the importance not only of connectivity among remnant vegetation patches but also of a landscape configuration at a regional scale that ensures species dispersal among different environments (Borthagaray et al., 2018; Borthagaray, Cunillera-Montcusí, Bou, Biggs, et al., 2023; Borthagaray, Cunillera-Montcusí, Bou, Tornero, et al., 2023).

The fact that most populations in this system could be at the extreme of the range of environmental conditions at which they could persist is also a topic of attention (Abeli et al., 2014; de Medeiros et al., 2018). Extreme conditions are associated with nonlinear transitions between persistence and non-persistence regimes (Holt & Keitt, 2005; de Medeiros et al., 2018), which call attention to the ongoing degradation of this habitat with urbanization (Gadino & Taveira, 2020) and the introduction of exotic species (Delfino & Masciadri, 2005; Masciadri et al., 2010; Marchesi et al., 2013; Defeo et al., 2021; Mai et al., 2022; Grattarola et al., 2024). Populations in marginal conditions could experience stagnation or decline, or even be on the border of local extinction (de Medeiros et al., 2018), being

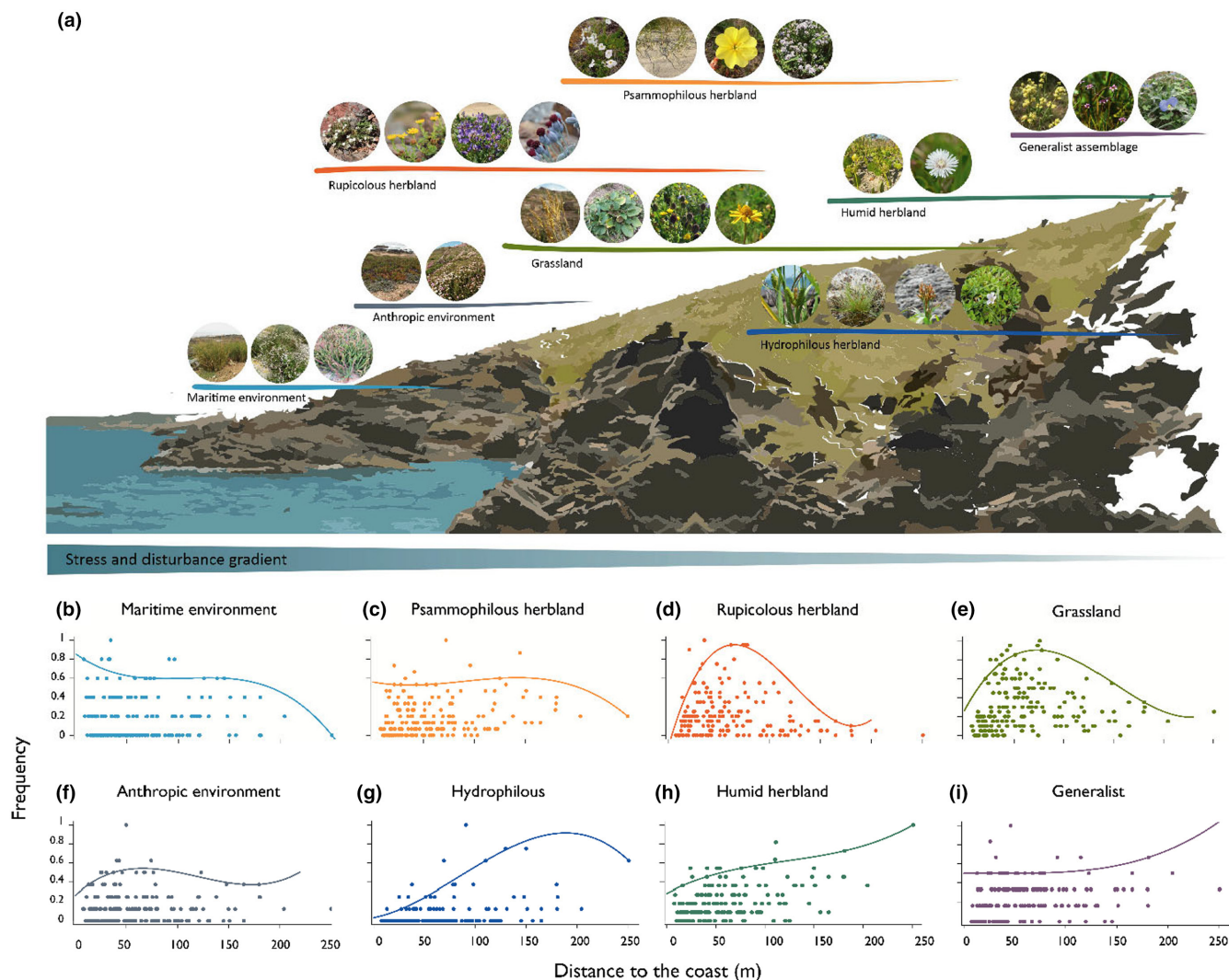


FIGURE 4 Representation of species assemblages along the stress and disturbance gradient in marine rocky outcrops of the Atlantic coast of Uruguay. (a) Spatial ordination of species assemblages along the coast–inland gradient, with representative species of each assemblage: Maritime environment: *Sporobolus coarctatus*; *Limonium brasiliensis*; *Salicornia ambigua*. Rupicolous herbland: *Spergularia rupestris*; *Grindelia orientalis*; *Lathyrus nervosus*; *Porophyllum linifolium*. Anthropogenic: *Carpobrotus edulis*; *Lampranthus* sp. Grassland: *Sorghastrum pellitum*; *Dorstenia brasiliensis*; *Eryngium sanguisorba*; *Acmella decumbens*. Psammophilous herbland: *Petunia axillaris*; *Panicum racemosum*; *Oenothera longiflora*; *Polygala cyarissias*. Hydrophilous herbland: *Carex vixdentata*; *Bulbostylis juncoideis*; *Cyperus prolixus*; *Bacopa monnieri*. Humid herbland: *Hydrocotyle bonariensis*; *Picrosia longifolia*. Generalist assemblage: *Baccharis spicata*; *Sisyrinchium minutiflorum*; *Commelina erecta*. (b–i) Frequency of occurrence of species assemblages along the distance to the coast (as a proxy of the stress and disturbance gradient). The solid lines indicate 0.95 quantile regressions. Forest and shrubland assemblage was not included due to the limited number of observations.

vulnerable to small changes in vegetation cover, patch area, or interactions with invasive species (Mugnai et al., 2022). On the other hand, at the individual level, in these extreme environmental conditions, functional plasticity and local ecotypes may be essential for the persistence of several species. Ecotypes were explicitly shown by taxa with physiognomic and morphological variations in comparison to individuals growing in their typical habitat (see Mai et al., 2022). This was observed in woody species (trees, shrubs and sub-shrubs) which are frequently comparatively smaller than in their typical habitat, most of them developing a creeping habit (e.g. *Baccharis patens*, *B. linearifolia*, *Grazielia brevipedunculata*, *Myrsine parvifolia*, *Phyllanthus ramillosus*, *Schinus weinmannifolius*, *Sideroxylon obtusifolium*, *Varronia*

curassavica). In turn, herbaceous species may develop reptant habits with prostrate or decumbent stems (e.g. *Aldama nudicaulis*, *Viviania albiflora*, *Stylosanthes leiocarpa*) and several species develop thickening stems, leaves and subterranean structures such as ligneous bases, xylopodium, and rhizomes (e.g. *Calea uniflora*, *Convolvulus hermanniae*, *Gomphrena perennis*, *Oxalis* spp., *Wahlenbergia linarioides*). Finally, some plants demonstrated changes in color, indument and life form (e.g. *Dicliptera squarrosa*, *Grazielia brevipedunculata*, *Eryngium* aff. *paniculatum*). In this scenario, the development of local ecotypes has even led to the identification of new species or varieties exclusive to some coastal sites (e.g. *Acicarpha obtusisepala*, *Euphorbia rochaensis*, *Noticastrum malmei*, *Petunia integrifolia* subsp. *depauperata*,

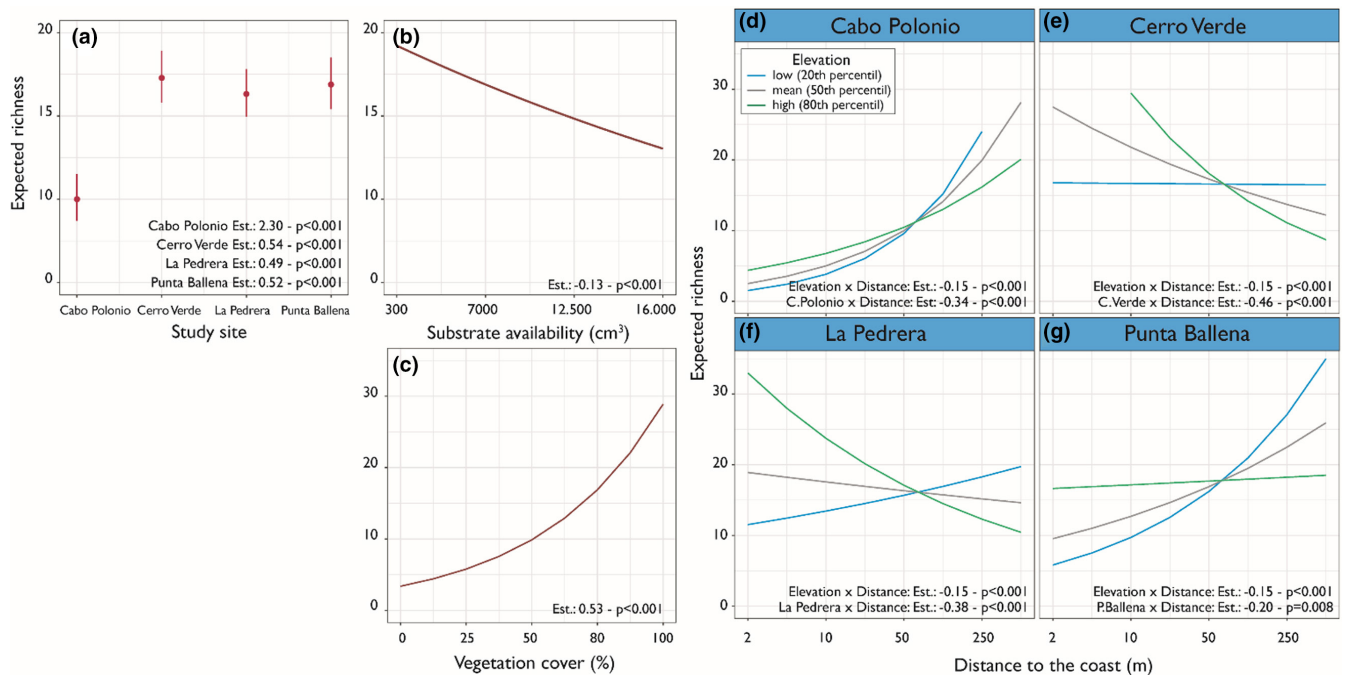


FIGURE 5 Effect of local determinants on expected species richness, estimated from 181 plots. (a) Expected richness across study sites. (b) Effect of substrate availability. (c) Effect of vegetation cover. (d–g) Effect of distance to the coast interacting with elevation and the study site.

Porophyllum brevifolium, *Porophyllum spathulatum*, *Senecio ostenii* var. *balaenicus*, *Trichocline cisplatinia*).

We found that the environmental filter varies along the coast–inland gradient, evidenced in both plant richness and the spatial turnover of species aggregations (e.g. Cornwell & Ackerly, 2009; Arim et al., 2023) (Figures 3b and 4, Appendix S3). The coexistence of different species assemblages is facilitated by the high environmental heterogeneity inherent to these habitats, as previously noted for Cerro Verde (Alonso-Paz & Bassagoda, 2003), Cabo Polonio (Delfino & Masciadri, 2005; Masciadri et al., 2006) and Punta Ballena (Mai et al., 2022). Wet depressions and ridges provide freshwater in certain areas, while microtopographies create patches of soil of varying sizes and degrees of protection from harsh conditions. The increase in soil availability, combined with the attenuation of the coast–inland gradient may promote competition and recruitment of species without evident adaptations to the coastal environment (e.g. species from grasslands). Heterogeneity influences the spatial variation of local abiotic conditions by generating microhabitats, which in turn may facilitate species' coexistence and mitigate negative species interactions (Kraft et al., 2015; Carneiro et al., 2021; Dayrell et al., 2021; Arim et al., 2023). The non-marine species not only have the ability to overcome the strong environmental filter present in marine rocky outcrops, but also find microsites with conditions for their development, mainly at middle and high distances to the coast (Figure 4). Cluster analysis across the different study sites systematically points to a congruent aggregation of plots, strongly related to different species assemblages (Figure 3b, Appendix S3), with contrasting functional compositions. As a consequence, the combined effect of a large set of species from the regional pool associated with

contrasting microenvironmental conditions and large internal heterogeneity in marine rocky outcrops is probably a main determinant of the exceptionally high biodiversity of these communities.

4.2 | Local variables effect

Study sites differed in their species richness probably due to the inherent characteristics of each rocky outcrop. They exhibit geological differences and variations in geomorphology and some are rocky cliffs while others are headlands, varying in their projection and exposure to the ocean. Also, the differential location along the Atlantic gradient, which conditions both salinity levels and the frequency of disturbances by extreme climatic events, as well as the landscape configuration and their proximity to other natural environments such as wetlands, lagoons, hillside, and even to patches of well-preserved grasslands (Figure 1), may explain these richness differences (Figure 5a) and the different representation of species assemblages among the study sites (Appendix S2). The protection policies of each site and their management are also relevant: Cabo Polonio and Cerro Verde are national protected areas (IMPO, 2021), while Punta Ballena does not have any type of protection or management for its conservation and La Pedrera presents an incipient vegetation management. Cerro Verde stands out for having a distance of about 5 km from the nearest urbanization, while the remaining sites are surrounded or close to an urbanized matrix. A substantial difference between both protected areas is that Cabo Polonio has urban constructions close to the rocks and scattered throughout the tombo (Figure 2a) (Delfino & Masciadri, 2005; Masciadri et al., 2006).

As a consequence, the houses themselves (through landfills, generation of shade, drains, or sanitary drainage, etc.) and the use and management around them, could be relevant factors explaining the lower richness observed in this study site (Figure 5a), as well as the relevance of the *anthropic* assemblage contribution (Appendices S1 and S2).

The differences among sites in natural areas available for vegetation, the geological origin, topography and geomorphology (Figure 2) could also magnify or attenuate the effect of elevation and distance to the coast, main variables that promote species richness. The intensity of stress and physical disturbances decreases with distance to the coast, and varies with salinity. The relaxation of these two constraints tends to favor species richness as we move away from the coast (Forey et al., 2009). On one hand, in several study sites (Punta Ballena, La Pedrera and Cabo Polonio), at areas close to the coastline and at the lowest elevation values, environmental severity is extreme and only salinity-tolerant species (*maritime environment* assemblage) can germinate and grow, explaining the lowest plant richness (Figures 4 and 5d–g). As the distance to the coast increases but the influence of harsh conditions still persists, plant richness increases either mediated by colonization of species (from the rest of the assemblages from the regional pool) or through the effect of positive interactions among plants (Bertness & Hacker, 1994; Sánchez-Martín et al., 2023). Among these assemblages, anthropic species (which includes invasive aliens) represent a threat to the diversity of native species, and especially to vulnerable or threatened native and endemic species (Masciadri et al., 2010; Mai et al., 2022; Grattarola et al., 2024). Anthropic species dominance changes in relation to the study site (Appendix S2), being relevant for example the presence of *Cynodon dactylon* in Punta Ballena and Cerro Verde, *Carpobrotus edulis* in La Pedrera and Cabo Polonio, and *Asparagus densiflorus* in La Pedrera (Appendix S1). On the other hand, areas with greater distance to the coast and higher elevation values exhibit low diversity, and species adapted to insolation (e.g. *rupicolous herbland* assemblage) or with higher performance of competitive traits are expected (Callaway & Walker, 1997; Callaway et al., 2002; Kraft et al., 2015).

Availability of substrate negatively affects species richness, supporting direct plant–plant interactions and competitive exclusion in plots with more resources and homogeneous micro-environmental conditions. Contrarily, vegetation cover promotes plant diversity probably by an effect of more individuals, either through the progressive colonization of species from the regional pool (Figure 5; Storch et al., 2018; Keddy & Laughlin, 2022), or through facilitation mechanisms among species (Callaway, 1997; Sánchez-Martín et al., 2023). Positive interactions among neighboring species could be generated by direct or indirect effects (Callaway, 1997). In rocky plant communities, direct effects could be the retention of substrate, accumulation of humidity and nutrients and the provision of shade, while indirect effects are related to protection under climatic disturbances, attraction of shared pollinators, and changes in soil mycorrhizal or microbial communities,

among others. Several authors have suggested the importance of facilitation for increasing diversity at high but not extreme stress conditions (at intermediate levels of environmental severity) by expanding the distribution range of stress-intolerant competitive species into harsh physical conditions (Choler et al., 2001; Callaway et al., 2002; Brooker et al., 2008), as could be happening with non-marine plant species present in these rocky communities. Considering that these habitats support rare or exclusive species (Alonso-Paz & Bassagoda, 2003; Mai et al., 2022), facilitation may favor the presence of these particular species, favoring the coexistence of species with functional differences and reducing performance disparities at mature stages (Sánchez-Martín et al., 2023). More in-depth studies should be carried out on these systems to understand in detail how the facilitation mechanisms are operating.

5 | CONCLUSIONS

Explicitly focusing on the interplay between local and regional determinants of biodiversity, the present study significantly illuminated the main determinants of plant diversity of marine rocky outcrops. The interplay between regional landscape, microscale heterogeneity, and the connection with several and functionally contrasting sources of species from the regional pool is indicated here as a key element in understanding the diversity of marine rockeries. The contrasting selection regimen of each species assemblage associated with the extreme environmental conditions, the small size of populations, and the isolation from the optimal habitat, may determine that these habitats could act as nursery zones for taxonomic and functional biodiversity. Coastal urbanization and changes in land cover are disconnecting marine rocky communities from the regional source of species that determine their resilience after disturbance (Bartasaghi, 2015; Cunillera-Montcusí et al., 2021). In addition, the progressive development of urbanization around these rocky habitats (Gadino & Taveira, 2020), which transforms the microrelief of the sites, increases the coverage of substrate for gardens and favors the introduction of non-native species (some of them invasive exotics), and leads to modification of the natural conditions related with the marine stress gradient that supports their native vegetation. Additionally, the lack or inadequate management plans for vegetation (e.g., lack of control of invasive species, mowing of grasses to promote native diversity, etc.) and the development of incompatible activities with the conservation of these sites (e.g., access for vehicles, or use as improvised parking places), compromise the determinant factors which promote the coexistence of species and maintain the exceptional diversity of these habitats. As a consequence, several of the rocky populations in the Atlantic coast of Uruguay could in the near future become no longer persistent or may have a large extinction debt (Diamond, 2001) due to the extensive landscape change recently observed on the coast of Uruguay (Bartasaghi, 2015; Defeo et al., 2021; Orlando et al., 2021; McLachlan & Defeo, 2023). We hope that the present contribution will lead to an advance in



understanding the mechanisms that shape plant diversity in marine rocky habitats, and to motivate the adequacy or implementation of the necessary and urgent actions for their conservation.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Patricia Mai, Matías Arim, Eduardo Marchesi conceived of the research idea; Laura Cappuccio, Sebastián Fernández, Ninoska Idjiloff, Patricia Mai, Antonella Pollero and María Zabaleta performed the field sampling, digitized the data, and participated in the species identification. Species were confirmed by Eduardo Marchesi, and specialists of some families. Patricia Mai analyzed the data, created figures and tables, and interpreted the results in cooperation with Matías Arim and Eduardo Marchesi; Patricia Mai and Matías Arim wrote the first draft. Antonella Pollero generated the study area map and Sebastián Fernández provided several photos. All authors contributed to the final version of the manuscript.

ACKNOWLEDGEMENTS

Special thanks are due to F. Lezama and F. Haretche for collaboration in the identification of some specimens, M. Bonifacino for discussion in relation to ecotypes, T. Eizmendi for the realization of the graphical abstract, and several collaborators for their enthusiastic participation in fieldwork. The aerial photos were generously shared by N. Teryda and G. Velez from Asociación Civil Karumbé (Cerro Verde), N. Chacón (Punta Ballena) and S. Decuadro (Cabo Polonio). We would also thank the DEGEA colleagues for the exchange of ideas, F. Maresca for language revision, and anonymous reviewers whose contributions substantially improved the article.

FUNDING INFORMATION

This research was funded by the Comisión Sectorial de Investigación Científica (CSIC-UdelaR), with contributions of Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA), and through a PhD scholarship to P.M. by the Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) and Comisión Académica de Posgrado (CAP); and financial support of CSIC-grupos (ID 657725) to M.A.

DATA AVAILABILITY STATEMENT

The original data set and codes that support this study are available at <https://doi.org/10.5281/zenodo.11122826>.

ORCID

Patricia Mai  <https://orcid.org/0000-0003-0311-2131>

REFERENCES

- Abeli, T., Gentili, R., Mondoni, A., Orsenigo, S. & Rossi, G. (2014) Effects of marginality on plant population performance. *Journal of Biogeography*, 41(2), 239–249.
- Alonso-Paz, E. & Bassagoda, M.J. (2003) Survey of the flora and plant communities of Cerro Verde, Rocha, Uruguay. (Spanish). *Comunicaciones Botánicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 127, 1–20.
- Alonso-Paz, E. & Bassagoda, M.J. (2006) Flora and vegetation of the platense and atlantic Uruguayan coast (Spanish). In: Menafra, R., Rodríguez-Gallego, L., Scarabino, F. & Conde, D. (Eds.) *Bases*

for the conservation and management of the Uruguayan coastline. Montevideo: Vida Silvestre Uruguay, pp. 71–88. Available from: <http://es.slideshare.net/vsuy/vsuy-bases-para-la-conservacin-y-el-manejo-de-la-costa-uruguaya2006>

- Andrade, B.O., Marchesi, E., Burkart, S., Setubal, R.B., Lezama, F., Perelman, S. et al. (2018) Vascular plant species richness and distribution in the Río de la Plata grasslands. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 3, 250–256. Available from: <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy063>
- Arim, M., Pinelli, V., Rodríguez-Tricot, L., Ortiz, E., Illarze, M., Fagúndez-Pachón, C. et al. (2023) Chance and necessity in the assembly of plant communities: Stochasticity increases with size, isolation and diversity of temporary ponds. *Journal of Ecology*, 111(8), 1641–1655. Available from: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14119>
- Bartessaghi, M.L. (2015) *Fragmentation and connectivity of the coastal landscape for vertebrates and invertebrate's priority for conservation* (Spanish). Master thesis in biological sciences. Pedeciba. Universidad de la República, Uruguay.
- Bertness, M.D. & Hacker, S.D. (1994) Physical stress and positive associations among marsh plants. *The American Naturalist*, 3, 363–372. Available from: <https://doi.org/10.1086/285681>
- Boeger, M.R.T. & Gluzek, R.M. (2006) Structural adaptations of seven plant species to the environmental conditions of sand dunes in Santa Catarina, Brazil (Portuguese). *Iheringia, Série Botânica*, 61(1/2), 73–82.
- Bonifacino, M. (2015) *Flora and vegetation of Punta Ballena – Maldonado* (Spanish). Technical Report. Facultad de Agronomía, Facultad de Ciencias. Udelar. 8p. Available from: <https://ppduruguay.undp.org.uy/wp-content/uploads/2020/07/INVESTIGACIONES-Informe-Mauricio-B.pdf>
- Borthagaray, A.I., Cunillera-Montcusí, D., Bou, J., Biggs, J. & Arim, M. (2023) Pondscape or waterscape? The effect on the diversity of dispersal along different freshwater ecosystems. *Hydrobiologia*, 850(15), 3211–3223. Available from: <https://doi.org/10.1007/s10750-022-05123-0>
- Borthagaray, A.I., Cunillera-Montcusí, D., Bou, J., Tornero, I., Boix, D., Anton-Pardo, M. et al. (2023) Heterogeneity in the isolation of patches may be essential for the action of metacommunity mechanisms. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11, 1–12. Available from: <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1125607>
- Borthagaray, A.I., Soutullo, A., Carranza, A. & Arim, M. (2018) A modularity-based approach for identifying biodiversity management units. *Revista Chilena de Historia Natural*, 91(1), 11–15. Available from: <https://doi.org/10.1186/s40693-018-0072-y>
- Bossi, J. (2003) Stratigraphy of the Precambrian of Uruguay: tectono-stratigraphic terrains and geochronology (Spanish). In *Revista de la Sociedad Uruguaya de Geología. Publicación Especial N°1. II Taller sobre la Estratigrafía del Precámbrico del Uruguay*, 1–17.
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieses, L.A., Kunstler, G. et al. (2008) Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 96, 18–34. Available from: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01295.x>
- Cade, B.S. & Noon, B.R. (2003) A gentle introduction to quantile regression for ecologists. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(8), 412–420.
- Callaway, R.M. (1997) Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. *Oecologia*, 112(2), 143–149. Available from: <https://doi.org/10.1007/s004420050293>
- Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R. et al. (2002) Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417(6891), 844–848. Available from: <https://doi.org/10.1038/nature00812>
- Callaway, R.M. & Walker, L.R. (1997) Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78, 1958–1965. Available from: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1958:CAFASA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1958:CAFASA]2.0.CO;2)



- Cantero, J.J., Barboza, G.E., Nuñez, C.O., Volkmann, L., Chiarini, F.E., Bernardello, G.L.M. et al. (2017) *Rupicolous plants of Central Argentina* (Spanish). Universidad Privada Antenor Orrego. 1: 496 p.
- Carneiro, I.M., Bertocci, I., Paiva, P.C. & Széchy, M.T.M. (2021) Natural and anthropogenic factors as possible drivers of variability in rocky shore assemblages at multiple spatial scales. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 262(11), 107577. Available from: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107577>
- Cartwright, J. (2019) Ecological islands: conserving biodiversity hotspots in a changing climate. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 17(6), 331–340. Available from: <https://doi.org/10.1002/fee.2058>
- Chappuis, E., Terradas, M., Cefali, M.E., Mariani, S. & Ballesteros, E. (2014) Vertical zonation is the main distribution pattern of littoral assemblages on rocky shores at a regional scale. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 147, 113–122. Available from: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.05.031>
- Chebataroff, J. (1950) Halophytic vegetation of the Uruguayan coast (Spanish). In *Revista de la Facultad de Humanidades y Ciencias*. Universidad de la República. Montevideo: Año IV, 5: 81–98. Available from: <http://humanidades-digitales.fhuce.edu.uy/items/show/131>
- Chebataroff, J. (1952) Vegetation of saline soils (Spanish). *Revista Uruguaya de Geografía*, Montevideo, 6, 71–100.
- Choler, P., Michalet, R. & Callaway, R.M. (2001) Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*, 12, 3295–3308. Available from: <https://doi.org/10.1007/BF02851899>
- Cornell, H.V. & Harrison, S.P. (2014) What are species pools and when are they important? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45(1), 45–67. Available from: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091759>
- Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. (2009) Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79, 109–126. Available from: <https://doi.org/10.1890/07-1134.1>
- Cunillera-Montcusí, D., Borthagaray, A., Boix, D., Gascón, S., Sala, J., Quintana, X. et al. (2021) Metacommunity resilience against simulated gradients of wildfire: disturbance intensity and species dispersal ability determine landscape recover capacity. *Ecography*, 44, 975–1130. Available from: <https://doi.org/10.1111/ecog.05347>
- Dayrell, R.L.C., Fuzessy, L.F., Azevedo, L.O., Lambers, H., Veneklaas, E.J. & Silveira, F.A.O. (2021) How does spatial micro-environmental heterogeneity influence seedling recruitment in ironstone outcrops? *Journal of Vegetation Science*, 32(2), 1–14. Available from: <https://doi.org/10.1111/jvs.13010>
- de Bello, F., Price, J.N., Münkemüller, T., Liira, J., Zobel, M., Thuiller, W. et al. (2012) Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. *Ecology*, 93, 2263–2273. Available from: <https://doi.org/10.1890/11-1394.1>
- De Caceres, M. & Legendre, P. (2009) Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology*, 90(12), 3566–3574. Available from: <https://doi.org/10.1890/08-1823.1>
- de Medeiros, C.M., Hernández-Lambrão, R.E., Ribeiro, K.A.F. & Agudo, J.Á.S. (2018) Living on the edge: do central and marginal populations of plants differ in habitat suitability? *Plant Ecology*, 219(9), 1029–1043.
- Defeo, O., McLachlan, A., Armitage, D., Elliott, M. & Pittman, J. (2021) Sandy beach social-ecological systems at risk: regime shifts, collapses, and governance challenges. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 19(10), 564–573. Available from: <https://doi.org/10.1002/fee.2406>
- Delfino, L. & Masciadri, S. (2005) Floristic survey at Cabo Polonio, Rocha, Uruguay (Spanish). *Iheringia*, 2, 119–128.
- Diamond, J. (2001) Dammed experiments! *Science*, 294(5548), 1847–1848. Available from: <https://doi.org/10.1126/science.1067012>
- Dufrêne, M. & Legendre, P. (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67, 345–366. Available from: [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAISTJ\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAISTJ]2.0.CO;2)
- Eriksson, O. (1993) The species-pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos*, 68(2), 371–374. Available from: <https://doi.org/10.2307/3544854>
- Fagúndez, C. & Lezama, F. (2005) *Spatial distribution of the coastal vegetation in the Platense and Atlantic Uruguayan littoral* (Spanish). Montevideo: Freplata, Uruguay, p. 36.
- Faraone, M. (2023) *Inventory of the geological patrimony of Uruguay based on thematic categories: definition of the method and its implementation* (Spanish). Master thesis, Escola de Ciências, Universidade do Minho. Braga, Portugal.
- Forey, E., Chapelet, B., Vitasse, Y., Tilquin, M., Touzard, B. & Michalet, R. (2008) The relative importance of disturbance and environmental stress at local and regional scales in French coastal sand dunes. *Journal of Vegetation Science*, 19(4), 493–502.
- Forey, E., Lortie, C.J. & Michalet, R. (2009) Spatial patterns of Association at Local and Regional Scales in coastal sand dune. *Journal of Vegetation Science*, 20(5), 916–925.
- Gadino, I. & Taveira, G. (2020) Land planning and management in coastal zones with second homes. The case of east region, Uruguay (Spanish). *Revista de geografía Norte Grande*, 77, 233–251. Available from: <https://doi.org/10.4067/S0718-34022020000300233>
- Gomez Rifas, C. (1995) *The "sierra Ballena" sinistral shear zone in Uruguay* (Portuguese). Doctoral thesis, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- González, A. & Picasso, G. (2015) *Cabo Polonio national park flora guide* (Spanish). Montevideo: Ministerio de Vivienda Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente (MVOTMA), p. 224.
- Goso, C., Mesa, V. & Alvez, M.C. (2011) Geological-environmental synopsis of the platense and Atlantic Coast of Uruguay (Spanish). In: López, R.Á. & Marcomini, S.C. (Eds.) *Problems of coastal environments*. Buenos Aires, Argentina: Editorial Croquis SRL, pp. 59–76.
- Goso, C. & Muzio, R. (2006) Geology of the Uruguayan coast and its associated mineral resources (Spanish). In: Menafrá, R., Rodríguez-Gallego, L., Scarabino, F. & Conde, D. (Eds.) *Bases for the conservation and management of the Uruguayan coastline*. Montevideo: Vida Silvestre Uruguay, pp. 9–19.
- Grattarola, F., Rodríguez-Tricot, L., Zarucki, M. & Laufer, G. (2024) Status of the invasion of *Carpobrotus edulis* in Uruguay based on citizen science records. *Biological Invasions*, 26, 935–942. Available from: <https://doi.org/10.1007/s10530-023-03242-w>
- Grime, J.P. & Pierce, S. (2012) *The evolutionary strategies that shape ecosystems*. Chichester: Wiley-Blackwell.
- Hanski, I. (1999) Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamics landscapes. *Oikos*, 87, 209–219.
- Holt, R.D. & Keitt, T.H. (2005) Species' borders: A unifying theme in ecology. *Oikos*, 108(1), 3–6.
- Hubbell, S.P. (2001) *A unified theory of biodiversity and biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press, p. 392.
- IBODA. (2023) *Database. Flora of the southern cone* (Spanish). Instituto de Botánica Darwinion, Buenos Aires, Argentina. Available from: <http://conosur.floraargentina.edu.ar/>
- IMPO. (2021) *Official Information Center. Regulations and legal notices of Uruguay* (Spanish). Available from: Cabo Polonio: <https://www.impo.com.uy/bases/decretos/337-2009>. Cerro Verde: <https://www.impo.com.uy/bases/decretos/285-2011>
- Keddy, P.A. & Laughlin, D.C. (2022) *A framework for community ecology: species pools, filters and traits*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 360.
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B. & Rubel, F. (2006) World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, 15, 259–263.
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S. & Levine, J.M. (2015) Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29(5), 592–599. Available from: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>



- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F. et al. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601–613. Available from: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>
- Lezama, F. & Bonifacio, J.M. (2012) Synopsis of *Aristida* (Poaceae) for Uruguay (Spanish). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 1–2, 135–143.
- Mai, P., Zabaleta, M., Cappuccio, L., Pollero, A. & Marchesi, E. (2022) Vascular plants of Punta Ballena: dataset for conservation of an endangered hotspot from Uruguay. *Neotropical Biology & Conservation*, 17(2), 163–195. Available from: <https://doi.org/10.3897/neotropical.17.e84893>
- Marchesi, E. (Unpublished data) *Flora of Uruguay Database*.
- Marchesi, E., Alonso-Paz, E., Delfino, L., García, M., Haretche, F. & Brussa, C. (2013) Vascular plants (Spanish). In: Soutullo, A., Clavijo, C. & Martínez-Lanfranco, J.A. (Eds.) *Priority species for conservation in Uruguay. Vertebrates, continental mollusks and vascular plants* (Spanish). Montevideo: SNAP/DINAMA/MVOTMA y DICYT/MEC, pp. 27–71. Available from: https://www.gub.uy/ministerio-ambiente/sites/ministerio-ambiente/files/2020-07/2015_-_Especies_Prioritarias_2_0.pdf
- Masciadri, S., Brugnoli, E. & Muniz, P. (2010) InBUy database of invasive and alien species (IAS) in Uruguay: a useful tool to confront this threat to biodiversity. *Biota Neotropica*, 10(4), 205–213. Available from: <https://doi.org/10.1590/S1676-06032010000400026>
- Masciadri, S., Figueredo, E. & Delfino, L. (2006) Physiognomy and floristic composition of Cabo Polonio (Rocha, Uruguay) (Spanish). In: Menafrá, R., Rodríguez-Gallego, L., Scarabino, F. & Conde, D. (Eds.) *Bases for the conservation and management of the Uruguayan coastline* (Spanish). Montevideo: Vida Silvestre Uruguay, pp. 495–502.
- McLachlan, A. & Defeo, O. (2023) Where will the children play? A personal perspective on sandy beaches. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 280, 108–186. Available from: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2022.108186>
- McLeod, A., Xu, C. & Lai, Y. (2020) *bestglm: Best Subset GLM and Regression Utilities*. R Package Version 0.37.3. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=bestglm>
- Meteomanz. (2023) *Data from Rocha and Laguna del Sauce Station, period 2012–2022*. Available from: <http://www.meteomanz.com/>
- Mugnai, M., Benesperi, R., Viciani, D., Ferretti, G., Giunti, M., Giannini, F. et al. (2022) Impacts of the invasive alien *Carpobrotus* spp. on coastal habitats on a Mediterranean Island (Giglio Island, Central Italy). *Plants (Basel, Switzerland)*, 11(20), 2802. Available from: <https://doi.org/10.3390/plants11202802>
- Oksanen, J., Simpson, G., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. et al. (2022) *Vegan: community ecology Package*. R Package Version 2.6-4. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Orlando, L., Ortega, L. & Defeo, O. (2021) Perspectives for sandy beach management in the Anthropocene: satellite information, tourism seasonality, and expert recommendations. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 262, 107597. Available from: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107597>
- Panario, D. & Gutiérrez, O. (2005) The vegetation in the evolution of sandy beaches. The case of the Uruguayan coast (Spanish). *Ecosistemas: Revista Científica y Técnica de Ecología y Medio Ambiente*, 14(2), 1–12.
- Panario, D. & Piñeiro, G. (1997) Vulnerability of oceanic dune systems under wind pattern change scenarios in Uruguay. *Climate Research*, 9(1–2), 67–72.
- Pasini, E. & Ritter, M.R. (2012) *Trichocline cisplatina* (Asteraceae, Mutisieae), a new species from southern Brazil and Uruguay. *Phytotaxa*, 42, 19–25. Available from: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.42.1>
- Porembski, S. (2007) Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. *Brazilian Journal of Botany*, 30(4), 579–586. Available from: <https://doi.org/10.1590/S0100-84042007000400004>
- Porembski, S. & Barthlott, W. (2000) Granitic and gneissic outcrops (inselbergs) as centers of diversity for desiccation-tolerant vascular plants. *Plant Ecology*, 151, 19–28. Available from: <https://doi.org/10.1023/A:1026565817218>
- Puppo, M., Bruzzone, C., Miller, G., Robredo, A., Gutiérrez, A., Kausas, S. et al. (2020) Green remnants of the coast. A participatory experience of revalue and collaborative management of the patches of original coastal vegetation of Maldonado (Spanish). *Tekopora*, 2(1), 133–154.
- Qi, M., Sun, T., Xue, S., Yang, W., Shao, D. & Martínez-López, J. (2018) Competitive ability, stress tolerance and plant interactions along stress gradients. *Ecology*, 99, 848–857. Available from: <https://doi.org/10.1002/ecy.2147>
- Sánchez-Martín, R., Verdú, M. & Montesinos-Navarro, A. (2023) Interspecific facilitation favors rare species establishment and reduces performance disparities among adults. *Journal of Vegetation Science*, 34(2), 1–11. Available from: <https://doi.org/10.1111/jvs.13185>
- Sassone, A.B., Giussani, L.M. & Guaglianone, E.R. (2014) *Beauverdia*, a resurrected genus of Amaryllidaceae (Allioideae, Gilliesieae). *Systematic Botany*, 39(3), 767–775.
- Schielzeth, H. (2010) Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution*, 1, 103–113. Available from: <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00012.x>
- Scrosati, R.A., van Genne, B., Heaven, C.S. & Watt, C.A. (2011) Species richness and diversity in different functional groups across environmental stress gradients: a model for marine rocky shores. *Ecography*, 34, 151–161. Available from: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06119.x>
- Silveira, F.A.O., Negreiros, D., Barbosa, N.P.U., Buisson, E., Carmo, F.F., Carstensen, D.W. et al. (2016) Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant and Soil*, 403(1–2), 129–152. Available from: <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2637-8>
- Soriano, A. (1991) Río de la Plata grasslands. In: Coupland, R.T. (Ed.) *Natural grasslands: introduction and western hemisphere. Ecosystems of the world*. Amsterdam: Elsevier, pp. 367–369.
- Sperandii, M.G., Bazzichetto, M., Acosta, A.T.R., Barták, V. & Malavasi, M. (2019) Multiple drivers of plant diversity in coastal dunes: A Mediterranean experience. *Science of the Total Environment*, 652, 1435–1444. Available from: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.299>
- Spoturno, J.J., Oyhançabal, P.B. & Loureiro, J. (2012) *Departmental geological maps scale 1/100 000*. Explanatory report. Chapter I. (Spanish) Facultad de Ciencias (Udelar) – Dirección Nacional de Minería y Geología, Ministerio de Industria, Energía y Minería. 221 p.
- Storch, D., Bohdalkova, E. & Okie, J. (2018) The more-individuals hypothesis revisited: the role of community abundance in species richness regulation and the productivity – diversity relationship. *Ecology Letters*, 21, 920–937. Available from: <https://doi.org/10.1111/ele.12941>
- Valtierra, V. (2018) *Taxonomic revision of Baccharis L. sect. Caulopterae DC (Asteraceae: Asterae) in Uruguay* (Spanish). Master thesis in biological sciences, botany. PEDECIBA.
- Vellend, M. (2016) *The theory of ecological communities*. Princeton, NJ: Princeton University Press, p. 248.
- White, P.S. & Jentsch, A. (2001) The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. In: Esser, K., Lüttge, U., Kadereit, J.W. & Beyschlag, W. (Eds.) *Progress in botany*. Berlin: Springer, pp. 399–449.
- Zobel, M. (2016) The species pool concept as a framework for studying patterns of plant diversity. *Journal of Vegetation Science*, 27, 8–18. Available from: <https://doi.org/10.1111/jvs.12333>

Zuur, A.F., Ieno, E.N. & Smith, G.M. (2007) Analyzing ecological data. In: Gail, M., Krickeberg, K., Samet, J., Tsiatis, A. & Wong, W. (Eds.) *Statistics for biology and health*. New York, NY. 672: Springer.

site, showing the groups obtained in the hierarchical analysis and their main species assemblage.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information can be found online in the Supporting Information section at the end of this article.

Appendix S1. Species list obtained from sampling plots at four marine rocky outcrops of Uruguay.

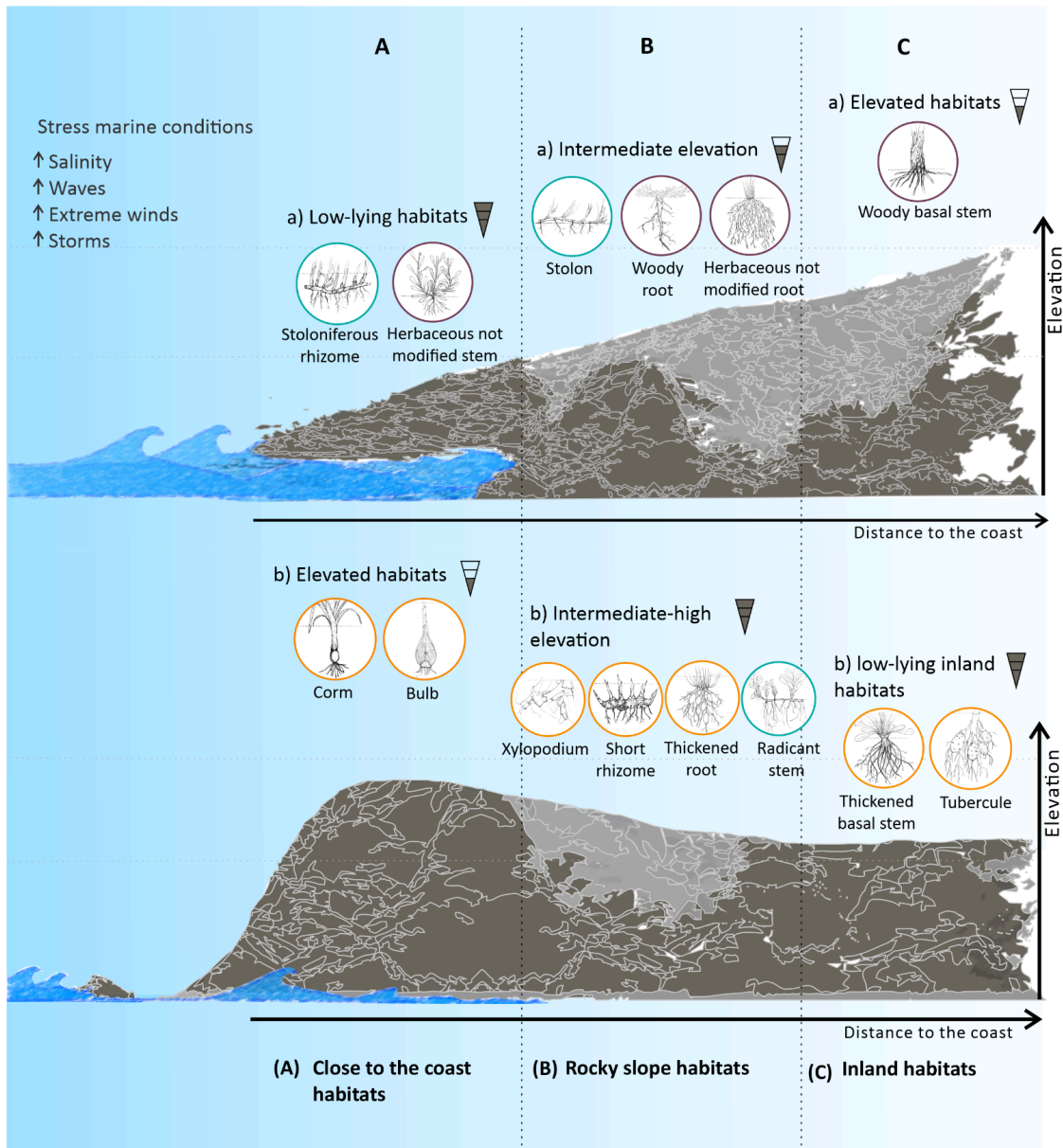
Appendix S2. Richness for each species assemblage in four study sites of Uruguay.

Appendix S3. Cluster representation of plot dissimilarity per study

How to cite this article: Mai, P., Marchesi, E., Pollero, A., Zabaleta, M., Cappuccio, L., Fernández, S. et al. (2024) Unraveling local and regional determinants of high plant diversity at marine rocky outcrops in Uruguay. *Journal of Vegetation Science*, 35, e13284. Available from: <https://doi.org/10.1111/jvs.13284>

8. Capítulo 3

Stress gradients in marine rocky outcrops determine differential selection strength for belowground growth forms in plants



Stress gradients in marine rocky outcrops determine differential selection strength for belowground growth form in plants

Patricia Mai^a, Eduardo Marchesi^b, Laura Cappuccio^c, Tea Eizmendi^d, Sebastián Fernández^d, Ninoska Idjiloff^d, Antonella Pollero^{c,d}, María Zabaleta^d, and Matías Arim^{a,e}

a.- Departamento de Ecología y Gestión Ambiental, Centro Universitario Regional del Este (CURE), Universidad de la República, Tacuarembó s/n, Maldonado, Uruguay, ZIP: 20100.

b.- Bernardo Rosengurtt Herbarium (MVFA), Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Garzón 780, Montevideo, Uruguay. ZIP:12900.

c.- Licenciatura en Gestión Ambiental, Centro Universitario Regional del Este (CURE), Universidad de la República, Tacuarembó s/n, Maldonado, Uruguay, ZIP: 20100.

d.- Licenciatura en Diseño de Paisaje, Centro Universitario Regional del Este (CURE), Universidad de la República, Tacuarembó s/n, Maldonado, Uruguay, ZIP: 20100.

e.- CICADA, Centro Interdisciplinario de Ciencia de Datos y Aprendizaje Automático, Universidad de la República, Uruguay.

Correspondence

Patricia Mai, Departamento de Ecología y Gestión Ambiental, Centro Universitario Regional del Este, Universidad de la República, Uruguay.

Email: pmai@cure.edu.uy

Funding information

This research was funded by the Comisión Sectorial de Investigación Científica (CSIC-UdelaR), with contributions of Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA), and through a PhD scholarship to P.M. by the Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) and Comisión Académica de Posgrado (CAP); and financial support of CSIC-grupos (ID 657725) to M.A

Abstract

- Disturbance events often lead to the loss of aboveground plant biomass, to which plants respond through contrasting adaptive strategies. Broadly, two main responses are identified: avoidance, through prolific seed production; or persistence and resprouting, through resistant structures. Some perennial species that adopt the latter strategy regenerate from bud banks, are known as resprouters, and possess specialized clonal or belowground resprouting stem or roots. These specialized structures have recently been conceptualized under the unified framework of *belowground growth forms* (BGFs).
- Marine rocky outcrops along the Atlantic coast represent highly stressful environments exposed to recurrent disturbance. We hypothesized that the exposure of different kinds of disturbances, and the gradients in resource availability determined a main role of belowground specialized structures in species performance and community assembly.
- We aimed to describe the functional diversity of BGF in plant communities associated with four rocky marine outcrops of the oceanic coast of Uruguay, and to assess the occurrence of each belowground trait along the disturbance and resource gradients. We used a CATS analysis, which infers species performance from trait–occurrence relationships, and determined the BGFs of the most frequent species to assess their responses to variation in elevation, distance to the coast, and substrate availability.
- Thirteen belowground traits were conceptualized, involving three clonal growth organs, seven resprouting structures, and four non-modified stems and roots (herbaceous and woody). Among all the traits, bulbs & corms, herbaceous roots and thickened roots showed the highest probability of occurrence in the quadrants. The effect of BGF on plants performance varied significantly along the coastal–inland gradient, where differences in elevation, distance to the coast, and resource availability generate a mosaic of microenvironmental conditions that produce non-linear trait responses.
- Our findings suggest that BGFs affect species performance and condition the community assembly across the stress and disturbance gradient. Distinct habitat requirements along the coastal–inland transition shape the probabilities of occurrence of specific BGFs, with intermediate stress conditions favoring resprouting organs, and lower-stress environments promoting clonal structures or non-modified organs. Intermediate zones with greater substrate availability supported the highest diversity of BGFs, where contrasting trait types coexist.

Key-words: belowground structures, bud-bearing organs, clonal growth, community assembly, trait selection, stem and root specialization, resprouting ability, rocky outcrops.

Introduction

Plant adaptative strategies in high-stress or physically disturbed habitats are categorized into two distinct approaches: one involves a short generation time and high seed production, while the other relies on regrowth from reserve meristems (Klimešová & Klimeš, 2007; Klimešová et al., 2025). The latter type of plants, known as resprouters, possess bud-bearing organs and storage capacity, that enable them to generate new shoots from dormant buds (Pausas et al., 2016) or exhibit adaptations for clonal growth (Klimešová et al., 2021; Chelli et al., 2024). Disturbances typically remove the aboveground biomass of plants, yet many perennial species can survive and regenerate from the bud bank located in specialized belowground adaptations of stems and roots (e.g. bulbs, rhizomes, thickened roots, xylopodia) (Klimešová & Klimeš, 2007; Fidelis et al., 2009; Appezzato-da-Glória, 2015; Klimešová et al., 2016, 2019; Bombo et al. 2023; Klimešová & Herben, 2024). These specialized bud-bearing organs are located underground or horizontally at the soil surface (Klimešová & Herben, 2024) and are important for disturbance survival, to store reserves (mainly carbohydrates) and resprout from the bud bank (Klimešová & Klimeš, 2007; Fidelis et al., 2009, 2014; Klimešová et al., 2016, 2019; Bombo et al., 2023). Additionally, resprouting is associated with other traits related with the clonal capacity through the development of ramets, e.i. two genetically identical but physically independent individuals (Klimešová et al., 2025). Clonal growth organs have buds for seasonal renewal and regeneration after disturbance damage, and have either a shoot or root origin, involves lateral spreading stems, stolons, stems with creeping growth, long rhizomes, among others (Klimešová & Herben, 2015, 2024; Klimešová et al., 2019, 2025; Chelli et al., 2024; Klimešová et al., 2025). For all these reasons, traits associated with resprouting and clonal growth, represent functional mechanisms that enable plants to survive severe and recurrent disturbances, and are determinant of species fitness and long-term population persistence (Herben et al., 2018; Klimešová et al., 2019, 2025; Meller et al., 2021; Chelli et al., 2024; Klimešová & Herben, 2024; Klimešová et al., 2025).

Within the economic spectrum of plant traits, *leaf-height-seed* (LHS) axes (comprising leaf characteristics, mature height, and seed size) represent key evolutionary specializations in response to environmental conditions, particularly along gradients of productivity (Klimešová et al., 2015; Herben et al., 2018; Bricca et al, 2023). While the aboveground component of vegetation has been extensively studied, its belowground counterpart remains comparatively underexplored, despite its crucial role in ecological processes (Klimešová et al., 2016; López-Mársico et al., 2020a; Klimešová et al., 2025). Belowground traits, have received less attention than those associated with resource acquisition (e.g., leaf and fine root traits) or sexual reproduction (e.g., flowers and fruits) (Klimešová et al., 2016, 2024; Herben et al., 2018; Klimešová et al., 2025). Resprouting and clonal traits tend to show weak correlations with the LHS spectrum, suggesting

that they represent different strategies for dealing with alternative disturbance regimes (Klimešová et al., 2015; Herben et al., 2018; Bricca et al., 2023). Increasingly, clonal structures and bud-bearing organs are recognized as key traits for species inhabiting environments subject to different disturbance regimes and environmental gradients (Klimešová & Klimeš, 2007; Klimešová & Herben, 2015; Klimešová et al., 2015; Pausas et al., 2016; Herben et al., 2018; Meller et al., 2021; Chelli et al., 2024; Orzell et al., 2024). Much of the current knowledge emphasizes the role of belowground organs to enable plant survival and resprouting in fire-prone ecosystems (Overbeck et al., 2007; Fidelis et al., 2014; Pausas et al., 2016; Ferraro et al., 2021; Bombo et al., 2023; Orzell et al., 2024). The recent highlight of their functional role has led to a conceptual refinement and integration of traits related to clonality and resprouting belowground organs under the term *belowground growth forms (BGFs)* (Klimešová & Herben, 2024). More recently, a complementary framework has been proposed, classifying plants under disturbance regimes based on their woodiness, clonality, and resprouting capacity as *belowground persistence types (BPTs)* (Klimešová et al., 2025).

Different hypotheses were recently proposed for relating species performances with BGF along environmental gradients (Bellingham & Sparrow, 2000; Wang et al., 2020; Klimešová & Herben, 2024). The foraging hypothesis suggests that plants develop clonal growth and bud bearing organs in the face of stress conditions as limiting resources, i.e. stem-based clonality is favored under conditions with limited light availability and root-based clonality is promoted under conditions of limited nutrients and water (Klimešová & Herben, 2024). The stress hypothesis predicts a highest diversity of BGF under less stressful conditions or disturbances, such as in environments where disturbance is associated with removal of belowground structures, like arable lands (Klimešová & Herben, 2024). However, when BGF are not largely affected by the disturbance as is the case of frost, fire or storms, belowground structures are prone to persist and community recovery is favored by the resprouting from BGF (Bellingham & Sparrow 2000; Overbeck et al., 2007; Fidelis et al., 2014; Pausas et al., 2016; Ferraro et al., 2021; Meller et al., 2021; Bombo et al., 2023; Orzell et al., 2024). Indeed it has been evidenced that the maintenance of diversity and physiognomy in ecosystems such as grasslands and open savannas, is closely related with the bud bank beneath the soil and its persistence depends on the action of frequent disturbances such as fire and grazing (Overbeck et al., 2007; Fidelis et al., 2014; Meller et al., 2021; Bombo et al., 2023; Siebert et al. 2024). The coexisting hypothesis highlights the role of BGF as functional traits from which the differentiation of species may stabilize species coexistence. The difference in belowground traits such as bud bank size and depth, clonal connection persistence, lateral spread, allow species to exploit belowground space in complementary ways that contribute to stabilize their coexistence. Thus, these belowground differences operate as mechanisms that facilitate coexistence through limiting similarity and promoting functional complementarity (Klimešová &

Herben, 2024; de Bello et al., 2011). An additional hypothesis focuses on the role of the movement of photosynthates, water and nutrients, between ramets of clonal plants, named physiological integration (Wang et al., 2020). In heterogeneous environments, the physiological integration by clonal ramets can increase species performance (Wang et al., 2020). In this framework, two complementary predictions arise. First, sites subject to frequent disturbances or stress conditions are expected to exhibit high functional diversity in BGFs, reflecting their key role in species performance and community assembly. Second, the importance of BGF should increase (or peak at intermediate levels) along gradients of disturbance intensity and resource availability (Harben et al., 2018).

Marine rocky outcrops are geological formations of the coastal landscape along the Atlantic coast, characterized by elevated rocks exposed to the ocean that separate beach arches. Their exposure to oceanic conditions determines a coast-inland gradient of stress and physical disturbance for plant growth and development. These outcrops create a range of microhabitats related to the coastal-inland gradient and microscale heterogeneity, allowing the coexistence of different vegetation assemblages from the regional species pool (Mai et al., 2024). Plants in coastal environments develop different strategies and adaptations, among them life forms predominantly rhizomatous geophytic, reptant chamaephyte or hemicryptophyte are important adaptations (Almeida & Araújo, 1997; Mai et al., 2022). Also, thickened or woody stems and belowground organs specialized to store water reserves, inulin, and starch that promote regrowth during favorable periods (Bona et al., 2020; Ciccarelli & Bona, 2022). Frequent disturbances promote the repeated suppression of stem apical meristems, which hinders sexual reproduction and favors vegetative propagation from the underground system (Apezzato-da-Glória, 2015). In these environments, plant injury and damage is caused by physical disturbances such as extreme temperatures, seasonal drought or frost, extreme winds, storms and waves; generating damage or loss of aboveground organs while belowground organs resemble protected under the substrate. Consequently, these conditions suggest a main role of BGF on species performance, as well as predict a systematic change in the role of BGF traits along the stress and disturbance gradient. Greater diversity of BGF is expected in sites more exposed to frequent disturbances, such as near the coast, or in sites more prone to intense winds, sunlight insolation, and seasonal drought or frost; such as the highest sites of the gradient. Furthermore, in sites of the gradient with lower resource availability (e.g., shallow soil depth) clonal attributes will be also favored.

The stressful marine conditions, the different types of disturbances experienced, and the gradients in resource availability congruently suggest a main role of belowground growth forms BGF in species performance and community assembly in marine outcrops. However, neither the diversity of BGF nor their functional effect on species performance have been documented for this environment. In this study we aim to describe the functional diversity of BGF in plant communities

associated with four marine outcrops of the oceanic coast, and to evaluate their role in shaping species performance and community assembly along the disturbance and resource coastal-inland gradient.

Material and methods

Study area

Marine rocky environments serve as model systems for studying community assembly under stressful conditions (Scrosati et al., 2011; Carneiro et al., 2021; Bricca et al., 2023). Rocky shores lie at the transitional interface between terrestrial and marine ecosystems, exhibiting a stepped gradient in the intensity and nature of environmental filters along the land–sea gradient (Chappuis et al., 2014). In Uruguay, the Atlantic coast stretches from Punta del Este to Arroyo Chuy (Goso et al., 2011).

Four representative sites characterized by rocky headlands and outcrops along this coastal stretch were selected based on the extent of the natural surface: Punta Ballena, La Pedrera, Cabo Polonio, and Cerro Verde (Fig. 1). Although Punta Ballena is technically located at the southern limit of the Río de la Plata coast near the transition to the Atlantic Ocean, it was included in the study due to its environmental similarities and shared geological features with the other Atlantic rocky outcrops (Goso & Muzio, 2006). Its inclusion is further justified by its ecological relevance, particularly in terms of plant diversity (Bonifacino, 2015; Puppo et al., 2020; Mai et al., 2022; Marchesi et al., 2023), as well as its high vulnerability to urban-touristic expansion and the lack of regulation of several anthropogenic activities.

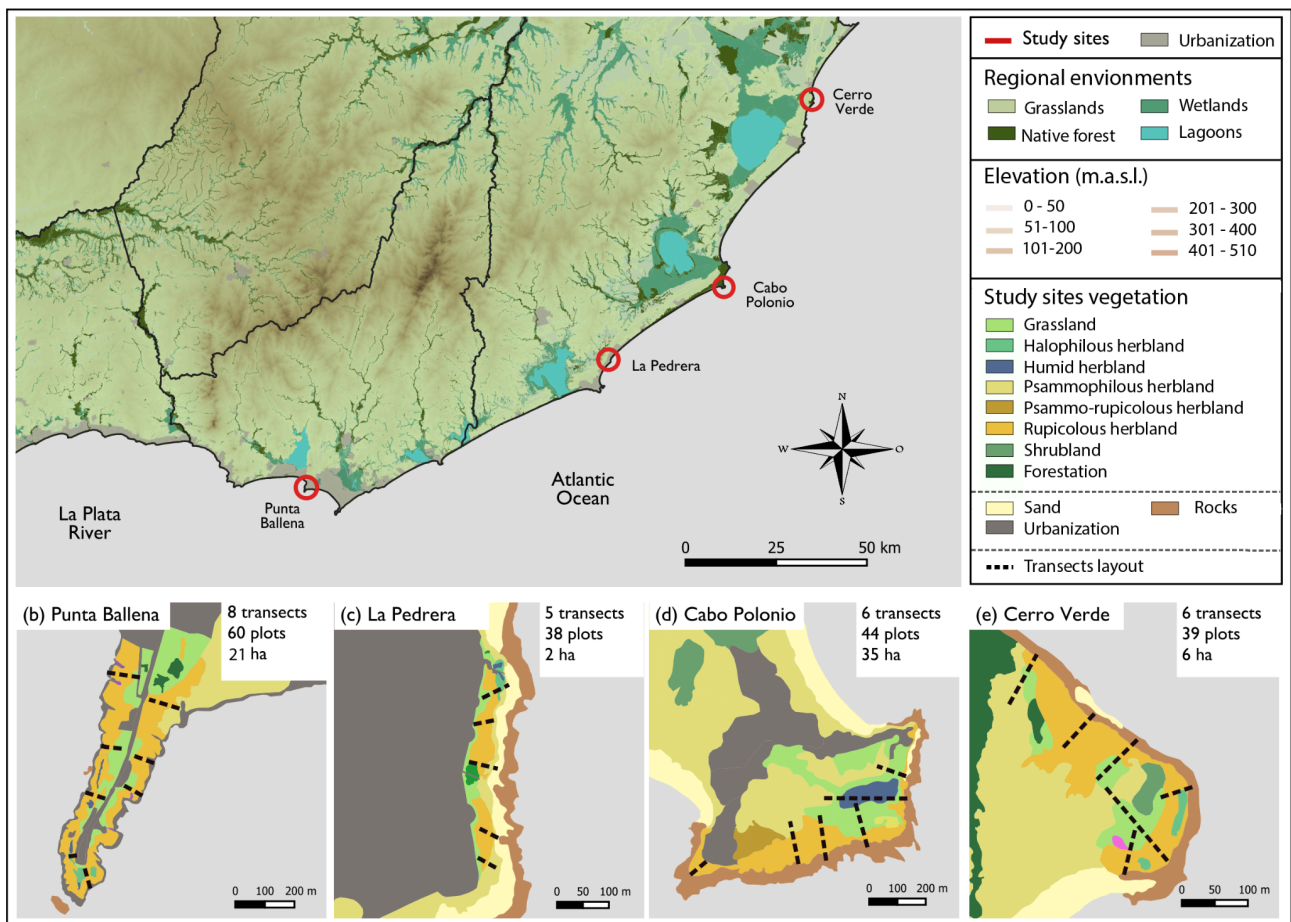


Figure 1. Study area location. (a) Marine rocky outcrops on the Atlantic coast of Uruguay and regional landscape environments. (b–e) Vegetation types and layout of sampling transects in each study site.

Vegetation sampling

Field sampling was carried out in spring (September to early December) between 2019-2021. A stratified random sampling was developed in relation to the coast-inland gradient of stress and disturbance through the delimitation of transects perpendicular to the coast. In the study system a total of 25 transects and 181 quadrants were registered (Fig. 1b-e), varying the number of transects and quadrants according to the surface of natural vegetation available in each study site (Fig. 1b-e). Each transect was divided into sampling strata, according to the zonation of the dominant substrate, and three sampling quadrants (2 x 2m) were located in each stratum. In each quadrant was measured: elevation (above sea level, measured by a Garmin eTrex10 gps), distance to the coast (measured with a tape measure), and substrate depth (measured by a graduate rod). These environmental variables were previously identified as the main local determinants structuring the plant community in marine rocky outcrops (Mai et al., 2024). Additionally, composition of vascular plant species, and belowground traits for species, were

recorded by quadrant in the field, and complemented by literature revision and herbarium specimen observations.

Belowground growth form assessment

A total of 343 species were recorded in the four marine outcrops, most of which showed a low incidence. For the analysis of the role of BGF on community assembly and species occurrence along the environmental gradient we focused on the subset of species with middle to high incidence, for which a species-traits matrix can be confidently estimated. This subset involves the 121 more abundant species. The matrix was constructed from direct field observations and revision of herbarium specimens and information compiled from literature (Table S1).

Firstly, the presence or absence of modified belowground structure was considered. To record belowground structures, a mature and representative individual for species was selected in one quadrant, it was excavated to assess the entire structure up to 40 cm of depth (adapted from Klimešová et al. 2019, Bombo et al. 2023). Complementary, traits were confirmed or re-evaluated with the study of herbarium specimens and by literature revision (e.g. Bianco & Kraus 1996, Filartiga et al., 2017; Pasini & Ritter, 2012; Peichoto 2010, Pereira & Rodrigues 2012; Schulz 1944). Classification of belowground structure used here is an adaptation of Appezzato-da-Glória (2015) and terminology following Beentje (2010). Several species were observed with a thickened stem base, located at or slightly below the soil surface. In some cases, prostrate aerial stems emerged from this structure, indicating a potential role of resprouting after adverse conditions. Since this trait did not fit into the previously defined categories, we established a new category called “*thickened basal stem*” for classifying these species. In addition, we distinguished herbaceous in contrast to hardened or woody tissues in the roots and/or basal stem of the plants, defining the category *woody basal stem* when lignified structures were observed in stems and *woody root* when it was recorded in roots. Finally, three clonal growth stems were considered: *stolon*, *stoloniferous rhizome* and *radicant stem*. These kinds of stems could be favored in coastal habitats since they can grow either partially or completely covered by sand or soil.

Data analysis

First, to evaluate the performance of each belowground trait under the environmental conditions of the study system their associated odds-ratios. These odds ratios represent the probability of occurrence of individuals with a trait (p) relative to the occurrence of individuals without this trait.

To assess the role of environmental conditions and species traits over plant species performance an analysis of Community Assembly by Traits Selection (CATS) was conducted. This method allows us to infer species performance from the relationships between species

occurrences and their traits, environmental conditions, and the interaction between species traits and environmental variables (Shipley, 2010; Shipley et al., 2006; Warton et al., 2015). CATS framework provides a general idea about the effect of some traits on species abundances or occurrences, how this effect changes along environmental gradients, and also, the effect of the environment conditions influence species occurrence independently of their traits. Furthermore, if traits or local environment do not affect species occurrences, the species incidence in sample units should only reflect the species abundances in the metacommunity (Shipley et al. 2006; Shipley 2010; Warton et al. 2015; Arim et al. 2023). This effect of the abundance of species on the metacommunity on the occurrence at the sampling unit level is also assessed in CATS analyses (see below).

The effect of these variables was analyzed through a Generalized Linear Model (GLM), with a binomial distribution of errors (Zuur *et al.*, 2007), and the occurrence or not of species in each quadrant as the response variable. As explanatory variables we first considered the study site, which affect the potential species pool arriving to local communities and also present different geomorphological configurations affecting communities richness and functional assemblies (Mai et al., 2024). The environmental gradient is represented by the elevation, distance to the coast and substrate depth. These three variables represent the intensity of stress and disturbance filters along the coast–inland gradient. To facilitate the interpretation and comparison of the relative importance of the predictor variables, they were log-transformed and standardized, following Schielzeth (2010). It should be noted that these variables were not significantly associated, evidencing the multidimensional nature of the coast-inland gradient (Mai et al., 2024). It is expected that the role of functional traits on species performance systematically change along environmental gradients. Statistically, this is reflected in a significant interaction between variables representing species traits and variables representing environmental conditions. These interactions were considered in the GLM analysis. Finally, the CATS regression can also consider that not all species are equally represented in the metacommunity, determining that some species are more prone to be observed in a quadrant than others (Shipley, 2010). If local conditions are not differentially affecting species performance, quadrant occurrences should represent a random sample of the metacommunity frequencies. This is included in the CATS regression as an *offset* representing the species frequencies observed in each one of the study sites. The CATS-GLM model was identified with a best subset selection approach. In this method, all combinations of independent variables are explored and ranked according to the Akaike information criterion (AIC). The model with lowest AIC value, and having more than two AIC units of difference with the following model was selected. Analyses were conducted with the *bestglm* R package (McLeod et al., 2020). While all analyses were performed with standardized variables, figures were plotted in their original scale to facilitate direct interpretation of results.

Results

The functional diversity of BGFs in rocky-marine plant communities comprises 13 belowground traits. Five correspond to bud bearing stem-related structures (bulb and corm, short rhizome, thickened basal stem, tubercule, xylopodium); three refer to clonal growth structures (radicant stem, stolon, and stoloniferous rhizome); and one corresponds to roots with storage capacity (thickened root), which enables resprouting. In addition, we include four traits that represent the absence of thickened belowground structures, under the categories herbaceous and woody stem and root (herbaceous stem, woody basal stem, herbaceous root, woody root) (Table 1, Fig. 2).

The most frequent belowground trait in the metacommunity was the *herbaceous root* type, present in 76 species; followed by *short rhizome* and *thickened root* (27 and 24 species, respectively) (Fig. 4). Additional traits such as *thickened basal stems*, *herbaceous stems*, *stoloniferous rhizomes*, *xylopodia*, and *woody roots* were moderately represented, each accounting for approximately 9–14% of the surveyed species list. In contrast, *stolons* and *bulb or corm* were rare, occurring in less than 3% of species, and *tubercles* were recorded in only a single species (Fig. 4; Table S1). The absence of modified structures was also common: about 20% of species involved herbaceous or woody stems (Fig. 4a), and about 70% lacked root modifications, possessing adventitious or fine, non-lignified roots, grouped under the category *herbaceous root* (Fig. 4b). Overall, approximately 20% of the species showed no modified structures in either organ.

The relative probability of occurrence of traits in quadrants (odd ratios), revealed consistent signals of environmental filtering on belowground functional traits in these plant communities, bud bearing and clonal growth structures significantly influence the presence of species across the environmental gradient in the rocky outcrops communities studied (Fig. 5). Traits associated with storage and resprouting (such as *bulbs and corms*, *thickened roots and xylopodia*), as well as *woody stems and roots*, showed elevated odds ratios, indicating that species possessing these adaptations are more likely to occur under the environmental conditions of rocky outcrops. *Bulb and corm* exhibited an odds ratio greater than five, suggesting that species bearing these structures are more than five times as likely to be recorded across quadrats. *Short rhizome*, represented a neutral trait, with no detectable effect on average species occurrence. In contrast, species with traits mainly associated with clonal dispersal (such as *radicant stems*, *stolons*, *stoloniferous rhizomes*) as well as species with *herbaceous stems* showed reduced odds ratios, indicating that are disfavored under the environmental conditions of rocky outcrops, probably species with these traits need specific microhabitat within the disturbance gradient (Fig. 5).

Table 1. Description of belowground growth form (BGF) traits of plant species, their functional implications and example of representative species. Life forms follow the classification proposed for the study system in Mai et al. (2022).



Figure 2. Belowground and at the ground level structures, observed in marine rocky outcrops. (a) Bulb in *Zephyranthes* sp., (b) Bulb and fibrous root in *Oxalis perdicaria*, (c) Short rhizome in *Oxalis articulata*, (d) Stoloniferous rhizome in *Cyperus tryginum*, (e) Short rhizome in *Eryngium* aff. *paniculatum* (indicated by arrow), (f) Short rhizome in *Limonium brasiliense*, (g-h) Stoloniferous

rhizome in *Eleocharis* sp. and *Cyperus* sp., (i) radicant stem in *Senecio crassiflorus*, (j) Thickened basal stem in *Convolvulus hermanniae*.



Figure 3. Belowground structures observed in marine rocky outcrops. Different xylopodia observed in field (a) *Desmanthus virgatus*, (b) *Tessaria absinthioides* ; (c) Thickened fibrous roots in *Sisyrinchium palmifolium*; (d) Xylopodium and roots in *Aldama nudicaulis*, (e) Thickened tuberous roots in *Asparagus densiflorus*.

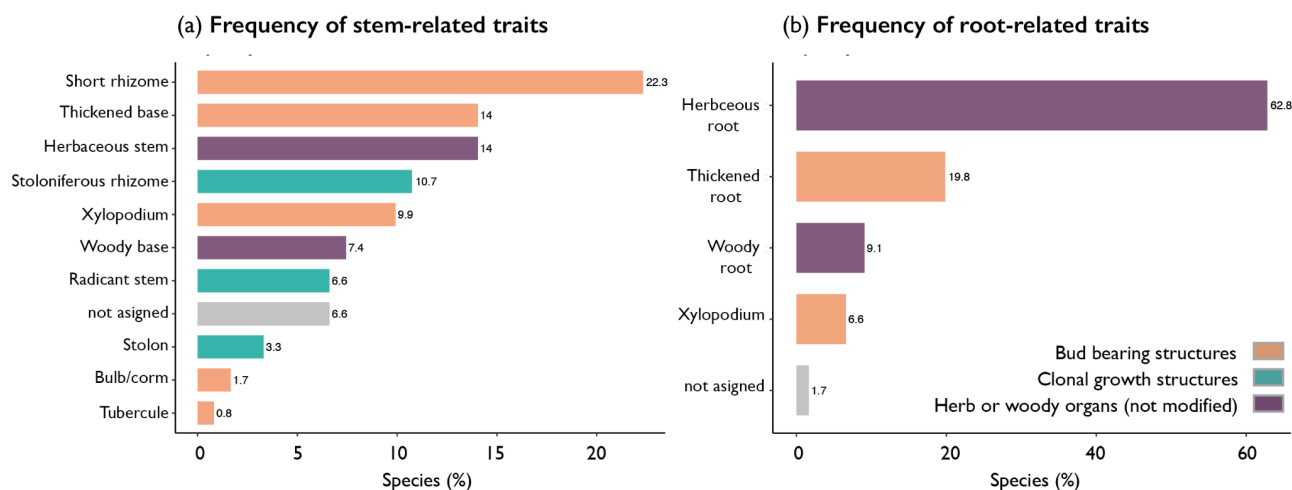


Figure 4. Representation of belowground growth forms (BGF) in marine rocky outcrops. Proportion of species with stem related traits (a) and root related traits (b). Bar colors represent functional categories (bud-bearing organs, clonal growth organs, non-modified organs).

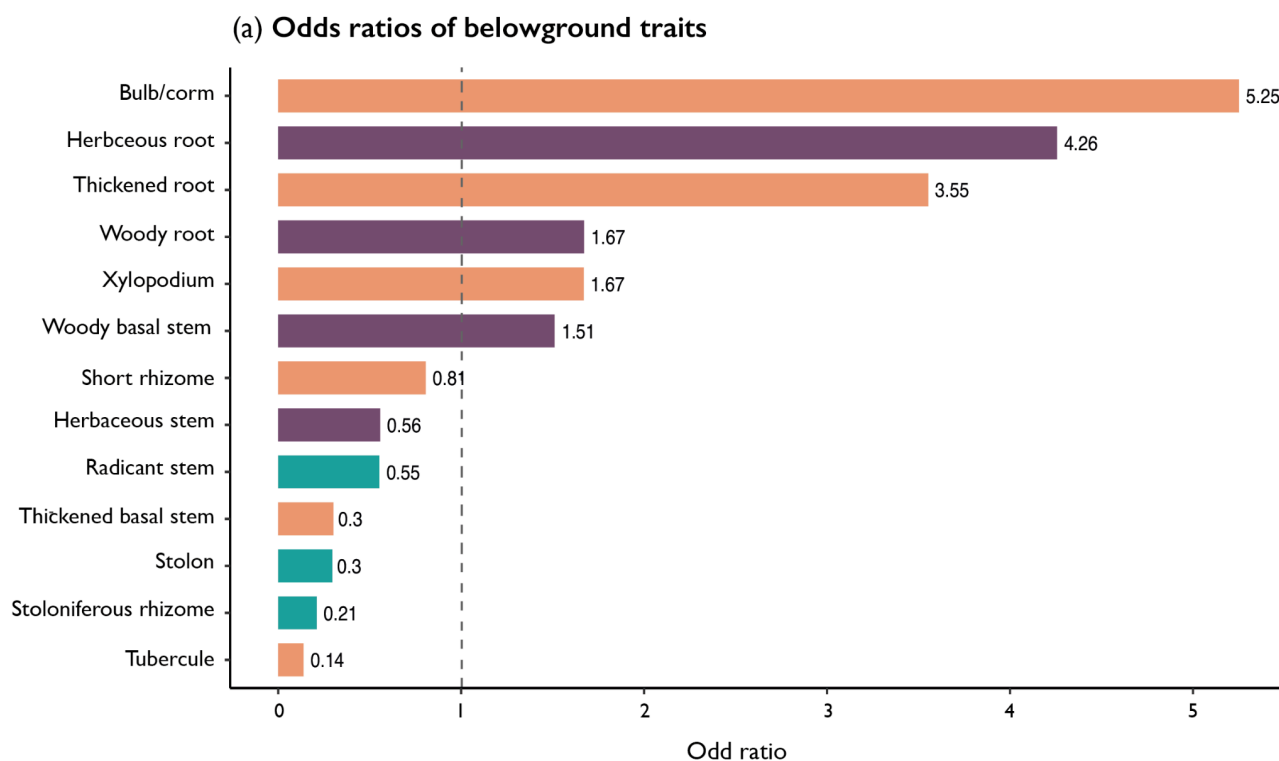
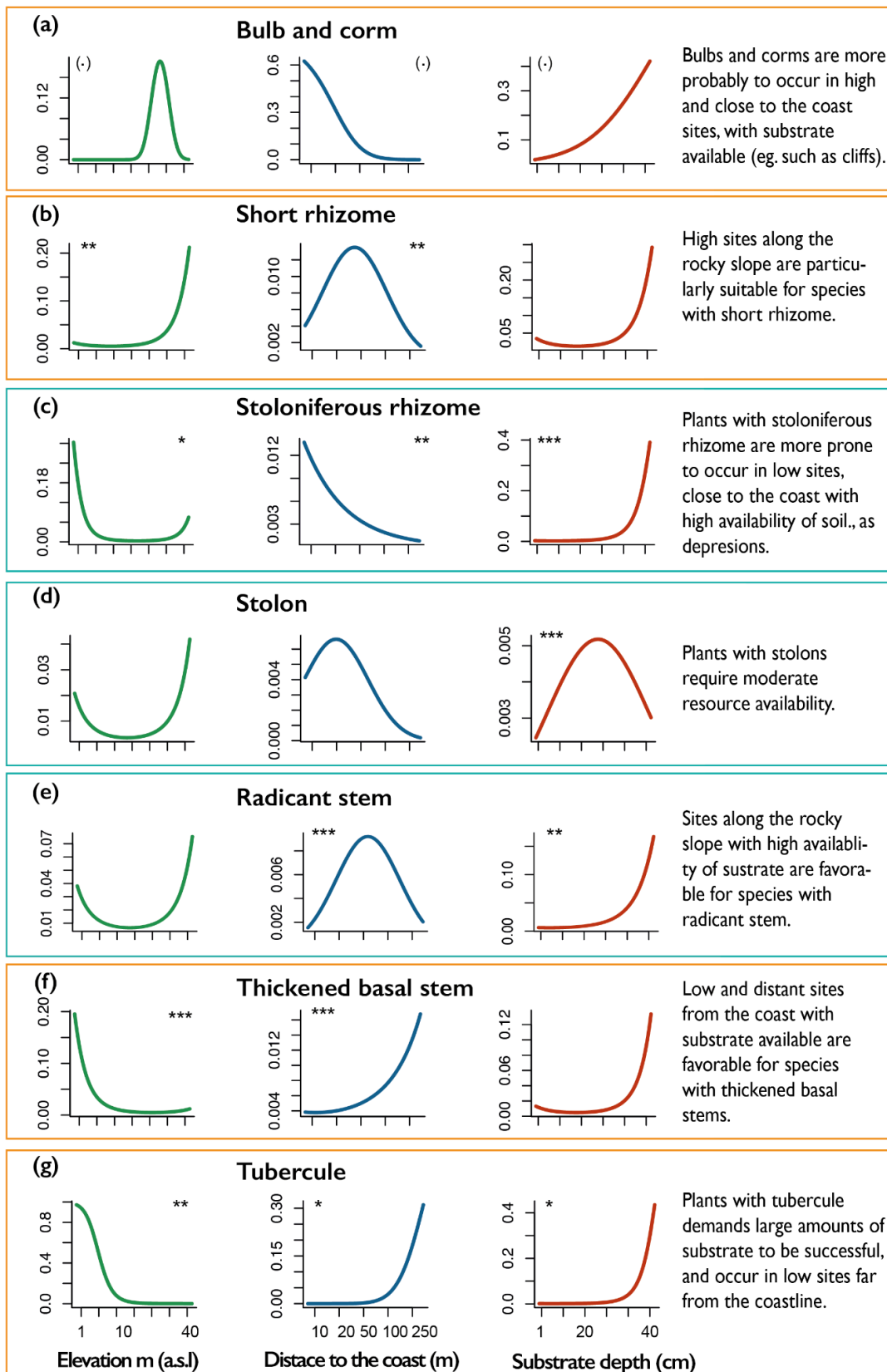


Figure 5. Predicted odds ratios of belowground functional traits identified in marine rocky outcrops. The dashed line marks the neutral expectation (Oddratio = 1). Bar colors represent functional categories (bud-bearing organs, clonal growth organs, non-modified organs).

Trait selection and environmental gradients

The CATS-GLM evidenced a role of environmental conditions, species traits and its interaction on plant species performances. The effect of resprouting and clonal growth traits on plants performance significantly changed along the stress and disturbance gradient in marine rocky outcrops (Fig. 6). The interaction and combination of different levels of elevation, distance to the coast and substrate depth create a range of microenvironmental conditions, which result in non-linear responses in the presence of these traits (Fig. 6). Additionally, a low correlation was observed among these variables, evidencing the multidimensional nature of the coastal-inland stress gradient (Fig. S1). In relation with the elevation, BGFs showed three kind of responses: i) on one hand traits that increase their probability of occurrence with the elevation (e.g. *short rhizome*, *thickened root*); ii) on the other hand traits that showed higher probability of occurrence in lowlands (e.g. *stoloniferous rhizome*, *thickened basal stem*, *herbaceous stem*), and the two non-modify root traits (*herbaceous* and *woody roots*) with higher probability of occurrence at intermediate levels of the altitudinal gradient (Fig. 6). Distance to the coast determined a replacement of BGF along its gradient, with a set of traits that are more prone to occur close to the coast (e.g. *stoloniferous rhizome*, *herbaceous root*); while others have their maximum occurrence at intermediate distances along the rocky slope (e.g. *radicant stem*, *xylopodium*), and finally traits with higher probability of occurrence at the end of this gradient (e.g. *thickened basal stem*, *tubercule*, *woody basal stem*). Additionally, as a general trend most of the reported BGFs required some degree of resources. Therefore, a higher probability of occurrence of BGFs is observed with increasing substrate depth, the exceptions of this tendency are the traits: *woody basal stem*, *stolon* and *herbaceous roots* (Fig. 6).



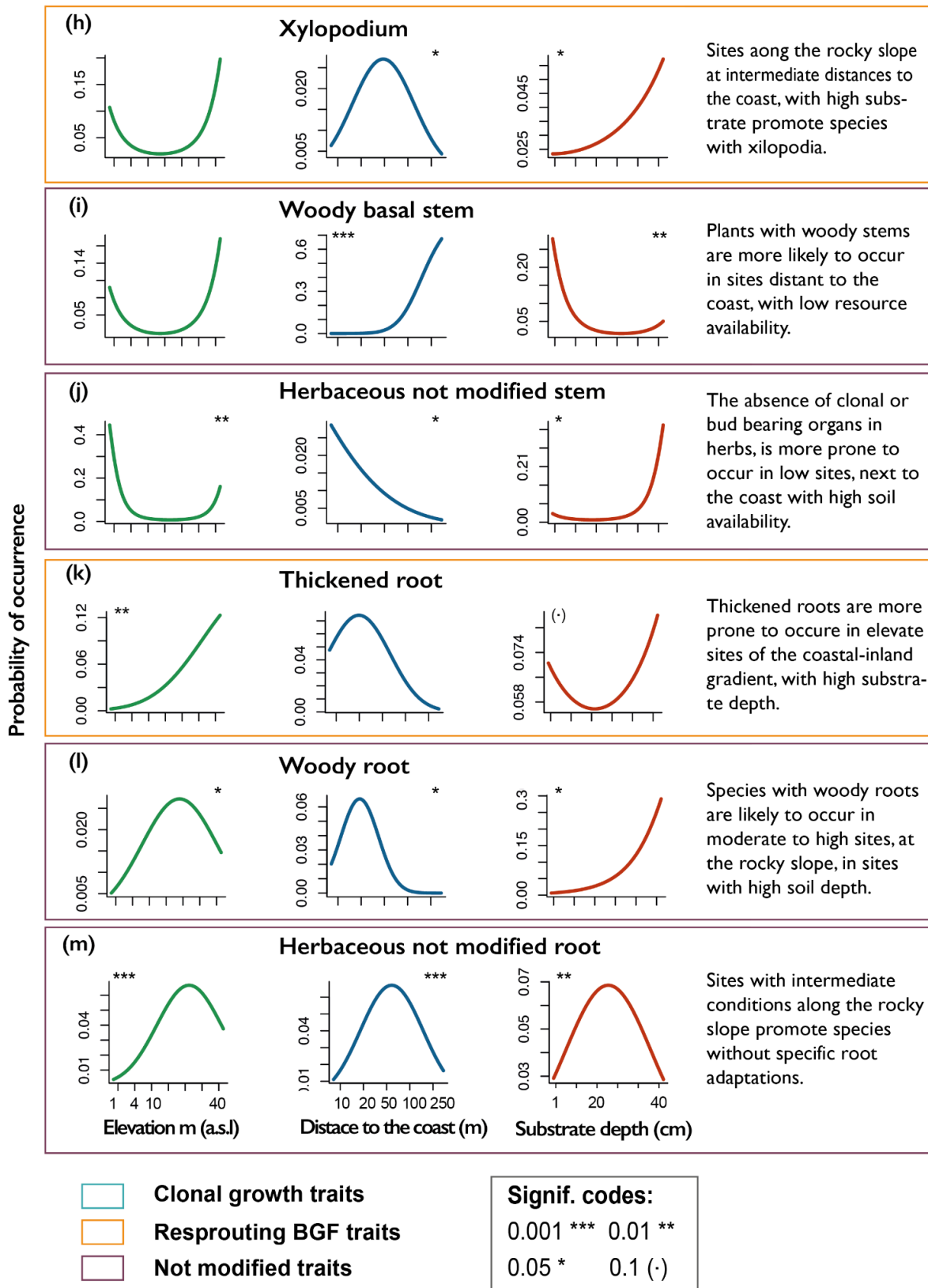


Figure 6. Relative occurrence of BGFs traits (bud-bearing and clonal growth organs) and belowground not modified structures, in relation to the three local environmental variables that represent the multidimensional nature of the stress and disturbance coastal-inland gradient. The figure includes an interpretative synthesis of the habitat conditions under which individuals with each trait reach their highest suitability.

Discussion

Belowground growth forms (BGF) were proposed as central determinants of plant species performance and community assembly under disturbance and stress conditions (e.g. Klimešová & Klimeš, 2007; Fidelis et al., 2014; Klimešová et al., 2015, 2025; Pausas et al., 2016; Herben et al., 2018; Meller et al., 2021; Orzell et al., 2024; Klimešová & Herben 2024; Klimešová et al., 2025). Here we hypothesized that the stress and disturbance dynamic experienced in marine rocky outcrops fulfill the conditions for a main role of BGF in community assembly. In this framework, we identified the BGF traits, encompassing resprouting and clonal growth adaptations observed in rocky outcrops of the Atlantic coast of Uruguay, as well as herbaceous and woody organs reflecting non- modified structures. We found that: first, the Atlantic outcrops herein studied present a high representation and diversity of BGFs. Secondly, the incidence of individuals with each BGF trait was significantly associated with the environmental variables related to stress, disturbance and resource gradients. Third, that each trait tends to have an associated combination of altitude, distance to the coast, and substrate depth in which a better performance is observed. Results that support spatial variation in the environmental filtering of BGF and, probably, changes in the relative competitive abilities as a main mechanisms shaping spatial patterns of outcrops diversity. This study also advance in the recognition of the ecological importance of BGF traits in the community assembly processes, which had been overlooked in comparison to aboveground acquisitive traits (e.g. Appezzato-da-Glória et al. 2008; Fidelis et al., 2014; Bricca et al., 2024; Chelli et al., 2024), and represent axes of specialization of herbs fairly independent of the traditional leaf–height–seed LHS traits (Klimešová et al., 2016; Herben et al., 2018; Klimešová & Herben, 2024; Klimešová et al., 2025).

A high diversity of BGF traits was recorded in plant communities from marine rocky outcrops, consistent with findings from other ecosystems exposed to disturbance regimes (Fidelis et al., 2014; Ferraro et al., 2021; Bombo et al., 2023; Siebert et al., 2024; Klimešová et al., 2025). Notably, stem modifications were present in approximately 70% of the studied species, while root modifications were found in around 30%. Both kinds of traits appear to be under selection pressure in the study system. First, **bud-bearing organs**, which function as resistance traits, through stem or root modifications that optimize resource storage and facilitate regeneration from underground buds in response to disturbances, thereby promoting local persistence (e.g. *bulbs and corms*, *thickened basal stems*, *xylopodia*) (e.g. Fidelis et al., 2014; Bombo et al., 2022, 2023). Second, **clonal growth organs**, located below or at ground level, enhance vegetative propagation and competitive capacity, such as *stolons*, *radicant stems* and *stoloniferous rhizomes*, which facilitate lateral spread, colonization and persistence of plants connections (Klimešová & Herben, 2015;

Klimešová et al., 2016). These clonal traits are especially prevalent in families such as Poaceae, Cyperaceae, and Juncaceae, with approximately 40% of the surveyed species exhibiting such characteristics. The occurrence and distribution of these belowground structures are closely linked to phylogenetic relationships (Meller et al., 2021; Orzell et al., 2024). As shown in other seasonally disturbed systems, the presence of a diverse set of belowground structures indicates a community capable of dealing with different types or intensity of disturbances. This fact enhances species coexistence (Klimešová & Herben, 2024; de Bello et al., 2011), promotes long-term species persistence (Fidelis et al., 2014; Ott et al., 2019; Bombo et al., 2022, 2023; Siebert et al., 2024), and increases tolerance to recurrent disturbances (Klimešová et al., 2025).

The performance of each belowground functional trait (BGF) appears to be contingent on its position along a multidimensional environmental gradient defined by elevation, distance to the coast, and substrate resource availability. These three variables capture the stress and disturbance gradient characterizing marine systems (Sperandii et al., 2019; Bricca et al., 2023; Mai et al., 2024). Species with different BGF traits showed divergent performances depending on their association with local environmental conditions (see Fig. 5 and 6). The integrated analysis of the probability occurrence of different BGF suggests the existence of alternative environmental conditions along the coastal–inland stress gradient, as follows (Fig. 7):

1) Close to the coast habitats (Fig. 7A). Tidal changes, waves, and storms strongly impact this habitat removing aboveground plant biomass. Elevation further defines two alternative habitats: **Low-lying coastal habitat with high substrate depth** (Fig. 7Aa). In this habitat, plants occur in plains or depressions between rocks, usually associated with freshwater drainage and depth substrates. Diffuse grasses or graminoids, and perennial diffuse herbs with *stoloniferous rhizomes* are frequent in this habitat (Supplementary fig.; Mai et al., 2022), which represents an efficient strategy for horizontal spread and multiplication rate, in stressed and unproductive conditions (Klimešová & Herben, 2015; Klimešová et al., 2016). Species with *herbaceous stems* included perennial and annual species from a range of life forms, which exhibit an avoidance strategy in response to disturbance. Annual plants invest most of their energy in rapid growth and high seed production, determining a high colonization capacity from seed bank and seed rain after disturbances ('obligate seeders', Pausas et al., 2016). **Elevated habitats with low substrate availability** (Fig. 7Ab). These are rocky outcrops, with localized accumulation of sediments and organic matter at high altitudes, such as cliffs with crevices. Low sediment, low water retention, strong wind exposure, and extreme temperatures determine probably the most stressful habitat along the coastal–inland gradient. Only geophytic species such as *Zephyranthes* spp., *Herbertia* spp., with bulbs or corms were positively selected in this habitat. The cyclical development of bulbous plants in which photosynthetic leaves are shed during unfavorable periods and resprouting

when conditions become favorable was apparently the best strategy to deal with this stressful habitat.

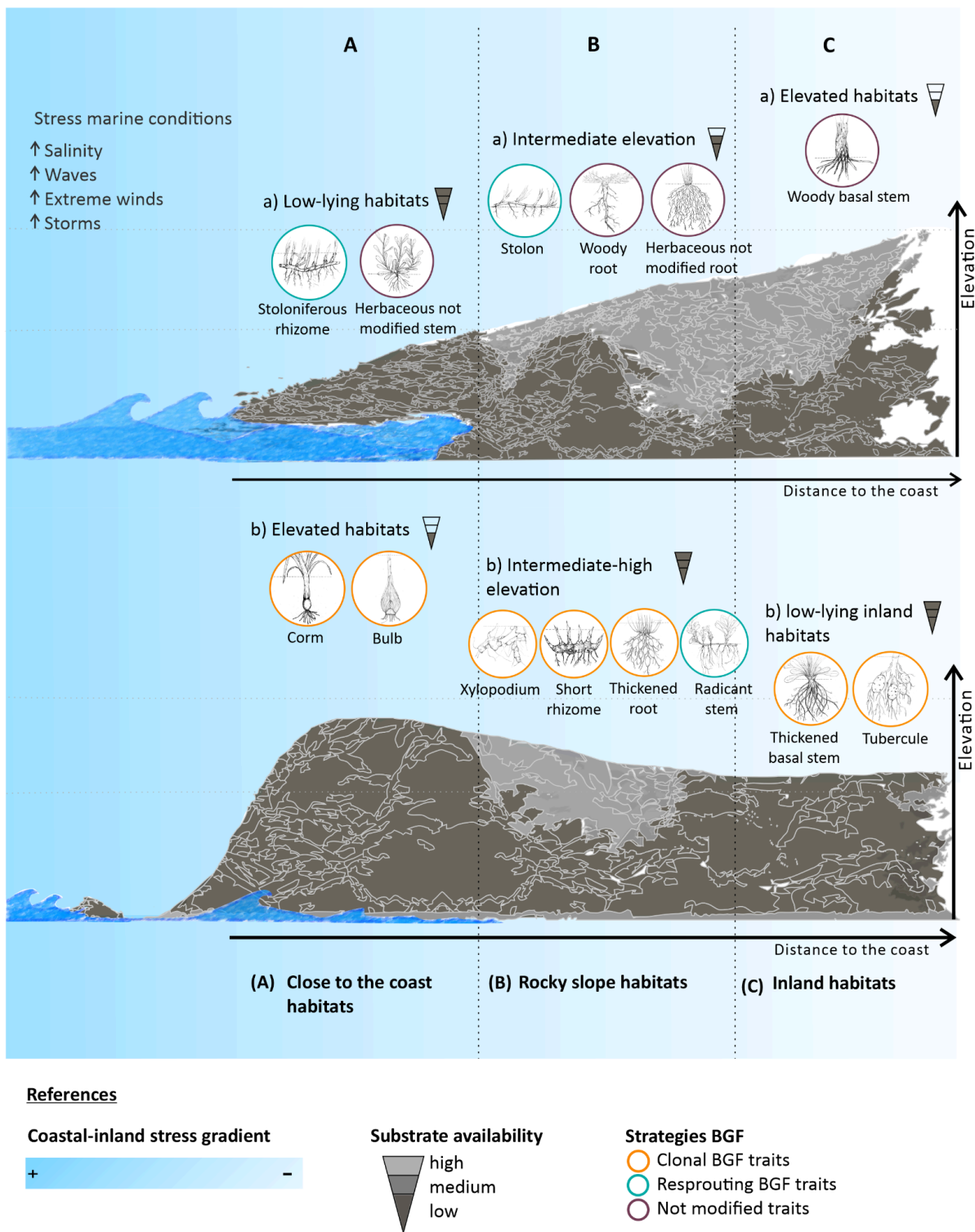


Figure 7. Conceptual representation of environmental conditions for species with different belowground growth forms (BGFs), along the multidimensional coastal–inland gradient in Atlantic rocky outcrops of Uruguay. Two representative profiles illustrate the combination of extreme

conditions for the variables that define the coastal-inland gradient summarized by elevation, distance from the coast, and substrate availability. **A, B, C.** represent the main habitats defined by the distance to the coast. **a, b.** illustrates the combination of different levels of elevation and substrate depth.

2) Rocky slope habitats at intermediate distances from the coast (Fig. 7B). This habitat represents an intermediate condition in the multidimensional coastal-inland gradient. The largest diversity of BGF observed along the species present in this habitat supports one of the hypotheses proposed in this study and is congruent with previous findings that report a peak in resprouting diversity under intermediate disturbance frequencies (Bellingham & Sparrow, 2000; Herben et al., 2018; Klimešová et al., 2025). Substrate availability differentiate the representation of plants with alternative BGFs. **Intermediate elevation and substrate availability** (Fig. 7Ba), promoted species with *stolons* mainly from the Poaceae family (e.g. *Cynodon dactylon*, *Ischaemus minus*); *woody roots* of shrubs and suffrutex species, and *herbaceous roots* from a wide range of families and life forms (Table 1, Supp. Fig. 1). Species without specific adaptations represent an avoidance strategy in response to stress and disturbance, relying on alternative mechanisms for persistence. For example, perennial herbs with fine roots and annual life forms have been reported in coastal environments, representing effective strategies for scouting for resources through a dense web of roots, or rapid colonization after disturbance events (Bricca et al., 2023; Chelli et al., 2024). **Intermediate-high elevation, and high substrate availability** (Fig. 7Bb), promoted *xylopodia*, *thickened roots*, *short rhizome*, and *radicant stems*. *Xylopodia* are present in species typically found in grasslands and open savannas subjected to seasonality and disturbance conditions (Fidelis et al., 2014), which generated a convergent evolution to this trait in many lineages (Meller et al., 2021). In fire-prone subtropical open ecosystems, xylopodia have a significant role in maintaining plant populations and communities (Appezatto da Gloria et al., 2008; Fidelis et al., 2009; 2014; Ferraro et al., 2021; Bombo et al., 2023). Their lignified structure provides fire resistance (Bombo et al., 2023), while surface-level buds and associated tuberous roots store nutrients that support regrowth under favorable conditions (Appezatto-da-Glória et al., 2008; Fidelis et al., 2009, 2014). In the same way, the presence of xylopodium might also represent an effective strategy in coastal environments exposed to high marine and climate-induced stressors; when a high substrate level is available. Similarly, *thickened roots* store and then transfer resources to the rest of the plant to ensure post-disturbance regrowth (Appezatto-da-Glória et al., 2008; Fidelis et al., 2014; O'Keefe et al., 2022), a strategy observed across several plant life forms (see Table 1, Supp. Fig. S2). In turn, *short rhizomes* not only store resources but also contain buds that facilitate a rapid regenerative response (Fidelis et al., 2009), they were observed in geophytic seasonal herbs like *Oxalis articulata* inhabiting high-altitude sites, along with rosulate evergreen herbs such as *Dyckia remotiflora* or *Eryngium* spp, among other species (Table 1). Finally, *radicant*

stem was the only clonal trait with higher performance in this habitat, probably promoting a rapid surface colonization after disturbance, when substrate is available.

3) Inland habitats far from the coast (Fig. 7C). These sites exhibit the lowest stress conditions and high heterogeneity in both elevation and substrate availability. However, differences in altitude promote alternative functional forms. **Elevated habitats with low resource availability** (Fig. 7Ca), favor species with *woody basal stems* (e.g. *suffrutex* and shrubs). The gradual reduction in stress and disturbance gradient along the coastal-inland gradient, suggests more stable and favorable conditions for community development (Mai et al., 2024), gradually increasing the presence of woody plants, particularly shrubs. In natural grasslands of the Rio de la Plata ecoregion, frequent disturbances mainly related with grazing or fire regimens play a key role in maintaining the herbaceous layer by limiting shrub development (Lezama et al., 2014; Bernardi et al., 2016; López-Mársico et al., 2020b; 2024). In the study system, lacking grazing, low resource availability and disturbances might limit shrubs to distant and elevated habitats of outcrops. **Low-lying inland habitats with moderate to high substrate availability** (Fig. 7Cb) are characterized by the occurrence of *thickened basal stems* and *tubercle*, which represent functional traits associated with both resource storage and regrowth capacity in enriched environments. Low tolerance to salinity and physical injuries might explain the restriction of these species to habitats located farther from the coast and sheltered from wind and storm-related disturbances. *Tubercle*, or stem tuber, was recorded in only one species: *Solanum commersonii* (known as “wild potato”), although is common in natural grasslands of the region its occurrence on rocky outcrops is limited to more stable, sheltered areas with sufficient substrate depth. For species with *thickened basal stems*, this trait was assigned to belowground structures that could not be assigned to any of the categories proposed by Appezzato-da-Glória (2015), potentially corresponding to crown bases, short rhizomes, xylopodia, or woody basal stems. Further complementary studies of these species, considering individuals at different growth stages and ages, as well as detailed anatomical analyses are needed to refine their classification and clarify their functional role in plant persistence under varying environmental conditions.

In the previous section, we highlighted how BGF, recognized as key traits for tolerance to disturbance and stress conditions in different ecosystems, also play a significant role in the assembly of herbaceous plant communities in marine rocky outcrops. It should be noted that the study system harbors high plant diversity (Mai et al., 2022), supported by the arrival of species from regional ecosystems interacting with a high spatial local heterogeneity along the coastal-inland gradient (Mai et al., 2024). Many of these species originate from source ecosystems such as grasslands, rupicolous herblands, hydrophilous herblands, from the Rio de la Plata grasslands ecoregion which are subject to seasonal (e.g., drought) and physical disturbances (e.g., grazing, fire) (Lezama et al., 2014, López-Mársico et al., 2020b, Paruelo et al., 2022). In these

environments, BGFs likely enhance plant performance and persistence, resulting in a regional species pool enriched with taxa preadapted to such conditions. Consequently, the regional pool contains a high representation of BGFs shaped under other disturbance regimes, which appears to be a key factor facilitating the successful establishment of species in marine rocky outcrops.

Conclusions

This study adds to a mass of evidence that highlights the functional significance of belowground growth form (BGF) traits in mediating species responses to the environmental filtering imposed by stress conditions and disturbances events (e.g. Fidelis et al., 2009, 2014; Herben et al., 2018; Klimešová et al., 2019, 2025; Klimešová & Herben 2024; Meller et al., 2021; Chelli et al., 2024; Klimešová et al., 2025). Our findings evidenced an important role of BGF traits in marine rocky outcrops, where systematic variation in the performance of species with different BGF types was observed along a coastal–inland gradient defined by distance to the coast, elevation, and substrate availability. Species occurrence was strongly influenced by the environmental filtering of these traits, which represent distinct strategies for coping with disturbance events and abiotic stressors: resprouting ability from bud-bearing organs and resource storage, promote persistence and regrowth; clonal growth structures enable lateral spread and colonization; and herbaceous and woody non-modified organs reflect avoidance strategies, since are typically associated seeders plants. Specific environmental conditions imposed by elevation, distance to the coast, and substrate availability determine habitat requirements under which different BGF traits reach optimal expressions. The differential representation of BGF along the landscape, might enhance species coexistence by spatial segregation in response to habitat conditions and by changes in relative competitive abilities. Future research should focus on improving the identification and classification of belowground structures, which often present challenges in field-based studies, as well as, in advancing the mechanistic understanding of the role of these traits in species performance and community assembly in subtropical herbaceous systems.

References

- Appezato-da-Glória B., Curry G., Soares M.K.M., Rocha, R., Hayashi, A. (2008). Underground Systems of Asteraceae Species from the Brazilian Cerrado. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 135:103–113
- Appezato-da-Glória, B. (2015). Morfologia de sistemas subterrâneos de plantas = Morphology of plant underground systems. Belo Horizonte: 3. ed. 3l Editora Ltda. 160p.
- Beentje H. (2010) The Kew Plant Glossary an illustrated dictionary of plant terms. Illustrations by Juliet Williamson. Royal Botanic Gardens, Kew, 160 p.
- Bellingham, P. J., & Sparrow, A. D. (2000). Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos*, 89(2), 409–416. doi:10.1034/j.1600-0706.2000.890224.x
- Bianco, C.A. & T.A. Kraus. (1996). Las especies de Lathyrus (Leguminosae) silvestres y cultivadas del sur de la Provincia de Córdoba, República Argentina. *Rev. Fac. Agronomía - UNLPam* 9: 33–48. <https://cerac.unlpam.edu.ar/index.php/semiarida/article/view/4855>
- Bernardi, R. E., Holmgren, M., Arim, M., & 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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.032>
- Bombo, A. B., Appezato-da-Glória, B., Martins, R., & Fidelis, A. (2023). Belowground organs and bud bank: Insights on morphoanatomical functional traits related to fire. *Folia Geobotanica*. <https://doi.org/10.1007/s12224-023-09437-2>.
- Bricca, A., Sperandii, M. G., Acosta, A. T. R., Montagnoli, A., la Bella, G., Terzaghi, M., & Carboni, M. (2023). Above- and belowground traits along a stress gradient: trade-off or not? *Oikos*, 9: 1–12 <https://doi.org/10.1111/oik.10043>
- Chelli, S., Klimešová, J., Tsakalos, J. L., & Puglielli, G. (2024). Unravelling the clonal trait space: Beyond above-ground and fine-root traits. *Journal of Ecology*, 112(4): 730–740. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14265>
- Filartiga, A. L., Bombo, A. B., Garcia, V. L., & Appezato-da-Glória, B. (2017). Belowground organs of four Brazilian Aldama (Asteraceae) species: Morphoanatomical traits and essential oil profile. *South African Journal of Botany*, 113, 150–159. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2017.08.008>
- Ferraro, A., da Silva, G. S., de Aguiar, C. L., & Appezato-da-Glória, B. (2021). Evaluating belowground bud banks of native species from Cerrado: Structural, chemical, and ecological approaches. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 281. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151852>
- Fidelis, A., Appezato-da-Glória, B., Pfadenhauer, J., (2009). A importância da biomassa e das estruturas subterrâneas nos Campos Sulinos. In: Pillar, V.P., Müller, S.C., Castilhos, Z.M.S., Jacques, A.V.A. (Eds.), *Campos Sulinos: Conservação e uso sustentável da biodiversidade*. Ministério do Meio Ambiente, Brazil, pp. 85–97.
- Fidelis, A., Appezato-da-Glória, B., Pillar, V.P, Pfadenhauer, J. (2014). Does disturbance affect bud bank size and belowground structures diversity in Brazilian subtropical grasslands? *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, Volume 209, Issue 2, Pages 110-116, ISSN 0367–2530, <https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.12.003>.
- Herben, T., Klimešová, J., & Chytrý, M. (2018). Effects of disturbance frequency and severity on plant traits: An assessment across a temperate flora. *Functional Ecology*, 32(3): 799–808. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13011>
- Klimešová, J., & Klimeš, L. (2007). Bud banks and their role in vegetative regeneration - A literature review and proposal for simple classification and assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8(3): 115–129. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2006.10.002>
- Klimešová, J., & Herben, T. (2015). Clonal and bud bank traits: Patterns across temperate plant communities. *Journal of Vegetation Science*, 26(2): 243–253. <https://doi.org/10.1111/jvs.12228>.
- Klimešová, J., Tackenberg, O. & Herben, T. (2016) Herbs are different: clonal and bud bank traits can matter more than leaf–height–seed traits. *New Phytologist*, 210: 13–17. <https://doi.org/10.1111/nph.13788>

- Klimešová, J., Herben, T., & Martínková, J. (2017). Disturbance is an important factor in the evolution and distribution of root-sprouting species. *Evolutionary Ecology*, 31(3): 387–399. <https://doi.org/10.1007/s10682-016-9881-0>
- Klimešová, J., Martínková, J., Pausas, J. G., de Moraes, M. G., Herben, T., Yu, F. H., Puntieri, J., Vesk, P. A., de Bello, F., Janeček, Š., Altman, J., Appezzato-da-Glória, B., Bartušková, A., Crivellaro, A., Doležal, J., Ott, J. P., Paula, S., Schnablová, R., Schweingruber, F. H., & Ottaviani, G. (2019). Handbook of standardized protocols for collecting plant modularity traits. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*: 40. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2019.125485>
- Klimešová, J., Ottaviani, G., Charles-Dominique, T., Campetella, G., Canullo, R., Chelli, S., Zdeněk Janovský, Z., Lubbe, F. C., Martínková, J. & Herben, T. (2021). Incorporating clonality into the plant ecology research agenda. *Trends in Plant Science*, 26(12): 1236–1247.
- Klimešová, J., & Herben, T. (2024). Belowground morphology as a clue for plant response to disturbance and productivity in a temperate flora. *New Phytologist*, 242(1), 61–76. <https://doi.org/10.1111/nph.19584>
- Klimešová, J., Laughlin, D. C., Siebert, F., Bergmann, J., Tumber-Dávila, S. J., Andrzejczek, K., Bombo, A. B., Bruelheide, H., Fan, Y., Freschet, G. T., Hennecke, J., Howard, C. C., Jimoh, S. O., Mommer, L., Ramalevha, T., Weigelt, A., & Fidelis, A. (2025). Belowground persistence types relevant to severe disturbance. In *Trends in Plant Science*. Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2025.06.010>.
- Lezama, F., Baeza, S., Altesor, A., Cesa, A., Chaneton, E. J., & Paruelo, J. M. (2014). Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *Journal of Vegetation Science*, 25(1): 8–21. <https://doi.org/10.1111/jvs.12053>
- López-Mársico, L., Pestoni, S., Conti, G., Pérez-Harguindeguy, N., Pastur, G. M., Pinto, P., Sarquis, A., Ferxaxda Reyes, M., Peri, P. L., & Piñeiro, G. (2020a). Out of sight... What can be done in order to further include the belowground compartment in vegetation studies? *Ecologia Austral*, 30(2): 175–181. <https://doi.org/10.25260/ea.20.30.2.0.965>
- López-Mársico, L., Lezama, F., & Altesor, A. (2020b). Heterogeneity decreases as time since fire increases in a South American grassland. *Applied Vegetation Science*, doi:10.1111/avsc.12521
- López-Mársico, L., Lezama, F. & Altesor, A. (2024) Fire and grazing interaction in a subhumid grassland: Effects on a dominant tussock grass. *Applied Vegetation Science*, 27: e12795. <https://doi.org/10.1111/avsc.12795>
- Mason, N. W., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112–118.
- McLeod, A., Xu, C. & Lai, Y. (2020) bestglm: Best Subset GLM and Regression Utilities. R Package Version 0.37.3. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=bestglm>
- Meller, P., Stellmes, M., Fidelis, A., & Finckh, M. (2022). Correlates of geoxyle diversity in Afrotropical grasslands. *Journal of Biogeography*, 49(2), 339–352. <https://doi.org/10.1111/jbi.14305>
- Orzell, S. L., Bitomský, M., Bridges, E. L., Budach, B., Klimešová, J., Martínková, J., Reed, Z. E., & Raynor, S. J. (2024). Florida's fiery subtropical grasslands: Growth forms, belowground organs, and post-fire recovery strategies. *Folia Geobotanica*, 58(3–4), 209–230. <https://doi.org/10.1007/s12224-024-09440-1>
- Overbeck, G. E., & Pfadenhauer, J. (2007). Adaptive strategies in burned subtropical grassland in southern Brazil. *Flora*, 202(1), 27–49. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2005.11.004>
- O'Keefe, K., Bachle, S., Keen, R., Tooley, E. G., & Nippert, J. B. (2022). Root traits reveal safety and efficiency differences in grasses and shrubs exposed to different fire regimes. *Functional Ecology*, 36, 368–379. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13972>.
- Paruelo, J. M., Oesterheld, M., Altesor, A., Piñeiro, G., Rodríguez, C., Baldassini, P., Irisarri, G., López-Mársico, L., & Pillar, V. D. (2022). Grazers and fires: Their role in shaping the structure and functioning of the Río de la Plata Grasslands. *Ecología Austral*, 32(2bis): 784–805. <https://doi.org/10.25260/ea.22.32.2.1.1880>
- Pasini, E. & Ritter, M. R.. (2012). Trichocline cisplatina (Asteraceae, Mutisieae), a new species from southern Brazil and Uruguay. *Phytotaxa*. 23. www.mapress.com/phytotaxa/Article

- Pausas, J.G., Pratt, R.B., Keeley, J.E., Jacobsen, A.L., Ramirez, A.R., Vilagrosa, A., Paula, S., Kaneakua-Pia, I.N. and Davis, S.D. (2016), Towards understanding resprouting at the global scale. *New Phytologist*, 209: 945–954. <https://doi.org/10.1111/nph.13644>
- Peichoto, M.C. (2010) Revisión Taxonómica de las Especies del Género *Schizachyrium* (Poaceae: Andropogoneae) de Sudamérica, *Candollea*, 65(2), 301–345. <https://doi.org/10.15553/c2010v652a9>
- Pereira R.A & Rodrigues A.C. 2012. Morphoanatomy of the underground system of *Androtrichum trigynum* (Cyperaceae). *Rodriguésia* 63(2): 305–319.
- Schielzeth, H. (2010) Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution*, 1:103–113. Available from: <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00012.x>
- Schulz, A.G. (1944). Una nueva especie del género de Compuestas *Picrosia*. *Darwiniana*, 6(3): 494–498. <http://www.jstor.org/stable/23211578>.
- Siebert, F., te Beest, M., Fynn, R., Klimešová, J., Morris, C., Nkuna, S., Siebert, S., & Fidelis, A. (2024). Past, Present, and Future of Forbs in Old-Growth Tropical and Subtropical Grasslands. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 55(1): 395–421. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102722-022331>
- Shipley, B., D. Vile, and E. Garnier. (2006). From plant traits to plant communities: A statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science* 314:812–814.
- Shipley, B. (2010). From Plant Traits to Vegetation Structure. In *Cambridge University Press*.
- Warton, D. I., Shipley, B., & Hastie, T. (2015). CATS regression - a model-based approach to studying trait-based community assembly. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(4), 389–398. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12280>
- Zuur, A.F., Ieno, E.N. & Smith, G.M. (2007) Analyzing ecological data. In: Gail, M., Krickeberg, K., Samet, J., Tsiatis, A. & Wong, W. (Eds.) *Statistics for biology and health*. New York, NY. 672: Springer.

9. Discusión general

Esta tesis resalta la importancia de las puntas rocosas costeras como sitios de alta diversidad vegetal, reservorios de flora endémica y especializada, destacando la urgente necesidad de esfuerzos de conservación para mitigar las presiones antropogénicas. La contribución de los tres capítulos que involucran esta tesis, permiten evidenciar: **i)** contrariamente a lo esperado para el desarrollo de comunidades en ambientes de alto estrés y disturbios, las comunidades vegetales en los cuatro sitios de estudio sustentan una **alta diversidad vegetal**, pudiendo ser catalogados como ‘Hotspots’ por documentar una alta riqueza en superficies reducidas y numerosas especies de interés para la conservación; **ii)** la alta diversidad documentada es explicada por la combinación de **procesos locales y regionales**; así como por una alta **heterogeneidad local** en los sitios, lo que sustenta una variabilidad de **micro-hábitats** para el desarrollo de ensambles vegetales y especies con diferentes adaptaciones; **iii)** se observa una atenuación del **filtro de estrés** asociado al ambiente marino a lo largo del gradiente costa-continente, lo que se manifiesta en un aumento de la riqueza de especies conforme se incrementa la distancia a la línea de costa, así como una disminución de dicha riqueza en sitios con mayor disponibilidad de sustrato, lo cual respalda la hipótesis de exclusión competitiva en contextos de mayor disponibilidad de recursos y menor heterogeneidad microambiental; **iv)** finalmente, el conjunto de condiciones ambientales presentes a lo largo del gradiente costa-continente favorece la coexistencia de diferentes **estrategias funcionales**, expresadas en diversos rasgos de *formas de crecimiento subterráneo* (BGF), los cuales incluyen especializaciones tanto radicales como caulinarias subterráneas de crecimiento clonal y rebrote a partir de yemas latentes.

9.1 Diversidad vegetal

Los datos generados destacan a las puntas rocosas costeras como sitios de alta diversidad vegetal, verdaderos reservorios de flora endémica y especializada. Entre los cuatro sitios de estudio, se seleccionó Punta Ballena para una caracterización detallada de su flora y vegetación. Este sitio presenta una elevada diversidad documentada en registros históricos y actuales, 427 especies en 20 hectáreas, lo que representa el 14% de la flora total del país (3106 especies; Bonifacino et al., 2025; Marchesi et al., 2025). Este dato es elevado en relación a lo esperado para un ambiente con múltiples condiciones estresantes y alta frecuencia de disturbios. De hecho, en comparación con otros ambientes costeros, como los herbazales psamófilos donde se reportaron 75 especies en 17 ha (Castiñeira et al., 2013), la riqueza en Punta Ballena resulta marcadamente superior. Asimismo, la diversidad de este sistema es comparable con la reportada en pastrizales de Cerros Chatos donde se registraron 315 especies en 17 ha, equivalentes al 10% de la flora nacional (Pañella et al., 2023), cabe mencionar que estos sitios son ambientes geológicamente particulares,

ubicados en el NE del país, la cual es una región considerada un hotspot de diversidad florística para especies leñosas (Grela 2004; Brussa & Grela, 2007).

En el contexto costero, la proyección del ambiente rocoso hacia el Río de la Plata así como la presencia de diversos microhábitats a lo largo de las puntas rocosas, permite el desarrollo de distintos tipos de vegetación. Esta diversidad de tipos de vegetación en la punta rocosa sustenta la presencia de especies con diferentes afinidades ecológicas, tales como especies rupícolas y epilíticas en **herbazales rupícolas**, especies halófitas tanto en herbazales rupícolas influenciados por el mar como en pastizales o **herbazales halófilos**, y una combinación de gramíneas y hierbas en **pastizales mesófilos**. Las familias con mayor número de especies —Asteraceae y Poaceae, seguidas por Fabaceae— coinciden con las familias más diversas del país y dominan la ecorregión de los "pastizales del Río de la Plata", en la que se encuentra Uruguay (Andrade et al. 2018). Asimismo, otras familias numerosas en Punta Ballena son características de esta ecorregión, como Cyperaceae, Solanaceae y Rubiaceae. En Punta Ballena, se destaca la importancia de Cactaceae y Cyperaceae en el sitio, la primera por presentar especies adaptadas a vivir entre y sobre las rocas en sitios expuestos a la insolación casi permanente, y la segunda por presentar especies típicas de ambientes húmedos, con acumulación de agua permanente o temporal, presentes en algunos sectores de la punta rocosa.

Las puntas rocosas costeras, sustentan una elevada riqueza de **especies prioritarias para la conservación, amenazadas**, así como **endemismos** (regionales, nacionales y locales) en una superficie reducida del país (Mai et al., 2022). Este hecho destaca la importancia de estos sitios para la conservación de estas especies de interés. No obstante, la protección legal y la gestión efectiva de estos sitios es aún desigual. Si bien dos de los sitios estudiados —Cabo Polonio y Cerro Verde— están incluidos en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP), los otros Punta Ballena y La Pedrera, carecen de instrumentos específicos de conservación o planes de manejo, lo que los convierte en áreas particularmente vulnerables. Más aún si se toman en cuenta las amenazas directas e indirectas a las que están sometidas, aumenta el riesgo de disminución de las poblaciones existentes o incluso de extinción local de especies relevantes, tal como es documentado en el Capítulo 1, en donde se identificaron cinco extinciones locales para la flora de Punta Ballena. Entre las presiones más significativas se encuentra el desarrollo urbano-turístico, que no solo conlleva una pérdida directa de hábitats dominados por especies nativas, sino que también facilita la propagación de especies exóticas, muchas de las cuales han sido identificadas como invasoras en Uruguay (Masciadri et al., 2010; INBUY, 2011). Las invasiones biológicas conllevan severos impactos ecológicos, tales como la pérdida de servicios ecosistémicos, el desplazamiento de especies nativas y el deterioro del paisaje natural, entre otros (Vitousek et al., 1996, 1997; Tordoni et al., 2018). Otras acciones, vinculadas con la gestión del territorio a escala local contribuyen a la degradación de estos ecosistemas, como la expansión de estacionamientos en las áreas naturales, o el corte de pasto sistemático en ciertos sectores (ej. en Punta

Ballena y La Pedrera) lo que reduce la heterogeneidad estructural y florística del sistema. En suma, la vulnerabilidad de las puntas rocosas frente a múltiples presiones humanas resalta la necesidad de establecer estrategias integradas de conservación, manejo y restauración, especialmente en aquellas áreas aún no contempladas por el marco normativo del SNAP.

Como aporte complementario de esta investigación, se desarrolló una propuesta de **clasificación de formas de vida** adaptada a las condiciones particulares de las puntas rocosas, aplicada específicamente a las especies registradas en Punta Ballena (Tabla 1 en Mai et al., 2022). Esta propuesta surge ante las limitaciones que presentan las clasificaciones globales más comúnmente utilizadas, como Raunkiaer (1934), presentan dificultades al ser aplicadas textualmente en contextos subtropicales, debido a la superposición de categorías o a la escasa representatividad de ciertas categorías (Ferreira, 2014). En este sentido, la clasificación propuesta constituye una herramienta útil tanto para el estudio de las comunidades vegetales de las puntas rocosas como para su aplicación en otros ambientes del país. La nueva categorización integra diversos rasgos funcionales y morfológicos de las especies, entre ellos: el ciclo de vida (anual, bienal o perenne), la presencia de rasgos distintivos de ciertos grupos taxonómicos (como cactáceas, helechos y licofitas), el hábito de crecimiento, la arquitectura o fisonomía de la planta, el grado de desarrollo leñoso, y la existencia de estructuras subterráneas especializadas. Cada especie registrada en Punta Ballena fue clasificada según la forma de vida que manifiesta bajo las condiciones ambientales locales, las cuales en muchos casos difieren en su hábito o tamaño respecto a la especie en otros contextos ecológicos.

Cabe destacar que numerosas especies, si bien se distribuyen en otras regiones del país, exhiben en las puntas rocosas costeras características morfológicas y fisonómicas particulares, asociadas a las condiciones ambientales extremas de estos sitios. Estas poblaciones, consideradas **ecotipos** o variantes genéticas, muestran diferencias morfológicas y funcionales claras en comparación con individuos de la misma especie en otras localidades (Mai et al., 2022; Marchesi et al., 2023; Mai et al., 2024). Este tipo de variación fue registrado en todos los sitios de estudio, tanto en especies leñosas como en herbáceas. En términos generales las especies leñosas (árboles, arbustos y subarbustos) son comparativamente más pequeñas que en otros hábitat típicos de la especie, desarrollándose muchas de ellas con un hábito rastrero (por ejemplo, *Baccharis patens*, *B. linearifolia*, *Grazielia brevipetiolata*, *Myrsine parvifolia*, *Phyllanthus ramillosus*, *Schinus weinmannifolius*, *Sideroxylon obtusifolium*, *Varronia curassavica*). Por su parte, las especies herbáceas tienden a desarrollar hábitos reptantes con tallos aéreos postrados o decumbentes (por ejemplo, *Aldama nudicaulis*, *Viviania albiflora*, *Stylosanthes leiocarpa*) y varias especies desarrollan tallos engrosados y estructuras subterráneas como bases leñosas, xilopodios y rizomas gruesos (por ejemplo, *Calea uniflora*, *Convolvulus hermanniae*, *Gomphrena perennis*, *Oxalis spp*, *Wahlenbergia linarioides*). Por último, algunas plantas exhiben cambios de color en estructuras florales y variaciones en el indumento (por ejemplo, *Dicliptera squarrosa*, *Grazielia brevipetiolata*, *Eryngium aff. paniculatum*). En este escenario, el

desarrollo de ecotipos locales ha llevado incluso a la identificación de nuevas especies o variedades exclusivas de ambientes costeros [por ejemplo, *Acicarpha obtusisepala* (Marchesi, 1987), *Euphorbia rochaensis* (Alonso Paz & Marchesi, 1988), *Porophyllum spathulatum* (Carneiro et al., 2014), *Senecio ostenii* var. *balaenicus* (Cabrera, 1957), *Trichocline cisplatina* (Pasini & Ritter, 2012)].

9.2. Procesos explicativos de la diversidad vegetal

Este trabajo permitió avanzar significativamente en la comprensión de los procesos explicativos de la elevada diversidad vegetal reportada en las puntas rocosas de la costa Atlántica de Uruguay. Dicha diversidad es explicada por una combinación de **procesos locales y regionales**, en línea con los postulados de la teoría de metacomunidades y el ensamblaje de comunidades (ej. Leibold et al., 2004; Vellend, 2010), a través de una fuerte influencia de la vegetación del entorno en la diversidad vegetal local. Este hecho evidencia que la disponibilidad de especies en el pool regional, logra a través del flujo de propágulos alcanzar las puntas rocosas y establecerse en ellas (Zobel, 2016; Keddy & Laughlin, 2022).

La alta diversidad registrada en las puntas rocosas, se compone tanto de especies típicamente costeras como de especies no costeras, presentes en el **pool regional** con distintas preferencias de hábitat a escala local (por ejemplo especies características de pastizales, herbazales hidrófilos o generalistas). La llegada de propágulos desde múltiples fuentes de vegetación circundante produce un *efecto de masa*, que incrementa la representación local de estas biotas (ej. Shmida & Wilson, 1985; Leibold et al., 2004; Vellend 2016) y denota la importancia del intercambio de individuos entre las puntas rocosas de la costa atlántica y las comunidades del entorno circundante. Esta conectividad entre comunidades pone de manifiesto que los filtros ambientales impuestos por el estrés abiótico del ambiente oceánico, no impide el reclutamiento de especies no costeras. Por el contrario, muchas de estas especies encuentran microambientes o condiciones locales particulares que permiten su establecimiento, promoviendo así una mayor diversidad taxonómica y funcional a escala local (Chase & Leibold, 2003; Vellend, 2016).

Esta influencia de la vegetación circundante en las puntas rocosas a escala local varía entre los **sitios**, en función de su ubicación diferencial a lo largo del gradiente atlántico. Esta variación, se debe principalmente a la configuración del paisaje en el entorno de cada una de las puntas rocosas, que determina la proximidad y extensión de otros ambientes naturales como humedales, lagunas, sierras, e incluso a parches de pastizales bien conservados. Asimismo, la presencia de barreras al flujo biológico y las alteraciones derivadas de la cercanía a zonas urbanizadas inciden significativamente. Algunos sitios se encuentran en contacto directo o próximos a una matriz urbana que ejerce mayores presiones ambientales. En particular, en Cabo Polonio —uno de los sitios de estudio— se observan construcciones dispersas sobre el tómbolo y en las inmediaciones de los afloramientos rocosos (Delfino & Masciadri, 2005; Masciadri et al.,

2006). Las viviendas presentes, junto con las prácticas de uso y manejo del entorno (por ejemplo vertidos, proyección de sombra, desagües o sistemas de drenaje sanitario), pueden ser factores determinantes de la menor riqueza florística registrada en este sitio. Esto se refleja también en la notable presencia de especies del ensamble antrópico en su composición vegetal (Capítulo 2; Mai et al., 2024). Estas diferencias en la matriz del paisaje pueden explicar las variaciones en la riqueza entre puntas rocosas y la representación desigual de los ensambles de especies entre los sitios de estudio. Adicionalmente, factores ambientales que también varían a lo largo del gradiente atlántico (como los niveles de salinidad o la frecuencia e intensidad de disturbios asociadas a eventos climáticos extremos) contribuyen a explicar las diferencias observadas en la diversidad vegetal entre las puntas rocosas.

La coexistencia de distintos ensambles de especies en las puntas rocosas se ve favorecida por la alta **heterogeneidad ambiental** local de estos sitios (Alonso-Paz & Bassagoda, 2003; Delfino & Masciadri, 2005; Masciadri et al., 2006). Depresiones húmedas, desniveles, elevaciones y otras irregularidades del terreno proveen agua dulce en determinadas áreas, mientras que las microtopografías generan parches de suelo o granulometría de rocas de diversos tamaños y con distintos grados de protección frente a condiciones ambientales adversas. Esta heterogeneidad estructural influye directamente en la variación espacial de las condiciones abióticas, generando microhábitats que pueden facilitar la coexistencia de especies y mitigar interacciones negativas entre ellas (Kraft et al., 2015; Carneiro et al., 2021; Dayrell et al., 2021; Arim et al., 2023). En relación con esta heterogeneidad ambiental, se evidenció un recambio en la dominancia de los distintos ensambles de especies, de acuerdo al gradiente de estrés y disturbios. Como consecuencia, el efecto combinado de un amplio conjunto de especies del pool regional, asociado a condiciones microambientales contrastantes y a una alta heterogeneidad interna en los afloramientos rocosos marinos, probablemente constituye uno de los principales determinantes de la alta biodiversidad de estas comunidades.

La diversidad vegetal, no se distribuye de manera homogénea en las puntas rocosas, muestra una variación en relación al gradiente de estrés y disturbios costa - continente, asociado a una atenuación del **filtro de estrés** a lo largo de este gradiente. Las variables ambientales seleccionadas son buenos indicadores del efecto de este gradiente (Sperandii et al., 2019), al reflejar la influencia de factores como la salinidad, la exposición al viento y la perturbación física. Adicionalmente estas variables no se encuentran correlacionadas entre sí, pero interactúan de manera compleja, generando respuestas diferenciadas en la riqueza de especies según el sitio de estudio. En general, la intensidad del estrés abiótico y de los disturbios físicos tiende a disminuir con el aumento de la distancia a la costa, particularmente en lo que respecta a la salinidad, lo que favorece una mayor riqueza específica en zonas más alejadas del litoral (Forey et al., 2008). Esta relajación de las condiciones desfavorables permite la colonización por parte de especies provenientes del pool regional, incluso aquellas sin adaptaciones estrictas al ambiente costero, y promueve también la

ocurrencia de interacciones positivas entre plantas, como la facilitación, que pueden contribuir significativamente al incremento de la diversidad vegetal (Bertness & Hacker, 1994; Forey et al., 2009; Sánchez-Martín et al., 2023). La riqueza de especies a su vez disminuye en sectores con mayor disponibilidad de sustrato, favoreciendo las interacciones directas planta-planta lo cual respalda la hipótesis de exclusión competitiva en contextos de mayor disponibilidad de recursos y menor heterogeneidad microambiental. Por el contrario, la cobertura vegetal promueve la diversidad probablemente por un efecto de mayor número de individuos, ya sea a través de la colonización progresiva de especies del pool regional (Storch et al., 2018; Keddy & Laughlin, 2022), o a través de mecanismos de facilitación entre especies (Callaway & Walker 1997; Sánchez- Martín et al., 2023). Diversos autores han sugerido la importancia de la facilitación para aumentar la diversidad en condiciones de estrés elevado pero no extremo (en niveles intermedios de severidad ambiental), ampliando el rango de distribución de especies competitivas intolerantes al estrés en condiciones de alto estrés físico (Choler et al., 2001; Callaway et al., 2002; Brooker et al., 2008), como podría estar ocurriendo con las especies no costeras presentes en estas comunidades rocosas.

9.4 Estrategias funcionales en relación al gradiente de estrés

Este trabajo permite evidenciar el rol de los rasgos funcionales, particularmente aquellos asociados a las estructuras subterráneas de las plantas, en la determinación del éxito diferencial de las especies y en consecuencia, en la configuración de la estructura de la comunidad vegetal (Poorter & Bongers 2006; Shipley 2010; Roumet et al. 2006). Los filtros ambientales, presentes en las puntas rocosas costeras, actúan seleccionando individuos en función de sus rasgos, favoreciendo aquellos que presentan rasgos que les permiten sobrevivir, crecer y reproducirse bajo las condiciones de estrés y disturbios (Violle et al. 2007; Keddy & Laughlin 2022). Para las especies más frecuentes que habitan afloramientos rocosos marinos en Uruguay, se caracterizó el conjunto de rasgos de forma de crecimiento subterráneo (BGF, del inglés 'Belowground growth form'), integrados por adaptaciones particulares en raíces y tallos subterráneos. La presencia de estos rasgos puede vincularse con la resistencia al estrés, así como con el rebrote después de la pérdida de biomasa producidas por los disturbios (Klimešová & Klimeš 2007; Fidelis 2008; Fidelis et al., 2014; Klimešová et al. 2016, 2019; Bombo et al. 2023) y la propagación lateral o clonal (Klimešová & Herben 2015, 2024; Chelli et al. 2024), como consecuencia de los frecuentes disturbios experimentados en los afloramientos rocosos costeros.

Se registró una alta diversidad de rasgos de forma de crecimiento subterráneo, lo cual es consistente con los BGF reportados en otros ecosistemas abiertos subtropicales (Sibert et al. 2024). Estos rasgos funcionales influyen significativamente en el rendimiento de las especies, y varían sistemáticamente

a lo largo del gradiente de estrés y disturbios, condicionando al ensamblaje de la comunidad (Díaz et al 2004; Shipley 2010; Keddy & Laughlin, 2022). A partir del análisis conjunto de las tres variables ambientales consideradas, fue posible identificar diferentes **requerimientos de hábitat** a lo largo del gradiente de estrés ambiental, asociados a patrones particulares en la probabilidad de ocurrencia de los distintos tipos de BGF. La distribución diferencial de los tipos de BGF refleja una respuesta funcional al filtrado ambiental impuesto por el gradiente de estrés costa–continente.

A lo largo del gradiente de estrés y disturbio costa–continente, es posible identificar distintos tipos de hábitats diferenciales respecto a la probabilidad de ocurrencia de rasgos de BGF. En este contexto, los lugares elevados cercanos a la línea de costa, donde las condiciones de estrés son mayores, tienden a favorecer estructuras de almacenamiento de recursos que permiten un rebrote rápido, como bulbos y cormos. Por el contrario, las depresiones costeras, que siguen estando cerca de la línea de costa pero más protegidas, favorecen la prevalencia de rasgos de crecimiento clonal con estructuras de dispersión lateral (rizomas estoloníferos y tallos herbáceos sin adaptaciones particulares). A lo largo de la ladera rocosa, donde hay niveles intermedios de las variables ambientales, emerge una variedad de estructuras complementarias, incluyendo tanto órganos de rebrote como de crecimiento lateral, promoviendo la diversidad funcional y la coexistencia funcional. En los lugares alejados de la línea de costa, donde el estrés se reduce y aumenta la disponibilidad de recursos, se favorecen las especies leñosas y las estructuras más especializadas en la acumulación de recursos (Ver discusión Capítulo 3, Figura 6).

Este capítulo aporta evidencia empírica destaca la importancia funcional de los rasgos asociados a la forma de crecimiento subterráneo (BGF) en relación con las respuestas de las especies al filtrado ambiental impuesto bajo condiciones de estrés y disturbios (ej. Fidelis et al., 2009, 2014; Herben et al., 2018; Klimešová et al., 2019, 2025; Klimešová & Herben 2024; Meller et al., 2021; Chelli et al., 2024). Nuestros hallazgos evidenciaron un papel principal de los rasgos de BGF en los afloramientos rocosos marinos, donde se observó una variación sistemática en el rendimiento de las especies con diferentes tipos de BGF a lo largo del gradiente costa-continente definido por la distancia desde la línea de costa, la elevación y la disponibilidad de sustrato. La representación diferencial de BGF a lo largo del paisaje de las puntas rocosas promueve la coexistencia de especies mediante la segregación espacial en respuesta a las condiciones del hábitat y a los cambios en las capacidades competitivas de las especies. A futuro, este trabajo podría complementarse profundizando en la identificación y clasificación de las estructuras subterráneas para las especies reportadas en las puntas rocas. La identificación a campo de las estructuras representa un gran desafío, por lo que debería complementarse con estudios de individuos de diferentes estadíos y edades, y con técnicas complementarias como cortes anatómicos para poder tener mayor precisión en algunas de las estructuras propuestas. Asimismo complementar estos rasgos, con otros que pueden explicar parte de la segregación espacial observada en el paisaje. Esto permitiría comprender con mayor profundidad y

precisión cuáles son los mecanismos detrás de los rasgos en el rendimiento de las especies y por ende en el ensamble de las comunidades herbáceas costeras.

9.4 Aportes a la gestión de las puntas rocosas

Las puntas rocosas costeras, al igual que el resto de la costa a escala nacional y global, se encuentran expuestas a múltiples alteraciones y amenazas derivadas del acelerado desarrollo urbano-turístico, como la fragmentación del hábitat, alteración de dinámicas ecológicas y la pérdida de biodiversidad (Defeo et al., 2009; Orlando et al., 2021; McLachlan & Defeo, 2023). A esto se suma la alta vulnerabilidad de los ecosistemas costeros frente a los efectos del cambio climático, en particular ante el aumento progresivo del nivel del mar y los eventos extremos (IPCC, 2021; Piñeiro et al., 2020). Esta presión simultánea ejercida sobre los ecosistemas costeros, desde tierra firme por las actividades antrópicas y desde el mar por los efectos del cambio climático, se ha denominado *coastal squeeze* (Defeo et al., 2021; McLachlan & Defeo, 2023), si bien ha sido mayormente documentado en costas arenosas también ha sido abordado para costas rocosas (Jackson & McIlvenny, 2011). Las puntas rocosas de la costa atlántica de Uruguay son vulnerables a estas presiones, y en particular los herbazales rupícolas que allí se desarrollan (Fagúndez & Lezama, 2005; Mai et al., 2019), por estos motivos es fundamental que el conocimiento generado aporte a una gestión adecuada de estos ambientes costeros.

Entre los cuatro sitios abordados en esta tesis, existen diferencias jurídico administrativas que inciden directamente en la gestión (o ausencia de gestión) y por ende en el estado de conservación de la diversidad local. Dos de los sitios cuentan con planes de manejo por estar incluidos dentro del Sistema Nacional de Áreas Protegidas: el *Parque Nacional Cabo Polonio* y el *Área de Manejo de Hábitat y/o Especies Cerro Verde e Islas de La Coronilla*. Sin embargo, presentan marcadas diferencias entre ellos en relación al desarrollo urbano turístico circundante y al impacto de las actividades antrópicas. En cuanto a los otros dos sitios, la barranca rocosa de La Pedrera es de dominio público y cuenta con un manejo incipiente de la vegetación a cargo del Área Gestión Costera del Municipio de La Paloma – Rocha. Mientras que Punta Ballena, es de dominio privado con áreas de uso público (luego de un largo litigio por la propiedad de los padrones), donde el manejo de ciertas áreas próximas a los estacionamientos y a la ruta de acceso, es realizada por la división Áreas Verdes de la Intendencia de Maldonado. Punta Ballena, además, en los últimos años fue escenario de un conflicto socio-ambiental complejo, siendo el centro de un movimiento ciudadano sin precedentes (Gadino et al., preprint 2025; Bacchetta 2025), en respuesta a la propuesta del desarrollo de un complejo residencial de alto impacto (IAR, 2023). Este proyecto inmobiliario fue rechazado por parte del Ministerio de Ambiente (MA, 2025), y como producto de la movilización y articulación social (a través de la

recolección de más de 34000 firmas) se solicitó a la Junta Departamental que Punta Ballena sea considerada área protegida (Junta Departamental de Maldonado, 2025).

Esta tesis, genera información de base a la hora de proponer estrategias de gestión o manejo de la vegetación, a partir del reconocimiento de las características de las comunidades vegetales y de los mecanismos subyacentes que determinan la diversidad vegetal, de manera general para el sistema de puntas rocosas de la costa atlántica de Uruguay y aportes particulares para cada uno de los sitios de acuerdo a sus particularidades.

En términos generales, son sistemas de alta diversidad vegetal, presentando elevada riqueza en superficies acotadas, a su vez, presentan numerosos endemismos, especies de interés para la conservación (SNAP y UICN), y especies vulnerables a la colecta ilegal y comercialización (Apéndice II CITES). El análisis del hábitat preferencial de las especies presentes en las puntas rocosas, indicó que un alto porcentaje (52%) corresponde a especies no costeras (serranas, campestres, hidrófilas, antrópicas o generalistas). Lo cual indica una fuerte influencia del entorno a través del aporte del pool regional de especies. Esto sugiere que las medidas de conservación de esta diversidad deben contemplar no solo la vegetación rupícola local (herbazal rupícola costero), sino también la vegetación circundante, como pueden ser herbazales y matorrales psamófilos en zonas de cordón dunar; comunidades herbáceas en zonas de sierras, depresiones húmedas con herbazales hidrófilos, y pastizales naturales en áreas más alejadas de la costa. La conectividad entre estos ambientes debería mantenerse y fomentarse, a fin de sostener la diversidad vegetal actualmente presente en las puntas rocosas.

Como fue tratado en secciones anteriores, otro determinante de la alta diversidad vegetal es la heterogeneidad ambiental que promueve microambientales contrastantes en las puntas rocosas. En este sentido, deben evitarse procesos que homogenizan el ambiente, a través de nivelaciones, rellenos u otras intervenciones. Incluso evitar el corte frecuente de ‘pasto’ o especies herbáceas que limita la floración y consiguiente fructificación de las especies permanentemente cortadas, reduciendo poblaciones de algunas especies nativas, o de algunos ensambles de especies identificadas (Capítulo 2). Asimismo, este tipo de acciones de manera regular, junto con otras alteraciones como el pisoteo de visitantes a los sitios, o el tránsito vehicular, puede beneficiar el desarrollo y expansión de poblaciones de especies exóticas invasoras.

Las especies del ensamble antrópico, que incluye especies categorizadas como exóticas invasoras, deben tener estrategias y planes de manejo adecuados a la realidad de cada uno de los sitios, y sostenidos en el tiempo, para garantizar el control efectivo de las especies, a fin de reducir los impactos ecológicos que conllevan las invasiones biológicas. En este sentido, es necesario que las zonas con desarrollo urbano cercanas a las áreas naturales de las puntas rocosas tengan un manejo adecuado de sus jardines, utilicen

especies nativas del lugar y eviten la introducción de exóticas invasoras, tal como ha sido planteado por ej. en Mai et al., 2022; Marchesi et al., 2023; Lopardo & Segura, 2024. Finalmente, todas las medidas de manejo que tiendan a conservar estos sitios deben acompañarse de prácticas de educación ambiental y cartelería informativa, por ejemplo para evitar la extracción de plantas por parte de los visitantes, en particular de algunas especies sensibles y de lento crecimiento como las Cactáceas.

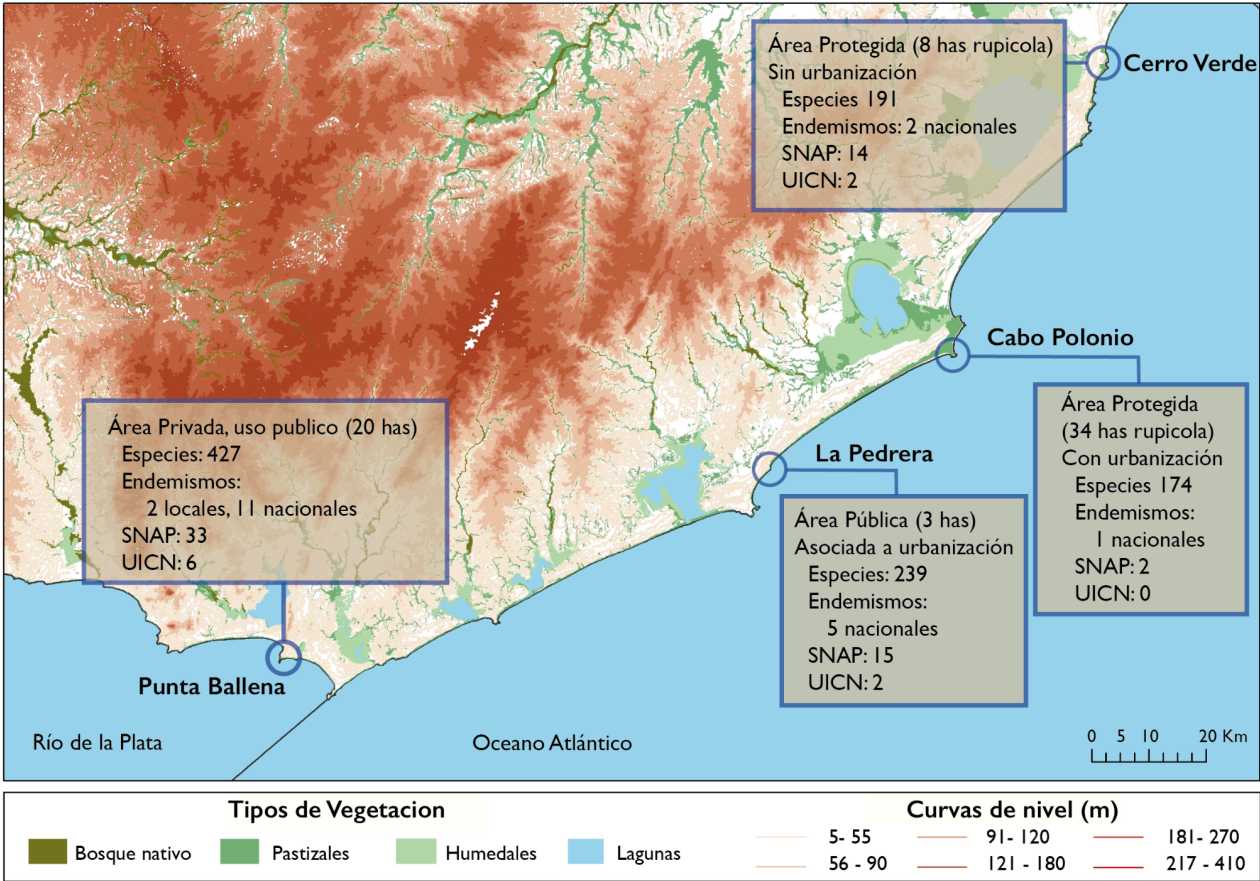


Figura 4. Datos florísticos generados en el marco de esta tesis. Para cada sitio de estudio se presenta la condición de tenencia de tierra y grado de protección en el marco del SNAP, número de especies totales registradas, y catalogadas como endémicas, prioritarias para el SNAP y bajo categorías de amenaza de la UICN.

Consideraciones particulares para cada uno de los sitios de estudio

Cabo Polonio

Este sitio fue el que presentó menor diversidad vegetal en el listado de especies del área rocosa del tómbolo (174 especies, Fig. 4) y también menor riqueza por cuadrante en el muestreo por transectas. Fue elevada la representación de especies del ensamble antrópico (10 % del total de especies registrado en las transectas), esto seguramente es consecuencia del impacto de las urbanizaciones en la zona del tómbolo (muchas especies son introducidas de manera intencional). También, la proyección de sombra de las

construcciones sobre la vegetación, transforma localmente la composición de las comunidades, a lo que se suma el impacto del pisoteo de los visitantes. Medidas que regulen el uso de ciertas especies introducidas en 'jardines' y áreas próximas a las construcciones así como identificación de zonas con comunidades vegetales interesantes a ser protegidas por su composición de especies, que se acompañen de pasarelas peatonales y cartelería explicativa para su protección, serían estrategias adecuadas para mantener y promover la diversidad vegetal en las zonas rupícolas.

Cerro Verde

Cerro Verde se distingue del resto de los sitios analizados por presentar los mayores valores de riqueza esperada, según los datos de riqueza observada por cuadrante (15 especies más que el sitio tomado como referencia, Cabo Polonio). La zona de herbazal rupícola alberga una alta diversidad vegetal (aprox. 190 especies), incluyendo al menos 14 especies SNAP, así como dos especies clasificadas bajo categorías de amenaza por la UICN (Fig. 4). Entre ellas se destaca *Porophyllum spathulatum* C.R.Carneiro & A.A.Schneid. especie descrita en el año 2014, considerada en peligro crítico (CR, UICN) que presenta una distribución restringida a algunas localidades costeras del Sur de RGS, Brasil, y Uruguay (Carneiro et al., 2014). Una de las principales problemáticas al mantenimiento de la diversidad vegetal nativa en el marco de la gestión del Área Protegida, es la presencia de especies invasoras. Entre ellas, *Cynodon dactylon* representa la principal problemática para la conservación, debido a los altos niveles de cobertura (aprox 80% de la superficie por cuadrante) y biomasa observados particularmente en la zona alta del cerro. Este patrón sugiere la necesidad de diseñar e implementar estrategias específicas de manejo orientadas al control de esta especie invasora en sectores críticos del área.

La Pedrera

La zona de herbazal rupícola de La Pedrera con una superficie de tan solo 2 has, sustenta una alta diversidad vegetal, con numerosas especies SNAP (15; Fig. 4). Se destaca a su vez, la presencia de una especie identificada para la ciencia en el año 2012: *Trichocline cisplatina* E.Pasini & M.R.Ritter, de la cuál se reconocen tres poblaciones: una en RGS (Brasil) y dos en Uruguay, siendo ésta la población más importante por la abundancia de individuos. Sin embargo, esta especie y las comunidades que integra, coexisten con dos EEI (*Lampranthus* sp. y *Asparagus densiflorus*) que ocupan una superficie importante en la ladera rupícola (ca. 30% del área vegetada, Gutiérrez Tassano, en revisión). En este contexto, el control de estas invasoras es prioritario para el mantenimiento de la diversidad vegetal nativa presente actualmente en el sitio. Gutiérrez Tassano (en revisión), genera insumos que aportan a la elaboración de un plan de manejo adecuado de estas especies, considerando las condiciones particulares del sitio, la biología y características

de las especies a manejar, así como los actores locales implicados para lograr un manejo eficiente de las invasoras sostenido en el tiempo.

Punta Ballena

El área natural de Punta Ballena se trata de una zona mayormente de dominio privado, pero tradicionalmente de uso público. Su elevada diversidad vegetal, la presencia documentada de numerosas especies con interés para la conservación y endemismos en una superficie reducida, y las diversas presiones a las que está expuesta, justifica con urgencia la necesidad de declarar esta área como protegida (Mai et al., 2022; Marchesi et al., 2023). Esta riqueza vegetal, concentrada en la punta rocosa de aproximadamente 20 hectáreas, no puede entenderse de manera aislada, ya que recibe una influencia significativa de especies no estrictamente costeras, gracias al flujo proveniente de la matriz vegetal circundante. Por tanto, los límites del área a considerar bajo alguna categoría de protección deben contemplar no sólo el extremo de la punta rocosa, sino también zonas adyacentes que garanticen la conectividad ecológica y la representatividad de los distintos tipos de vegetación. Tanto a través de una delimitación amplia del área a proteger (que involucre distintos tipos de vegetación), de la presencia de un área buffer con medidas de protección y manejo, u otras acciones complementarias que aseguren la representatividad de los distintos tipos de vegetación del entorno directo. Asimismo, las áreas urbanizadas existentes próximas al área a proteger deben regular el uso de especies alóctonas, especialmente las exóticas invasoras que han sido introducidas en techos verdes y canteros próximas al área natural de Punta Ballena, algunas de ellas son exóticas y EEL, que representan una amenaza directa para la vegetación nativa del sitio.

Si bien la urbanización, que es la principal amenaza por la disminución de la superficie natural, fue desacatada a través del rechazo del proyecto urbanístico por parte del Ministerio de Ambiente, esta punta rocosa continúa expuesta a otras presiones que deben abordarse dentro de la propuesta de Área Protegida. Entre ellas, se destaca la necesidad de regular el corte de pasto en los márgenes de la carretera de acceso (que reducen las poblaciones naturales de algunas especies autóctonas, frente a las adventicias y exóticas). Asimismo, el tránsito de vehículos y estacionamiento en áreas vegetadas o rocosas impactan negativamente tanto en la flora como en la fauna asociada. Por ello, se recomienda restringir y reorganizar las superficies destinadas a estacionamiento, las cuales han aumentado notoriamente en los últimos años. También, el manejo de especies exóticas invasoras ya instaladas en el área de la punta rocosa como *Carpobrotus edulis* en los acantilados y *Acacia longifolia* en zonas de pastizal evidencian la necesidad de un plan activo de control y manejo de estas especies.

Otro punto crítico es la extracción ilegal por parte de visitantes de ejemplares de flora nativa, especialmente especies vulnerables como cactus y orquídeas. De manera complementaria, a fin de minimizar el impacto

negativo de visitantes sobre las comunidades herbáceas, es necesaria la instalación de pasarelas que minimicen el pisoteo de la vegetación, junto con cartelería educativa e informativa sobre la biodiversidad local. Adicionalmente, se debería establecer una zona de conservación estricta en sectores identificados como hotspots de biodiversidad, con acceso limitado al público general y destinada principalmente al monitoreo científico de las poblaciones vegetales de interés para la conservación. Finalmente, se vuelve imprescindible desarrollar estudios más profundos sobre el impacto y la coexistencia entre las actividades recreativas que actualmente se llevan a cabo (ej. ala delta, escalada y senderismo) y la conservación de las especies del lugar. Solo mediante una planificación integrada del uso público se podrá garantizar la conservación a largo plazo de este ecosistema costero único en Uruguay.

10. Conclusiones

La elevada diversidad vegetal registrada en las puntas rocosas de la costa atlántica uruguaya, con un elevado número de especies de interés para la conservación, endemismos regionales y nacionales así como ecotipos particulares, resalta la importancia ecológica de estos ambientes en el contexto de la planificación y gestión territorial. Estos sistemas pueden desempeñar un papel clave como áreas "nursery" o de refugio, contribuyendo al mantenimiento de la diversidad taxonómica y funcional de la flora costera (Lavorel et al., 1997; Díaz et al., 2004). Especialmente si se tiene en cuenta que la franja costera se encuentra particularmente expuesta a múltiples presiones, entre ellas el intenso desarrollo urbano-turístico cuyas consecuencias directas e indirectas incluyen la fragmentación del hábitat, la alteración de la dinámica ecológica y la pérdida de biodiversidad (Defeo et al., 2009). A su vez, estos ecosistemas son vulnerables a los efectos del cambio climático, en particular a eventos extremos (como tormentas e inundaciones costeras) y al aumento progresivo del nivel del mar, procesos que amenazan la estabilidad ecológica y la persistencia de distintas comunidades (IPCC, 2021; Piñeiro et al., 2020). En este contexto, la conservación de las puntas rocosas no solo adquiere relevancia por su valor ecológico intrínseco, sino también como estrategia de resiliencia frente a los cambios ambientales globales y a las presiones antrópicas locales.

Esta tesis permite evidenciar la alta diversidad vegetal contenida en cuatro puntas rocosas costeras de Uruguay, y determinar las especies que habitan estos ambientes. Esta alta diversidad se explica tanto por procesos locales como regionales a través del flujo con otros ecosistemas del entorno. Finalmente, avanza en el reconocimiento de rasgos subterráneos, como elementos clave para explicar el arreglo de las comunidades y especialmente su distribución espacial a partir de la relación con variables ambientales que definen el gradiente de estrés y disturbio costa-continente. Investigaciones complementarias podrían profundizar en la comprensión de mecanismos complementarios que sustentan la alta diversidad observada, así como comprender con mayor detalle los efectos de las invasiones biológicas y de las actividades humanas que actualmente impactan estos ecosistemas singulares. Del mismo modo, para una gestión más eficaz de estas áreas, es clave entender cómo se relacionan en particular las especies de interés para la conservación con los gradientes de estrés ambiental, lo que permitiría identificar los factores que favorecen su presencia, distribución y resiliencia en estos sistemas.

11. Referencias bibliográficas

- Alonso Paz, E. & Marchesi, E. 1988. Una nueva combinación en el género *Euphorbia* (Euphorbiaceae). *Comun. Bot. Mus. Hist. Nat. Montevideo* 5(84): 1–2.
- Alonso - Paz, E., & Bassagoda, M. J. (2002). La vegetación costera del SE uruguayo: ambientes y biodiversidad. *Documentos de divulgación Museo Nacional de Historia Natural y Antropología*, 5: 1–6.
- Alonso - Paz, E., & Bassagoda, M. J. (2003). Relevamiento de la flora y comunidades vegetales del Cerro Verde, Rocha, Uruguay. *Comunicaciones Botánicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, vi(127): 1–20.
- Alonso - Paz, E. (2005). Desarrollo urbano-turístico y monte psamófilo- Eduardo Alonso Paz. *Seminario "Compartiendo Conocimientos Sobre El Monte Indígena."*
- Alonso - Paz, E. & Bassagoda, M.J. (2006). Flora y vegetación de la costa platense y atlántica uruguaya. En: Menafra R, Rodríguez-Gallego L, Scarabino F & D Conde (eds). Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre Uruguay, Montevideo. 71–88.
- Bacchetta, V. (2025). *La batalla de Punta Ballena. El poder de la sociedad organizada* (pp. 1-320). Montevideo: Sudamericana.
- Bertness, M.D., & Callaway, R.M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9:191–193.
- Boeger, M. R. T., & Gluzezak, R. M. (2006). Adaptações estruturais de sete espécies de plantas para as condições ambientais da área de dunas de Santa Catarina, Brasil. *Iheringia - Serie Botanica*, 61(1–2), 73–82.
- Bona, C., Moryel Pellanda, R., Bergmann Carlucci, M., Giese de Paula Machado, R., & Ciccarelli, D. (2020). Functional traits reveal coastal vegetation assembly patterns in a short edaphic gradient in southern Brazil. *Flora*, 271, 151661. <https://doi.org/10.1016/J.FLORA.2020.151661>
- Bonifacino, J.M., Mailhos, A., Marchesi, E., Rossado, A., Haretche, F., González Rosales, A., Brussa, C., Mai, P., Speroni, G., Valtierra, V., Toranza, C., Pañella, P., Lezama, F., Cosse, M., Grattarola, F., Preliasco, M., Berazategui, P., Cairello, F., Heiden, G., Ignaci, J. & Wurdack, K. *in prep.* Uruguay's Online Flora: a new resource connecting Science, Society, and Conservation. Flora Uruguay Online.
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B. & Michalet, R. (2008), Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96: 18–34. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01295.x>
- Cabrera AL. 1957. El género *Senecio* (Compositae) en Brasil, Paraguay, Uruguay. *Arq. Jard. Bot. Rio de Janeiro* 15: 163-269.
- Callaway, R.M. & Walker, L.R. (1997) Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78: 1958–1965. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1958:CAFASA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1958:CAFASA]2.0.CO;2)
- Cantero, J.J., Barboza, G.E., Nuñez, C.O., Volkmann, L., Chiarini, F.E., Bernardello, G.L.M., Cabido, M.R., Ariza Espinar, L., Mulko, J., Morero, R.E., Demaio, P.H., Amuchástegui, A., Brandolin, P.G., Deanna, R., Leiva González, S., Sfragulla, J.A., Bonalumi, A.A. & Re, G.E. (2017). Plantas rupícolas de Argentina Central; Universidad Privada Antenor Orrego. 1: 496p.
- Cartwright, J. (2019). Ecological islands: conserving biodiversity hotspots in a changing climate. *Frontiers in Ecology and the Environment* 17(6): 331–340, doi:10.1002/fee.2058
- Carneiro, C. R., Schneider, A. A., & Ritter, M. R. (2014). *Porophyllum spathulatum* (Asteraceae: Tageteae), a new species from the southern brazilian coast. *Phytotaxa*, 173(2): 157–162. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.173.2.6>

Carneiro, I.M., Bertocci, I., Paiva, P.C. & Széchy, M.T.M. (2021) Natural and anthropogenic factors as possible drivers of variability in rocky shore assemblages at multiple spatial scales. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 262(11), 107577. Available from: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107577>

Castanho, C.T., Oliveira, A.A. and Prado, P.I. (2012), The importance of plant life form on spatial associations along a subtropical coastal dune gradient. *J Veg Sci*, 23: 952-961. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01414.x>

Castiñeira, E., Fagúndez, C., da Costa, E., & Canavero, A. (2013). Composition and vegetation structure in a system of coastal dunes of the “de la Plata” river, Uruguay: a comparison with Legrand’s descriptions (1959). *Brazilian Journal of Botany*, 36(1), 9–23. <https://doi.org/10.1007/s40415-013-0009-2>.

Chappuis, E., Terradas, M., Cefali, M.E., Mariani, S. & Ballesteros, E. (2014). Vertical zonation is the main distribution pattern of littoral assemblages on rocky shores at a regional scale. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 147: 113–122. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.05.031>.

Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2003). *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. University of Chicago Press.

Chebataroff J. (1950). Vegetación halófila de la costa uruguaya. Revista de la Facultad de Humanidades y Ciencias Universidad de la República. Montevideo: Año IV, Nº 5: 81–98. <http://humanidades-digitales.fhuce.edu.uy/items/show/131>.

Chebataroff J. (1952). Vegetación de los suelos salinos. Revista Uruguaya de Geografía, Montevideo 6:71–100.

Chelli, S., Klimešová, J., Tsakalos, J. L., & Puglielli, G. (2024). Unravelling the clonal trait space: Beyond above-ground and fine-root traits. *Journal of Ecology*, 112(4): 730–740. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14265>

Ciccarelli, D., & Bona, C. (2022). Exploring the functional strategies adopted by coastal plants along an ecological gradient using morpho-functional traits. *Estuaries and Coasts*, 45, 114–129. <https://doi.org/10.1007/s12237-021-00945-y>/Published

Conti, L., de Bello, F., Lepš, J., Acosta, A.T.R. and Carboni, M. (2017), Environmental gradients and micro-heterogeneity shape fine-scale plant community assembly on coastal dunes. *Journal of Vegetation Science*, 28: 762-773. <https://doi.org/10.1111/jvs.12533>

Cornell, H.V. & Harrison, S.P. (2014). What are species pools and when are they important? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45: 45–67.

Defeo, O., McLachlan, A., Schoeman, D.S., Schlacher, T.A., Dugan, J., Jones, A., Lastra, M., Scapini, F. (2009). Threats to sandy beach ecosystems: a review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 81: 1–12. <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0272771408003752>

Defeo, O., McLachlan, A., Armitage, D., Elliott, M. & Pittman, J. (2021) Sandy beach social–ecological systems at risk: regime shifts, collapses, and governance challenges. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 19(10): 564–573. <https://doi.org/10.1002/fee.2406>

Dayrell, R.L.C., Fuzessy, L.F., Azevedo, L.O., Lambers, H., Veneklaas, E.J. & Silveira, F.A.O. (2021). How does spatial micro-environmental heterogeneity influence seedling recruitment in ironstone outcrops? *Journal of Vegetation Science*, 32(2): 1–14. <https://doi.org/10.1111/jvs.13010>

Delfino, L. & Masciadri, S. (2005). Relevamiento florístico en el Cabo Polonio, Rocha, Uruguay. *Iheringia*, 2: 119–128. http://www.fzb.rs.gov.br/upload/20140328135223ih60_2p119_128.pdf

Delfino, L., Masciadri, S., & Figueredo, E. (2005). Registro de *Sideroxylon obtusifolium* (Roem. & Schult.) T.D. Penn. (Sapotaceae) en bosques psamófilos de la costa atlántica de Rocha, Uruguay. *Iheringia*, 60(2): 129–133.

Delfino, L., Piñeiro, V., Mai, P., Mourelle, D., Garay, A., & Guido, A. (2011). Florística y fitosociología del bosque psamófilo en tres sectores de la costa de Uruguay , a lo largo del gradiente fluvio-marino. *Iheringia*, 66(2): 175–188.

Díaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J.P.,

- Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S.R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, M.C., Shirvany, F.A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., de Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P. & Zak, M.R. (2004), The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15: 295-304. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02266.x>
- Eriksson, O. (1993) The species-pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos*, 68(2): 371–374. <https://doi.org/10.2307/3544854>
- Fagúndez, C., & Lezama, F. (2005). Distribución espacial de la vegetación costera del litoral platense y atlántico uruguayo. Informe Freplata.
- Ferreira, P. M. A. (2014). Abordagem quali-quantitativa e funcional de vegetação campestre nos biomas pampa e mata atlântica. Capítulo 2 – Plant life forms revisited: are classic systems really applicable in all ecosystems? Thesis Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. <https://www.lume.ufrgs.br/bitstream/handle/10183/106408/000937100.pdf?sequence=1>
- Forey, E., Chapelet, B., Vitasse, Y., Tilquin, M., Touzard, B., & Michalet, R. (2008). The relative importance of disturbance and environmental stress at local and regional scales in French coastal sand dunes. *Journal of Vegetation Science*, 19(4): 493–502. <https://doi.org/10.3170/2008-8-18392>
- Forey, E., Lortie, C. J., & Michalet, R. (2009). Spatial Patterns of Association at Local and Regional Scales in Coastal Sand Dune. *Journal of Vegetation Science*, 20(5): 916–925.
- Gadino, I. & Taveira, G. (2020) Land planning and management in coastal zones with second homes. The case of east region, Uruguay (Spanish). *Revista de geografía Norte Grande*, 77, 233–251. <https://doi.org/10.4067/S0718-340220200003000233>.
- Gadino, I., Trobo, M., Ciganda, A. L., & Garlo, J. (n.d.). *El poder de la multitud en un conflicto ambiental. Disputas por el espacio público de Punta Ballena, Uruguay*. 1–22. Preprint.
- Gómez, M. (2011). Un cambio en el modelo de gestión de la zona costera uruguaya: el programa Ecoplata. En: López RÁ, & Marcomini SC. *Problemática de los ambientes costeros*. Croquis.
- Goso, C. & Muzio, R. (2006) Geología de la costa uruguaya y sus recursos minerales asociados. In: Menafrá, R., Rodríguez-Gallego, L., Scarabino, F., Conde, D. (Eds) Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre Uruguay, Montevideo, 9–19. <http://es.slideshare.net/vsuy/vsuy-bases-para-la-conservacin-y-el-manejo-de-la-costa-uruguaya2006>
- Goso C, Mesa V, & Alvez MC. 2011. Sinopsis Geológico-Ambiental de la Costa Platense y Atlántica de Uruguay. En: López RÁ, & Marcomini SC. *Problemática de los ambientes costeros*. Croquis.
- Grime, J. P. (1974). Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250: 26–31.
- Grime, J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111: 1169–1194.
- Grime, J.P. & Pierce S. (2012) The evolutionary strategies that shape ecosystems. Wiley-Blackwell, Chichester.
- Gutiérrez Tassano, R. *en revisión*. Aportes para el manejo participativo de especies exóticas invasoras en herbazal rupícola de La Pedrera, Rocha. Trabajo final para obtener el título de la Licenciatura en Gestión Ambiental, Cure, UdelaR. Maldonado Uruguay.
- He, Q., Bertness, M. D., & Altieri, A. H. (2013). Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecology Letters*, 16(5), 695-706.
- Herben, T., Klimešová, J., & Chytrý, M. (2018). Effects of disturbance frequency and severity on plant traits: An assessment across a temperate flora. *Functional Ecology*, 32(3): 799–808. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13011>

- Hubbell, S.P. (2001). A unified theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press. 392pp.
- Hufford, K.M., & Mazer, S.J. (2003). Plant ecotypes: Genetic differentiation in the age of ecological restoration. *Trends in Ecology and Evolution* 18 (3): 147–155. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00002-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00002-8)
- Jackson, A. C., & McIlvenny, J. (2011). Coastal squeeze on rocky shores in northern Scotland and some possible ecological impacts. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 400(1–2): 314–321. <https://doi.org/10.1016/J.JEMBE.2011.02.012>
- Keddy, P.A., & Laughlin, D.C. (2022) A framework for community ecology: Species pools, filters and traits. Cambridge University Press. 360 p.
- Klimešová, J., & Klimeš, L. (2007). Bud banks and their role in vegetative regeneration - A literature review and proposal for simple classification and assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8(3), 115–129. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2006.10.002>
- Klimešová, J., & Herben, T. (2015). Clonal and bud bank traits: Patterns across temperate plant communities. *Journal of Vegetation Science*, 26(2): 243–253. <https://doi.org/10.1111/jvs.12228>
- Klimešová, J., Tackenberg, O. and Herben, T. (2016) Herbs are different: clonal and bud bank traits can matter more than leaf–height–seed traits. *New Phytol*, 210: 13–17. <https://doi.org/10.1111/nph.13788>
- Klimešová, J., Herben, T., & Martínková, J. (2017). Disturbance is an important factor in the evolution and distribution of root-sprouting species. *Evolutionary Ecology*, 31(3), 387–399. <https://doi.org/10.1007/s10682-016-9881-0>
- Klimešová, J., Martínková, J., Pausas, J. G., de Moraes, M. G., Herben, T., Yu, F. H., Puntieri, J., Vesk, P. A., de Bello, F., Janeček, Š., Altman, J., Appezzato-da-Glória, B., Bartušková, A., Crivellaro, A., Doležal, J., Ott, J. P., Paula, S., Schnablová, R., Schweingruber, F. H., & Ottaviani, G. (2019). Handbook of standardized protocols for collecting plant modularity traits. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 40. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2019.125485>
- Klimešová, J., Ottaviani, G., Charles-Dominique, T., Campetella, G., Canullo, R., Chelli, S., ... & Herben, T. (2021). Incorporating clonality into the plant ecology research agenda. *Trends in Plant Science*, 26(12), 1236–1247.
- Klimešová, J., & Herben, T. (2024). Belowground morphology as a clue for plant response to disturbance and productivity in a temperate flora. *New Phytologist*, 242(1), 61–76. <https://doi.org/10.1111/nph.19584>
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S. & Levine, J.M. (2015) Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29: 592–599. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>
- Lasso-Rivas, N.L. (2015). La facilitación como un mecanismo que incrementa la diversidad vegetal en ambientes extremos. *Intropica*, 10(2): 93–99.
- 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. & Gonzalez, A. (2004) The metacommunity concept : a framework for multiscale community ecology. *Ecology Letters*, 7: 601–613. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>
- Lortie, C.J. & Callaway, R.M. (2006) Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology*, 94: 7–16.
- Lopardo, A. & Segura, C. (2024) Guía de jardinería ecológica para zonas costeras. Guía de jardinería ecológica para las zonas costeras de Uruguay, A. Lopardo y C. Segura (Eds.). Producto 2 de la consultoría "Desarrollo de una guía de jardinería ecológica y fortalecimiento de viveros en la zona costera". Proyecto URU/21/G31. Ministerio de Ambiente - GEF- PNUD.
- Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F. & Lortie, C.J. (2009) Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, 97: 199–205.
- Mai, P., Passadore, C., & Bergós, L. (2019) *Vegetación costera de Uruguay y prioridades de conservación*. Productos 3 y 4 de consultoría. Proyecto URU/06/016 "Conectando el conocimiento con la acción integrada de la zona costera"

uruguaya del Río de la Plata". MVOTMA. Departamento de Gestión Costera y Marina. DINAMA. MVOTMA.

Mai, P., Zabaleta, M., Cappuccio, L., Pollero, A., & Marchesi, E. (2022) Vascular plants of Punta Ballena: dataset for conservation of an endangered hotspot from Uruguay. *Neotropical Biology and Conservation*, 17(2): 163–195. <https://doi.org/10.3897/NEOTROPICAL.17.E84893>

Mai, P., Marchesi, E., Pollero, A., Zabaleta, M., Cappuccio, L., Fernández, S., Idjiloff, N., & Arim, M. (2024) Unraveling local and regional determinants of high plant diversity at marine rocky outcrops in Uruguay. *Journal of Vegetation Science*, 35(4): 1–14. <https://doi.org/10.1111/jvs.13284>

Marchesi, E. (1987) Dos especies nuevas de la flora uruguaya *Bol. Invest. Fac. Agron.* Montevideo 5: 1–8.

Marchesi E, Alonso-Paz E, Delfino L, García M, Haretche F, Brussa C (2013) Plantas vasculares. In: Soutullo A, Clavijo C, Martínez-Lanfranco JA (Eds) *Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares*. Montevideo, SNAP/DINAMA/MVOTMA y DICYT/MEC, 27–71.

Marchesi, E., Mai, P., Zabaleta, M., Pollero, A., Pañella, P., Fernández, S., Idjiloff, N., Cappuccio, L., Delfino, L., Brussa, C., Lezama, F., Arim, M., Trujillo, C., Mailhos, A., Valtierra, V., Rossado, A., Pinelli, V., Puppo, M., Calvette, A. & Bonifacino, J.M. (2023). *Flora & Vegetación de Ballena un patrimonio natural invaluable en riesgo de extinción*. Informe generado en la etapa de puesta de manifiesto del proyecto urbanístico Punta Ballena. Uruguay, UDELAR. <https://www.cure.edu.uy/flora-vegetacion-de-punta-ballena-un-patrimonio-natural-invaluable-en-riesgo-de-extincion/>

Marchesi, E., Mailhos, A & Bonifacino, J.M. 2025 (continuously updated). Flora Uruguay: Flora Vascular del Uruguay. <https://florauruguay.org/> (accessed 1 May 2025).

McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 178–185.

McLachlan, A. & Defeo, O. (2023) Where will the children play? A personal perspective on sandy beaches. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 280: 108–186. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2022.108186>

Michalet, R. & Touzard, B. (2010). Biotic Interactions, Biodiversity, and Community Productivity. In *Positive Plant Interactions and Community Dynamics* (pp. 59–78). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781439824955-c4>

Ministerio de Ambiente. (2025). *Ministerio de Ambiente rechazó proyecto inmobiliario en Punta Ballena*. Gobierno de Uruguay. Acceso disponible en: <https://www.gub.uy/ministerio-ambiente/comunicacion/noticias/ministerio-ambiente-rechazo-proyecto-inmobiliario-punta-ballena>

Mittelbach, G.G. & McGill, B.J. (2019). Community Ecology. 2nd edn. Oxford University Press, Oxford, UK. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198835851.001.0001>

Navas, M.-L. & Violle, C. (2009). Plant traits related to competition: how do they shape the functional diversity of communities? *Community Ecology*, 10(1): 131–137. <https://doi.org/10.1556/ComEc.10.2009.1.15i>

Ordóñez-Parra, C. A., Dayrell, R. L. C., Negreiros, D., Andrade, A. C. S., Andrade, L. G., Antonini, Y., Barreto, L. C., Barros, F. de v., Carvalho, V. da C., Corredor, B. A. D., Davide, A. C., Duarte, A. A., Feitosa, S. D. S., Fernandes, A. F., Fernandes, G. W., Figueiredo, M. A., Fidelis, A., Garcia, L. C., Garcia, Q. S., ... Silveira, F. A. O. (2023). Rock n' Seeds: A database of seed functional traits and germination experiments from Brazilian rock outcrop vegetation. *Ecology*, 104 (1). <https://doi.org/10.1002/ecy.3852>

Orlando, L., Ortega, L. & Defeo, O. (2021) Perspectives for sandy beach management in the Anthropocene: satellite information, tourism seasonality, and expert recommendations. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 262: 107597. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107597>

Paine, R.T. (1966) Food web complexity and species diversity. *American Naturalist*, 100, 65-76.

Pañella, P. G., Mailhos, A., Bonifacino, J. Mauricio, & Lezama, F.. (2023). Plants at the Summit: characterization of Grasslands On Cerros Chatos Of Northeastern Uruguay. *Darwiniana*, nueva serie, 11(2), 420-445. <https://dx.doi.org/10.14522/darwiniana.2023.112.1145>

- Pasini E. & Rejane Ritter M. (2012) *Trichocline cisplatina* (Asteraceae, Mutisieae), a new species from southern Brazil and Uruguay. *Phytotaxa* 42: 19–25.
- Puppo, M., Bruzzone, C., Miller, G., Robredo, A., Gutiérrez, A., Kausas, S. Vilar, S., Calvete, A. (2020) Green remnants of the coast. A participatory experience of revalue and collaborative management of the patches of original coastal vegetation of Maldonado. *Tekopora*, 2(1), 133–154. <https://doi.org/10.36225/tekopora.v2i1.37>
- Ribeiro, R. C., Figueiredo, M. L. N., Picorelli, A., & Silveira, F. A. O. (2023). Limited seed dispersal distance in endemic species from tropical mountaintop grasslands may restrict upward migration in response to climate change. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 298. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2022.152203>
- Salgado-Negret, B. & Paz, H. (2015) Escalando de los rasgos funcionales a procesos poblacionales, comunitarios y ecosistémicos. pp 12-35. En: Salgado-Negret, B. (ed). La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C. Colombia. 236 pp.
- Scrosati, R.A., van Genne, B., Heaven, C.S. & Watt, C.A. (2011) Species richness and diversity in different functional groups across environmental stress gradients: a model for marine rocky shores. *Ecography*, 34, 151–161. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06119.x>
- Shipley B. (2010) *From plant traits to vegetation structure: chance and selection in the assembly of ecological communities*. Cambridge University Press, Cambridge. 290 p. eBook:ISBN-13 978-0-511-65816-7
- Shmida, A., & Wilson, M. V. (1985). Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12(1): 1–20. <https://doi.org/10.2307/2845026>
- Siebert, F., te Beest, M., Fynn, R., Klimešová, J., Morris, C., Nkuna, S., Siebert, S., & Fidelis, A. (2024). Past, Present, and Future of Forbs in Old-Growth Tropical and Subtropical Grasslands. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 55(1): 395–421. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102722-022331>
- Silliman, B. R., & He, Q. (2018). Physical Stress, Consumer Control, and New Theory in Ecology. *Trends in ecology & evolution*, 33(7): 492–503. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.04.015>
- Silveira, F.A.O., Negreiros, D., Barbosa, N. P. U., Buisson, E., Carmo, F.F., Carstensen, D.W., Conceição, A.A., Cornelissen, T.G., Echternacht, L., Fernandes, G.W., Garcia, Q.S., Guerra, T.J., Jacobi, C.M., Lemos-Filho, J.P., le Stradic, S., Morellato, L.P.C., Neves, F.S., Oliveira, R.S., Schaefer, C.E., Viana, P.L., Lambers, H. (2016). Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant and Soil*, 403 (1–2): 129–152. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2637-8>
- Sommer, B., Beger, M., Harrison, P. L., Babcock, R. C., & Pandolfi, J. M. (2017). Differential response to abiotic stress controls species distributions at biogeographic transition zones. *Ecography*, 41(3): 478–490. <https://doi.org/doi:10.1111/ecog.02986>
- Spasojevic, M. J., Catano, C. P., Lamanna, J. A., & Myers, J. A. (2018). Integrating species traits into species pools. *Ecology*, 99(6): 1265–1276.
- Sperandii, M. G., Bazzichetto, M., Acosta, A. T. R., Barták, V., & Malavasi, M. 2019. Multiple drivers of plant diversity in coastal dunes: A Mediterranean experience. *Science of the Total Environment*, 652: 1435–1444. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.299>
- Tavilla, G. & Lanfranco, S. (2025) Assessing plant species diversity in Maltese rocky cliffs using Hill numbers and its implications for conservation. *Front. Conserv. Sci.* 1–14. 6:1552578. doi: 10.3389/fcsc.2025.1552578.
- Turner, M. G., & Seidl, R. (2023). Novel Disturbance Regimes and Ecological Responses. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 54, 63–83. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110421>
- Vellend, M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85(2): 183–206. <https://doi.org/10.1086/652373>
- Vellend, M. (2016) The theory of ecological communities. Princeton University Press. 248pp.

- White, P.S. & Jentsch, A. (2001) The Search for Generality in Studies of Disturbance and Ecosystem Dynamics. *Progress in Botany*, 62, 399-450. https://doi.org/10.1007/978-3-642-56849-7_17
- Violle, C.; Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5): 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Warton, D. I., Shipley, B., & Hastie, T. (2015). CATS regression - a model-based approach to studying trait-based community assembly. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(4), 389–398. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12280>
- Weiher, E. & Keddy, P.A. (1999) *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Zobel, M. (2016) The species pool concept as a framework for studying patterns of plant diversity. *Journal of Vegetation Science*, 27: 8–18. <https://doi.org/10.1111/jvs.12333>