

# Efectos del ganado en la dinámica del ecotono bosque-pastizal en paisajes serranos de Uruguay

A. Brazeiro<sup>1\*</sup>, P. Brussa<sup>1</sup>, C. Toranza<sup>1,2</sup>

(1) Grupo Biodiversidad y Ecología de la Conservación, Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Iguá 4225, 11400 Montevideo, Uruguay.

(2) Laboratorio de Dendrología, Departamento de Producción Forestal y Tecnología de la Madera. Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Av. Garzón 780, 12900, Montevideo, Uruguay.

\* Autor de correspondencia: A. Brazeiro [[brazeiro@fcien.edu.uy](mailto:brazeiro@fcien.edu.uy)].

> Recibido el 10 de julio de 2017 - Aceptado el 03 de mayo de 2018

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

En varias partes del mundo se está observando un proceso de expansión de matorrales y bosques nativos sobre sabanas y pastizales. Los mecanismos generadores de este fenómeno (i.e., invasión de leñosas o woody encroachment) aún no son completamente comprendidos, pero se sabe que pueden ser múltiples y dependientes del contexto ecológico. En el presente trabajo, estudiamos los efectos del ganado sobre la dinámica del ecotono bosque-pastizal en un área protegida de Uruguay. Encontramos que el bosque serrano ha tenido una expansión de 6-21% entre 1966 y 2016 sobre el pastizal, posiblemente debido a las mejores condiciones hídricas estivales y a la reducción del ganado ovino. El avance del bosque fue casi cuatro veces mayor en una zona de exclusión ganadera de 17 años (21%) que en una zona de pastoreo continuo (5,7%), indicando que el pastoreo impone un freno al proceso de expansión. Encontramos evidencia de la ocurrencia de dos mecanismos de expansión: (1) avance gradual por dinámica de borde, y (2) nucleación, asociada a la facilitación del reclutamiento de árboles por plantas leñosas y afloramientos rocosos (posible efecto percha y/o nodriza). Nuestros resultados indican que el pastoreo juega un importante papel regulador de la dinámica de la vegetación en el ecotono bosque-pastizal en paisajes serranos de Uruguay. A modo de hipótesis a explorar, proponemos algunos mecanismos directos e indirectos explicativos de la relación ganado-bosque-pastizal.

**Palabras Clave:** expansión de bosque; facilitación; interacciones indirectas; pastoreo; regeneración

**Brazeiro, A., Brussa, P., Toranza, C. 2018. Livestock effects on the forest-grassland ecotone dynamics in highland landscapes of Uruguay. *Ecosistemas* 27(3):14-23. Doi.: 10.7818/ECOS.1470**

The expansion of scrubland and native forests over savannas and grasslands has been observed in several parts of the world. The underlying mechanisms of this phenomenon (i.e. woody encroachment) are not yet fully understood, but it is known that it can be multiple factors depending on the ecological context. In the present work, we studied the effects of livestock on forest-grassland ecotone dynamics in a protected area of Uruguay. We found that forest had an expansion of 6-21% between 1966 and 2016 over grasslands, possibly due to the better water availability during summer and the reduction of sheep ranching. Forest expansion was almost four times higher in a cattle exclusion zone of 17 years (21%) than in a continuous grazing zone (5,7%), indicating that grazing constraint the expansion process. We found evidence of two mechanisms driving forest expansion: (1) gradual advance by edge dynamics, and (2) nucleation associated with the facilitation of recruitment of seedlings by woody plants and rocky outcrops (perch and/or nurse effects). Our results indicate that grazing plays an important regulating role in the vegetation dynamics of forest-grassland ecotone in the highlands landscapes of Uruguay. As hypotheses to explore, we propose some direct and indirect explanatory mechanisms of the livestock-forest-grassland relationship.

**Keywords:** facilitation; forest expansion; grazing; indirect interaction; regeneration

## Introducción

### Bosques, pastizales y sabanas como estados alternativos

El clima es uno de los principales determinantes de la vegetación a escala regional (Holdrige 1967; Whittaker 1975). En general, en las regiones templadas (10-20 °C) y secas (precipitación <800 mm) dominan los pastizales, mientras que en las regiones húmedas (precipitación >1000 mm), tanto templadas como subtropicales y tropicales, los bosques. Sin embargo, en algunas partes del mundo (ej., Uruguay) con climas suficientemente

cálidos y húmedos como para soportar el desarrollo de bosques densos, los pastizales se han convertido en el ecosistema dominante (Whittaker 1975; Bond 2008). Este desacople vegetación-clima indica que la vegetación podría alcanzar diferentes equilibrios en un mismo contexto climático, bajo la influencia de otros factores.

En las regiones tropical y subtropical se han identificado tres estados alternativos de la vegetación en función de la cobertura boscosa: bosque (≥60%), sabana (5-59%) y vegetación abierta (ej., pastizal o arbustal) (<5%), cuya probabilidad de ocurrencia varía con la pluviosidad anual (Hirota et al. 2011). Si bien los tres estados

tiene sus mayores probabilidades de ocurrencia en diferentes rangos pluviométricos (i.e., vegetación abierta: <800mm, sabana: 800-2000mm y bosque: >2000mm), en varios rangos, dos o incluso los tres estados, pueden ocurrir. Estos resultados apoyan la idea de que pastizales, sabanas y bosques constituyen estados estables alternativos, lo que implica transiciones críticas en puntos de inflexión, en respuesta a cambios en el clima u a otros factores (Archer 1994; Hirota et al. 2011).

### Leñosas y bosques en expansión

En varias partes del mundo, incluyendo Australia, África, India, América del Norte y América del Sur, se está observado actualmente un proceso de expansión de matorrales y bosques nativos sobre sabanas y pastizales (ej., Banfai y Bowman 2006; Puyravaud et al. 2003; Silva et al. 2008; Wigley et al. 2009). Este fenómeno, que implica una serie de cambios ecosistémicos típicos y de gran relevancia ecológica y ambiental, es conocido como invasión de leñosas (*woody encroachment*) (ej., Archer 1994; Asner et al. 2004), cuyos mecanismos generadores aun no son completamente comprendidos (Sankey 2012).

La explicación de este fenómeno reside en última instancia en los procesos que controlan la dinámica poblacional de herbáceas y leñosas, y de sus interacciones ecológicas que finalmente determinan el balance entre ambos grupos (Sankey 2012). Los modelos conceptuales explicativos de la interacción herbáceas-leñosas, involucran actualmente el accionar interactivo de múltiples factores, en lugar de forzantes únicos (Sankey 2012). Dentro de los factores, se incluyen algunos ligados al cambio climático, como alteraciones en los regímenes de pluviosidad, aumento atmosférico de CO<sub>2</sub> y mayor polución por nitrógeno, y también factores ligados al cambio de uso del suelo, como por ejemplo supresión de fuego y herbivoría (ej., Archer 1994; Brown y Archer 1989; Hoffmann et al. 2000; Bond et al. 2003; Asner et al. 2004; Sankey 2012). Los efectos de estos factores mayores suelen ser modulados por factores locales de microescala, dando lugar a patrones espaciales de vegetación (Sankey 2012). La topografía, la profundidad y textura del suelo, la rocosidad y las plantas nodrizas, son ejemplos de factores locales (ej., Brown 1994; Carlucci et al. 2011; Fujita y Mizuno 2015; Fujita 2016).

### El ganado y la dinámica del ecotono bosque-pastizal

El pastoreo del ganado, que en la actualidad cubre un 26% de la superficie terrestre libre de hielo (FAO 2017), es reconocido como uno de los principales factores reguladores de la interacción herbáceas-leñosas a nivel mundial (Asner et al. 2004). La importancia de la herbivoría sobre la sucesión ecológica en pastizales, matorrales y bosques, fue tempranamente reconocida por Watt (1924). Este autor planteaba que la herbivoría era un factor de gran peso en prevenir la regeneración de los bosques. Watt interpretaba que los pastizales que ocurrían en regiones donde los bosques tenían condiciones para desarrollarse, eran producto de la acción humana, a través de una alta presión de herbivoría o incendios. Por tanto, una vez que la alta tasa de herbivoría es restringida, estos sistemas evolucionarían espontáneamente hacia bosques densos (Watt 1923; 1924; 1947).

La dinámica del ecotono bosque-pastizal depende en primera instancia del establecimiento de árboles en el pastizal aledaño al bosque. Este proceso ecológico, que incluye la dispersión y germinación de semillas, y la supervivencia y crecimiento de plántulas y juveniles, constituye un cuello de botella dentro del ciclo de vida de los árboles (Leck et al. 2008), y es cuando los individuos son más sensibles a los efectos directos e indirectos del ganado (Sankey 2012). En su revisión, Sankey (2012) encontró que el pastoreo del ganado favoreció el reclutamiento e invasión de leñosas en pastizal en algunos casos, pero en otros casos, inhibió el reclutamiento e invasión de leñosas. Estas discrepancias indican que los efectos del ganado sobre el balance herbáceas-leñosas en el ecotono bosque-pastizal no son simples, y por ende deben ser analizados en el contexto de la red de interacciones del pastoreo

del ganado con otros múltiples factores, tales como: clima, topografía, régimen de incendios, plantas nodrizas, rocosidad, etc. (ver Archer 1994).

### Ecotono bosque-pastizal en Uruguay

En el presente trabajo, estudiamos los efectos del ganado en la dinámica del ecotono bosque-pastizal en Uruguay, país de clima templado (subtropical) húmedo (Cfa, según Köppen-Geiger) dominado por pastizales (>80% en el pasado) y bosques (~5%). Por su clima (precipitación anual: 1000-1300 mm, temperatura media anual: 16-19 °C), la cobertura de bosques resulta llamativamente baja. De acuerdo con los esquemas eco-climáticos clásicos de distribución de biomas (Holdrige 1967; Whittaker 1975) y modelos de vegetación de América del Sur (Salazar et al. 2007), sería esperable una mayor cobertura boscosa. La favorabilidad climática para el desarrollo de bosques se podría incrementar en el futuro debido al cambio climático, ya que se proyectan en la región aumentos de temperatura y precipitación que favorecerían la expansión de bosques (Salazar et al. 2007; Anadón et al. 2014).

Los pastizales y bosques de Uruguay han tenido una larga historia de interacción con el ganado, que fue introducido durante la primera mitad del siglo XVII (Moraes 2007). La actividad ganadera ocupa en la actualidad casi el 80% de la superficie continental del país (MGAP-DIEA 2016), y se ha convertido en un pilar de la economía uruguaya (Uruguay XXI, 2016). Varios trabajos han abordado los efectos del ganado sobre los pastizales (e.g. Altosor et al. 2005; 2006; 2010; Haretche y Rodríguez 2006; Lezama et al. 2014) y bosques de Uruguay (Baez y Jaurena 2000; Rivas 2005; Rodríguez-Gallego 2006; Bernardi et al. 2016; Etchebarne y Brazeiro 2016), pero no existen estudios sobre el ecotono bosque-pastizal.

El objetivo de este trabajo fue evaluar los efectos del ganado sobre la dinámica del ecotono bosque-pastizal en un área protegida de Uruguay, contemplando la interacción con otros factores regionales y locales (microescala). Abordamos tres grandes preguntas: (1) ¿Cómo varió la cobertura boscosa en el ecotono bosque-pastizal en los últimos 50 años, bajo una tendencia climática de mayor pluviosidad? (2) ¿Cómo afectó la exclusión ganadera de mediano-largo plazo la dinámica del bosque? (3) ¿Cómo afectaron la exclusión ganadera, la presencia de plantas leñosas (posibles efecto percha/nodrizas) y la distancia al borde del bosque, el establecimiento de árboles en zonas de pastizal? Para responder las preguntas 1 y 2, trabajamos con fotografías aéreas (1966) e imágenes satelitales de alta resolución (2016) analizando los cambios en la cobertura boscosa en los últimos 50 años, en zonas pastoreadas y excluidas al ganado desde el año 2000.

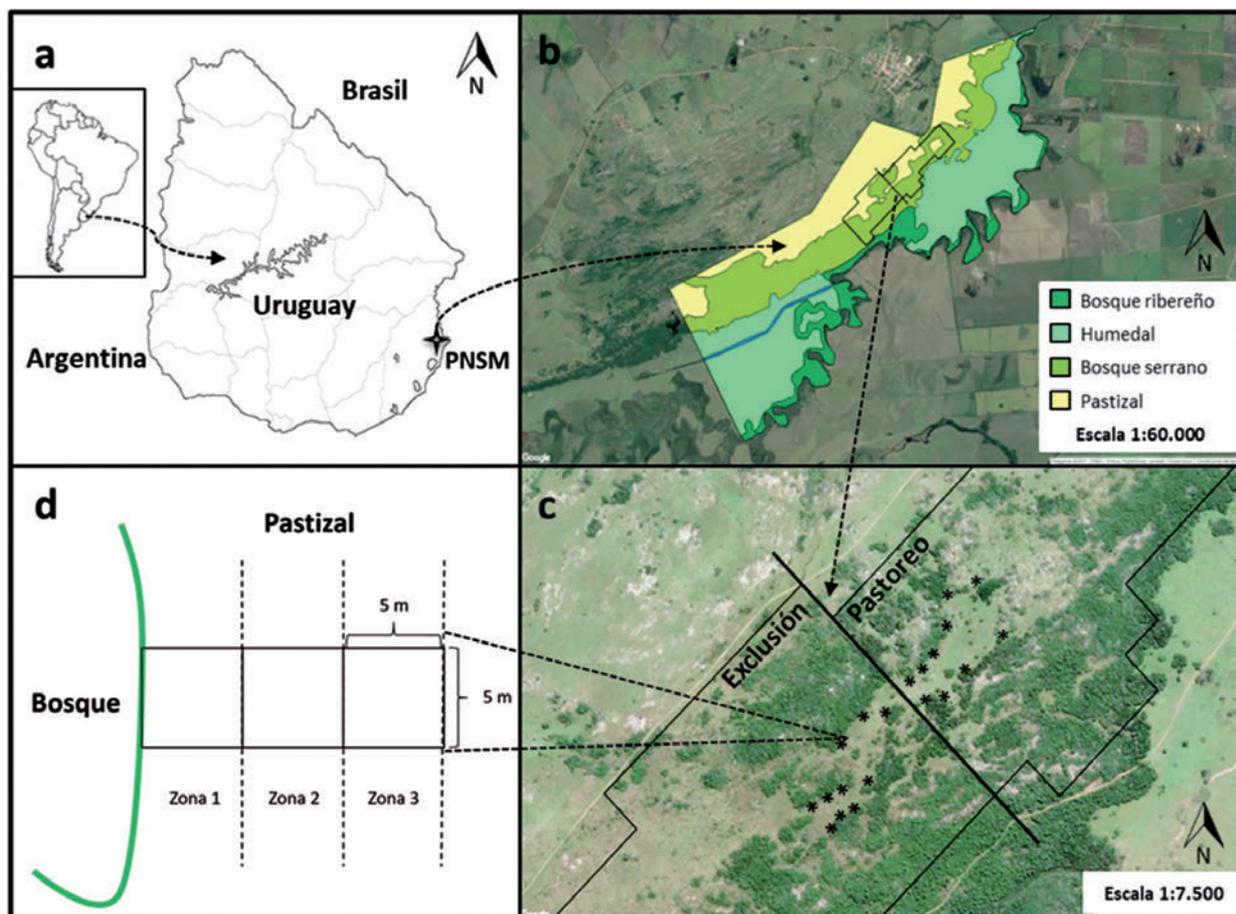
Para abordar la pregunta 3, evaluamos la abundancia y riqueza de árboles juveniles establecidos en el pastizal, en zonas pastoreadas y excluidas al ganado, a distancias crecientes desde el borde del bosque, y en dos micrositos de reclutamiento: pastizal abierto y bajo planta leñosa.

## Material y métodos

### Área de estudio

El estudio se realizó en el Parque Nacional San Miguel (PNSM), localizado en la ecorregión Graven de la Laguna Merín (Brazeiro 2015), en el sureste de Uruguay (Fig. 1a). El PNSM cuenta con protección desde 1937, inicialmente por su patrimonio histórico. El Parque se integró al Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) en 2010, debido a su alta biodiversidad y buen estado de conservación.

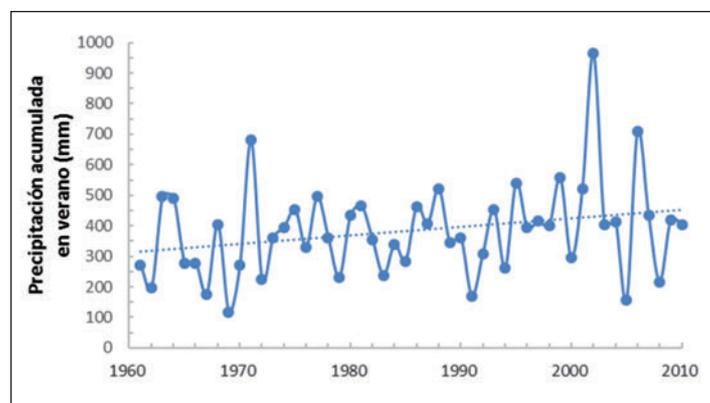
El clima del área es templado (Cfa, según Köppen-Geiger), al igual que todo el territorio nacional. Según los registros de la Estación Meteorológica de Rocha, ubicada a unos 100 km del área, la temperatura media anual es de 16.0°C y la pluviosidad media acumulada anual alcanza los 1122 mm (Inumet 2017). La



**Figura 1.** Área de estudio y diseño de muestreo. (a) Localización del Parque Nacional San Miguel (PNSM) en Uruguay. (b) Mapa de ecosistemas del PNSM y delimitación de la zona de estudio. (c) Localización de los transectos de muestreo de la vegetación y regeneración arbórea en las zonas excluida (desde el 2000) y continuamente pastoreada. (d) Esquema de un transecto, conformado por tres cuadrantes (5x5m) de muestreo.

**Figure 1.** Study area and sampling design. (A) Location of San Miguel National Park (PNSM) in Uruguay. (B) Ecosystems maps of the PNSM and delimitation of the studied area. (C) Location of vegetation and tree regeneration sampling transects, at the livestock excluded (since 2000) and grazed areas. (D) Scheme of a transect, showing the three quadrants (5x5m) of sampling.

temperatura es fuertemente estacional, con veranos cálidos (media de enero: 21.7°C) e inviernos fríos (media de julio: 10.9°C). Las lluvias se reparten homogéneamente en el año (rango 70-111 mm.mes<sup>-1</sup>), pero presentan una alta variabilidad interanual (Fig. 2). La precipitación acumulada en verano ha experimentado una tendencia creciente, incrementándose un 50% (150 mm) entre 1960 (300 mm) y 2010 (450 mm) (Fig. 2).



**Figura 2.** Tendencia de la precipitación acumulada en verano (diciembre, enero, febrero) en la estación meteorológica de Rocha, localizada a unos 100 km del Parque Nacional San Miguel.

**Figure 2.** Trend of cumulative rainfall in summer (December, January, February) at Rocha meteorological station, located about 100 km from San Miguel National Park.

El PNSM abarca 1500 ha de áreas serranas insertas en un paisaje dominado por planicies bajas y humedales. Gran parte del área protegida corresponde a la Sierra de San Miguel, de altitud moderada, que alcanza un máximo de 152 m. Presenta distintos tipos de vegetación, incluyendo pastizales naturales, pajonales, humedales, bosque ribereño y bosque serrano (Fig. 1b). El bosque serrano abarca alrededor de 375 ha y puede ser clasificado como subtropical, estacional, semicaducifolio y rupícola (rocosidad=30%), según el sistema de clasificación de Oliveira-Filho (2009). Es un bosque bajo (altura media 4,2 m; rango: 3-8 m) pero de alta cobertura (>90%). Presentan una alta riqueza arbórea para Uruguay, que alcanza a las 23 especies. Las especies más importantes que componen el dosel, son el guayabo blanco (*Eugenia uruguayensis* Cambess.), el arrayán (*Blepharocalyx salicifolius* (Kunth) O. Berg) y la aruera (*Lithraea brasiliensis* Marchand).

En el PNSM se desarrolla actividad pecuaria, con ganado ovino y bovino criollo. En el año 2000 se instaló un área de exclusión ganadera de 450 ha, que continúa cerrada hasta hoy día (Fig. 1b). En las 1050 ha pastoreadas, la carga ganadera en los últimos 10 años (2007-2017) ha sido en promedio de 396 ovinos.año<sup>-1</sup> (DE: 43.3; Rango: 291-457) y 647 bovinos.año<sup>-1</sup> (DE: 82.5, Rango: 563-828). La carga ganadera ha sido baja-moderada en el sector sur y alta en el sector noreste (Lezama y Rossado 2012). El área de estudio del presente trabajo abarcó 120 ha de bosques y pastizales serranos, 60 ha de la zona excluida y 60 ha de la zona pastoreada contigua, sobre el sector noreste donde la carga ganadera ha sido mayor (Fig. 1c).

### Estimación de cambios en la cobertura boscosa

Se evaluó la variación de la cobertura boscosa del PNSM comparando fotografías aéreas (escala 1: 20 000) tomadas por el Servicio Geográfico Militar (SGM) del Uruguay en el año 1966, con imágenes satelitales del 2016 obtenidas de Google Earth®.

Utilizando el software libre Quantum GIS® (QGIS), se georreferenció la fotografía aérea tomando como referencia la caminería y las edificaciones de la zona. Se delimitó un área de estudio de 120 ha en un paisaje compuesto por parches de bosque serrano y pastizal, contemplando 60 ha de la zona pastoreada y 60 ha de la zona excluida al ganado a partir del año 2000 (Fig. 1b). Para estimar la cobertura boscosa, fue generada una matriz digital de 120 cuadrantes de 100x100 m (1 ha) en QGIS (Fig. 3). En cada cuadrante se establecieron 16 “puntos de muestreo”, que consistieron en círculos de 14 m de diámetro, separados 25 m (de centro a centro) entre sí. Usando una escala de visualización de 1: 5000, se estimó la cobertura boscosa por cuadrante, a partir del número de puntos de muestreo ocupados por bosque. Se consideró que un punto de muestreo fue ocupado por bosque, cuando la cobertura de árboles fue  $\geq 50\%$ . De acuerdo a esta metodología, el grano, o mínimo parche boscoso detectable, fue de 77 m<sup>2</sup>.

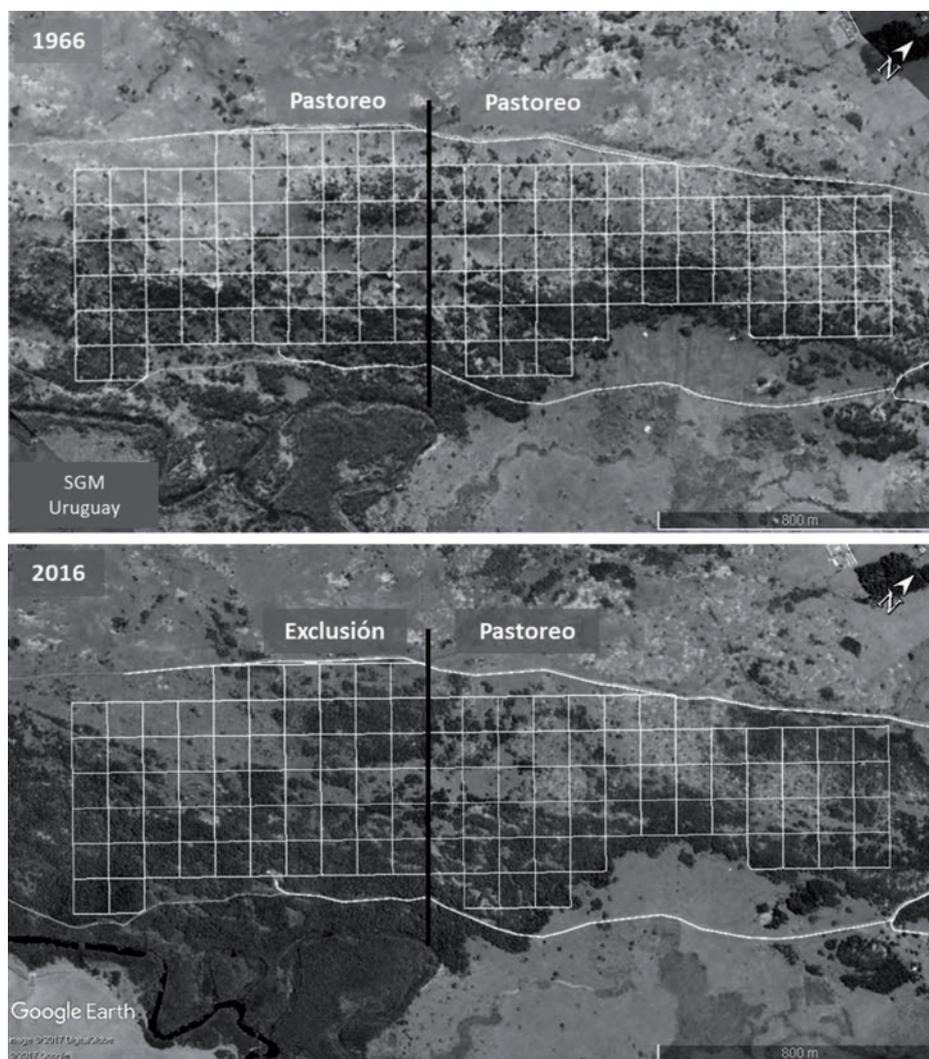
Se calculó el cambio en la cobertura boscosa por cuadrícula como la diferencia entre los valores de 1966 y 2016, para las zonas con y sin pastoreo. El efecto del pastoreo sobre el cambio en la

cobertura boscosa fue evaluado comparando la variación de la cobertura boscosa por cuadrante entre las zonas pastoreada y clausurada al ganado, a través de una ANOVA de una vía. Se analizó también el grado de agregación espacial del bosque en el paisaje, en base al índice de dispersión de Morisita (M) discriminando entre zonas (i.e., pastoreada, exclusión) y años (1966, 2016).  $M < 1$  indica una distribución regular,  $M = 1$  distribución azarosa y  $M > 1$  distribución agregada.

### Relevamiento de campo: vegetación y establecimiento de árboles

Se evaluó la cobertura del suelo, la fisonomía vegetal y la densidad de árboles juveniles en pastizales aledaños a parches boscosos, discriminando entre las zonas pastoreadas y excluidas al ganado. Se relevaron en total 60 cuadrantes de 5x5 m (30 exclusión, 30 en pastoreo), distribuidos a lo largo de 20 transectas (10 en exclusión, 10 en pastoreo) perpendiculares al borde del bosque, seleccionados al azar. Cada transecto contempló 3 cuadrantes contiguos, el primero se ubicó sobre el borde pastizal-bosque (zona 1: 0-5 m), y el segundo (zona 2: 5-10 m) y tercero (zona 3: 10-15 m) se ubicaron a continuación (Fig. 1d).

En cada cuadrante se estimó visualmente la cobertura de suelo desnudo, rocas aflorantes y de los diferentes componentes vegetales (i.e., herbáceas, arbustos, árboles juveniles y árboles adultos), usando una escala de siete categorías (0: 0%, 1: <1%,



**Figura 3.** Variación de la cobertura boscosa en las zonas excluida y pastoreada entre los años 1966 y 2016, en el Parque Nacional San Miguel. A partir de la comparación de una fotografía aérea del Servicio Geográfico Militar de Uruguay de 1966 y una imagen satelital de Google Earth de 2016, se estimó el cambio en la cobertura boscosa en ambas zonas, usando como referencia una grilla superpuesta (100x100 m).

**Figure 3.** Variation in forest cover in the excluded and grazed areas between 1966 and 2016, in San Miguel National Park. We assessed the forest cover change in each area by comparing an aerial photograph of the Military Geographic Service of Uruguay of 1966 and a satellite image of Google Earth of 2016, using a superimposed grid (100x100 m) as reference.

2: 1-5%, 3: 6-25%, 4: 26-50%, 5: 51-75%, 6: 76-100%), adaptada de Braun-Blanquet. También se registró la altura media de los diferentes estratos vegetales. Árboles y arbustos se diferenciaron en base a su taxonomía, siguiendo a Haretche et al. (2012). Los árboles  $\geq 50$  cm de altura y  $< 2.5$  cm de diámetro a la altura del pecho (DAP) fueron clasificados como juveniles, y aquellos con un DAP  $\geq 2.5$  cm se clasificaron como adultos.

El establecimiento de árboles en el pastizal se evaluó a través de la densidad y riqueza de juveniles arbóreos. Para evaluar los posibles efectos de arbustos y árboles sobre el establecimiento de árboles en el pastizal, ya sea por el efecto "percha" (i.e., favorece la llegada de semillas transportadas por animales) y/o "nodriza" (i.e., favorece la germinación de semillas y/o sobrevivencia de plántulas mitigando las condiciones ambientales extremas o reduciendo depredación) (Fujita 2016), se registró el micrositio de reclutamiento de cada individuo en base a dos categorías: pastizal abierto o bajo planta leñosa.

Los efectos de la exclusión del ganado sobre la cobertura del suelo, fisonomía vegetal (i.e., cobertura y altura de tres estratos vegetales: herbáceo, arbustivo y arbóreo) y densidad y riqueza de especies de árboles establecidos en el pastizal, fueron evaluados estadísticamente mediante análisis de varianza (ANOVA) factoriales con dos factores fijos, pastoreo y distancia al bosque. El factor pastoreo contempló dos niveles (exclusión y pastoreo) y el factor distancia al bosque contempló tres niveles (zona 1: 0-5 m, zona 2: 5-10 m y zona 3: 10-15 m) (Fig. 1d). Para evaluar el efecto de los arbustos y árboles sobre el reclutamiento, se realizaron adicionalmente ANOVA's por sitio de reclutamiento (i.e., pastizal abierto o bajo planta leñosa). A través de la inspección visual de la distribución y dispersión de los datos, y test específicos clásicos, se controlaron los supuestos de normalidad (Test Shapiro Wilk) y homocedasticidad (Cochran) en las variables analizadas, y también se inspeccionó la distribución de los residuos de los modelos ajustados. Se realizaron tests a posteriori de los ANOVA's para evaluar diferencias entre tratamientos, usando la prueba de Bonferroni. Se usó un  $\alpha=0.05$  para definir diferencias significativas y un  $\alpha=0,1$  para definir diferencias marginalmente significativas.

## Resultados

### Cambios de la cobertura boscosa en el ecotono bosque-pastizal

El bosque se ha expandido sobre el pastizal en los últimos 50 años, tanto en la zona pastoreada como en la zona excluida al ganado desde el año 2000 (Fig. 3, Tabla 1). Sin embargo, la expansión fue casi cuatro veces mayor en la zona de exclusión (Tabla 1). En 1966 cuando ambas zonas estaban bajo pastoreo, la zona que fue excluida a partir del año 2000 tenía una cobertura boscosa menor que la otra zona, pero tras 16 años de exclusión desarrolló una mayor cobertura boscosa respecto a la zona continuamente pastoreada (Tabla 1). Se observó una importante

**Tabla 1.** Variación en cobertura y agregación espacial del bosque en paisajes serranos del Parque Nacional San Miguel entre los años 1966 y 2016, en las zonas pastoreada y excluida (a partir de 2000) al ganado.

**Table 1.** Dynamic of forest cover and spatial aggregation in highland landscapes of San Miguel National Park between 1966 and 2016, in grazed and excluded areas (from 2000) to livestock.

Año	Cobertura de bosque (%)		Agregación (Índice de Morisita)	
	Pastoreo	Exclusión	Pastoreo	Exclusión
1966	45.5	33.2*	1.4	1.7
2016	51.2	54.2	1.3	1.3
Diferencia	5.7	21.0	-0.1	-0.4

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

variabilidad espacial en la tasa de expansión del bosque a escala de cuadrícula (1 ha) (media=12.5%; desvío estándar=15.4%; Fig. 3), pero la tasa media de expansión presentó diferencias significativas ( $F_{1,114}=33.8$ ;  $p<0,001$ ) entre las zonas pastoreada ( $5.9 \pm 7,9\%$ ) y de exclusión ( $20.8 \pm 17,8\%$ ).

La distribución espacial del bosque presentó un patrón agregado (i.e., Índice de Morisita  $>1$ ), tanto en la zona pastoreada como en la excluida al ganado, en los dos momentos de observación (Tabla 1). Se detectó una reducción en el grado de agregación conforme aumentó la cobertura boscosa, que fue mayor en la zona excluida (Tabla 1).

### Efectos de la exclusión al ganado en la cobertura del suelo y fisonomía vegetal

El experimento de exclusión reveló efectos significativos del ganado sobre la cobertura de rocas aflorantes y suelo desnudo, y sobre la cobertura y altura del estrato herbáceo (Fig. 4). La cobertura de rocas alcanzó un valor medio de 14% (DS= 19,6%) en la zona pastoreada, mientras que en la exclusión no se detectaron rocas aflorantes, ya que fueron cubiertas por el estrato herbáceo. La cobertura de suelo desnudo fue baja en ambas zonas, pero en promedio fue tres veces mayor ( $F_{1,59}=4.3$ ;  $p=0.04$ ) en la zona pastoreada ( $1.48 \pm 1.99\%$ ) que en la exclusión ( $0.52 \pm 1.52\%$ ).

La cobertura de herbáceas fue muy alta en ambas zonas, pero se redujo ( $F_{1,59}=6.08$ ;  $p=0.017$ ) un 4% (pastoreo:  $95.8 \pm 9.48\%$ ; exclusión:  $100\% \pm 0\%$ ) con pastoreo. La altura media del estrato herbáceo fue unas 10 veces menor ( $F_{1,59}=471.9$ ;  $p<0.001$ ) en condiciones de pastoreo ( $6.1 \pm 2.0$  cm) respecto a la zona de exclusión ( $63.3 \pm 14.3$  cm).

### Efectos de la exclusión del ganado sobre el establecimiento de árboles

La densidad total de árboles juveniles establecidos en la actualidad en pastizales adyacentes al bosque, no presentó diferencias significativas ( $F_{1,54}=0.19$ ;  $p=0.66$ ) entre las zonas de exclusión y pastoreo (Fig. 5). La densidad de juveniles decreció significativamente ( $F_{2,54}=9.65$ ;  $p<0.001$ ) con la distancia al bosque, independientemente del tratamiento (i.e., interacción no significativa:  $F_{1,54}=0.09$ ;  $p=0.91$ ) (Fig. 5). Comparaciones a posteriori indicaron que la densidad de juveniles fue cinco veces mayor en la zona 1 (adyacente al bosque), respecto a las otras dos zonas (2 y 3) más alejadas (10 y 15 m) del bosque, que no presentaron diferencias entre sí.

La riqueza promedio de especies arbóreas establecidas en los pastizales adyacentes a bosques, tampoco presentó diferencias ( $F_{1,54}=1.05$ ;  $p=0.31$ ) entre tratamientos, pero decreció con la distancia al bosque ( $F_{2,54}=9.65$ ;  $p<0,001$ ) (Fig. 5). La interacción tratamientoXzona no fue significativa ( $F_{2,54}=0.04$ ;  $p=0.96$ ). La riqueza media fue 3-4 veces mayor en la zona 1, diferenciándose de las zonas 2 y 3 más alejadas del bosque (Fig. 5). Se registraron en total 12 especies de árboles juveniles establecidos en el pastizal. Las especies más abundantes (86% de la abundancia total) fueron: *Myrrhinium atropurpureum* Schott var. *octandrum* Benth, *Eugenia uruguayensis*, *Xylosma tweediana* (Clos) Eichler, *Lithraea brasiliensis* y *Blepharocalyx salicifolius* (Tabla 2). No se observaron mayores diferencias en la composición de especies entre las zonas excluida y pastoreada. Se registraron en total 10 especies en la exclusión y 9 en pastoreo, siendo 7 de ellas compartidas (Tabla 2).

La densidad y riqueza de juveniles establecidos en áreas abiertas siguieron las mismas tendencias que los valores totales, i.e., disminución con la distancia al bosque pero sin diferencias entre las zonas excluida y pastoreada (Fig. 5). Sin embargo, la densidad y riqueza de árboles juveniles establecidos bajo plantas leñosas fueron significativamente más altas en la zona pastoreada (Densidad:  $F_{1,54}=5.15$ ;  $p=0.027$ , Riqueza:  $F_{1,54}=4.97$ ;  $p=0.03$ ), y no varió entre zonas (Densidad:  $F_{1,54}=0.97$ ;  $p=0.39$ , Riqueza:  $F_{1,54}=1.31$ ;  $p=0.28$ ). La densidad fue prácticamente cuatro veces mayor a la media registrada en la exclusión (Fig. 5). El 40.3% de



**Figura 4.** Fotos ilustrativas del ecotono bosque-pastizal de las áreas excluida (desde 2010) y pastoreada, en el Parque Nacional San Miguel. Son evidentes las diferencias en la altura del estrato herbáceo y en la cobertura de afloramientos rocosos. En la foto de la zona pastoreada, se puede apreciar la ocurrencia de un arbusto (*Daphnopsis racemosa* Griseb, envira) y una cactácea columnar (*Cereus hildmannianus* R. Kiesling), asociada a una roca aflorante.

**Figure 4.** Illustrative photos of the forest-grassland ecotone of excluded (since 2010) and grazed areas, at San Miguel National Park. The differences in the height of the herbaceous vegetation and in the rocky outcrops cover are evident. In the photo of the grazed area, we can see the occurrence of a shrub (*Daphnopsis racemosa*, envira) and a columnar cactus (*Cereus hildmannianus*), associated with a rocky outcrop.

los juveniles registrados en la zona pastoreada (total=67) se estableció bajo plantas leñosas, mientras que en la exclusión solo el 5.4% de los juveniles (total=56) se estableció en asociación a plantas leñosas. En la zona con pastoreo, la densidad total de juveniles se correlacionó positivamente con la cobertura de arbustos (Correlación de Spearman:  $r_s=0.47$ ;  $p=0.008$ ).

Se registraron siete especies leñosas actuando como posibles plantas percha/nodrizas, ya que se detectaron juveniles bajo sus doseles. Las más importantes (73% de los juveniles establecidos bajo leñosas) fueron dos arbustos: *Daphnopsis racemosa* Griseb. (envira) y *Colletia paradoxa* (espina de la cruz). También se registraron algunos juveniles bajo el dosel de árboles adultos (*Scutia buxifolia* Reissek, *Eugenia uruguayensis*, *Myrrhinium atropurpureum* var. *Octandrum* y *Schinus engleri* F.A. Barkley) o entre las ramificaciones de la cactácea columnar *Cereus hildmannianus* K. Schum.

En la zona bajo pastoreo, la cobertura de arbustos, incluyendo envira y espina de la cruz, se correlacionó positivamente (Correlación de Spearman:  $r_s=0.53$ ;  $p=0.002$ ) con la cobertura de rocas aflorantes, que por su lado, también se correlacionó positivamente ( $r_s=0.53$ ;  $p=0.003$ ) con la densidad de árboles juveniles.

## Discusión

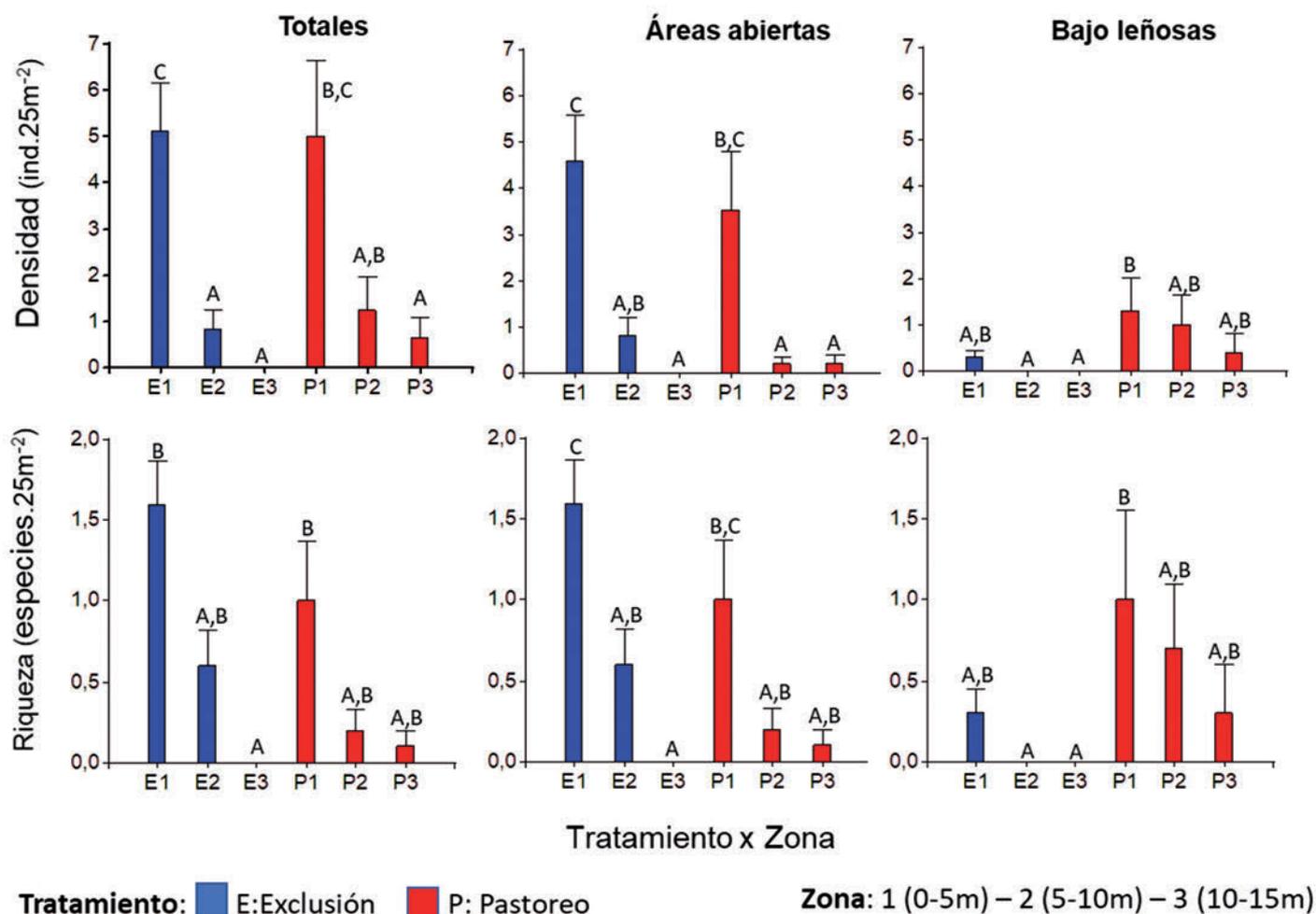
### Bosque serrano de Uruguay en expansión: contexto regional

El bosque se ha expandido sobre el pastizal en el paisaje serrano del PNSM en los últimos 50 años, tanto en la zona pastoreada como en la zona excluida al ganado desde el año 2000. Este es el primer registro cuantitativo de expansión de bosques sobre pastizales en Uruguay. Actualmente hay otras dos

**Tabla 2.** Lista de árboles juveniles que reclutan en áreas de pastizal adyacentes a bosques en el Parque Nacional San Miguel, en setiembre de 2016. Se presentan datos de abundancia total por especie en los relevamientos realizados en las zonas de exclusión (E) y pastoreo (P).

**Table 2.** List of tree saplings recruiting in pasture adjacent to forests at San Miguel National Park, in September of 2016. The abundance of species observed in the samples taken at the excluded (E) and grazed (P) areas are presented.

Familia	Especie	E	P	Total
SAPINDACEAE	<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil., A.Juss. & Cambess.) Radlk.	1	3	4
MYRTACEAE	<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O. Berg	3	5	8
CANNABACEAE	<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	0	2	2
MYRTACEAE	<i>Eugenia uruguayensis</i> Cambess.	9	9	18
ANACARDIACEAE	<i>Lithraea brasiliensis</i> Marchand	6	2	8
MYRTACEAE	<i>Myrrhinium atropurpureum</i> Schott var. <i>octandrum</i> Benth.	26	37	63
PRIMULACEAE	<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	1	0	1
ANACARDIACEAE	<i>Schinus engleri</i> F.A. Barkley	1	0	1
RHAMNACEAE	<i>Scutia buxifolia</i> Reissek	1	6	7
EUPHORBIACEAE	<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	1	0	1
SALICACEAE	<i>Xylosma tweediana</i> (Clos) Eichler	7	2	9
RUTACEAE	<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	0	2	2
	Área de muestreo (m <sup>2</sup> )	750	750	1500
	Abundancia (individuos)	56	86	124
	Riqueza de especies	10	9	12
	Especies exclusivas	3	2	-



**Figura 5.** Densidad y riqueza de juveniles arbóreos establecidos en pastizales adyacentes a bosques serranos en el Parque Nacional San Miguel. Se reportan datos totales y discriminados por micrositio de reclutamiento: área abierta o bajo planta leñosa. Tratamientos: Exclusión (E) y Pastoreo (P). Zonas: 1 (0-5m), 2 (5-10m) y 3 (10-15m). Letras distintas indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) en las medias de los tratamientos. En el caso de los juveniles bajo plantas leñosas, las diferencias son marginalmente significativas ( $p < 0.1$ ).

**Figure 5.** Density and richness of tree saplings established in grasslands adjacent to forests in San Miguel National Park. We report overall data and discriminated by recruitment microsite: open area or under woody plant. Treatments: Exclusion (E) and Grazing (P). Zones: 1 (0-5m), 2 (5-10m) and 3 (10-15m). Different letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) in the means of the treatments. In the case of juveniles under woody plants, the differences are marginally significant ( $p < 0.1$ ).

localidades bajo estudio del área serrana de Uruguay, al suroeste (115 km) y noroeste (120 km) del PNSM, donde también hemos observado una expansión del bosque durante los últimos 50 años. Esto indica que la expansión del bosque no sería un fenómeno local, sino que se extiende a otras áreas serranas de Uruguay.

Sin embargo, en la región de los pastizales del Río de la Plata (*sensu* Soriano 1992) y regiones cercanas (i.e., oeste argentino, sur de Brasil y Uruguay), ya existían antecedentes de invasión de leñosas y expansión de bosques. En Argentina, Chaneton et al. (2012) citaron dos casos bien documentados. El primero documenta la invasión de los palmares de *Butia yatay* (Mart.) Becc. en la zona húmeda de la Pampa Mesopotámica, por varias especies de arbustos y árboles provenientes del bosque del río Uruguay. Esta invasión se produjo luego de la exclusión del pastoreo y control del fuego en el área protegida El Palmar durante 35 años. El segundo caso se refiere a la invasión de las sabanas y pastizales semiáridas de la región del Espinal por *Prosopis caldenia* Burkart y *Geoffroea decorticans* (Hook. & Arn.) Burkart, fenómeno asociado a la alta presión de pastoreo. En el sur de Brasil, Overbeck et al. (2007) citaron el caso del avance de los bosques de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze sobre los pastizales de la meseta central de Río Grande del Sur y depresión central. Este fenómeno se ha vinculado a tendencias climáticas históricas (aumento de precipitaciones), y a la reducción del pastoreo y de la frecuencia de fuego.

Los resultados de nuestro trabajo en Uruguay, sumados a los antecedentes en Argentina y sur de Brasil, sugieren que la invasión de plantas leñosas y expansión de bosques sobre pastizales y ecosistemas abiertos, es una tendencia de escala regional que afectaría gran parte de los pastizales del Río de la Plata y regiones cercanas, más allá de la variabilidad y particularidades ecológicas locales. Las causas de este fenómeno regional parecen ser múltiples y variables según los contextos ecológicos locales (ej., clima), incluyendo factores históricos, climáticos, régimen de fuego, herbivoría, etc. (ver Chaneton et al. 2012).

#### Factores ligados a la expansión del bosque serrano de Uruguay: clima y ganado

La expansión del bosque registrada durante los últimos 50 años en el PNSM, coincidió con un sostenido aumento de las precipitaciones, especialmente en verano. La precipitación acumulada en verano se incrementó en un 50% entre 1960 (300 mm) y 2010 (450 mm). Esta asociación positiva entre la mayor disponibilidad de agua en verano y la expansión del bosque, apoya la hipótesis de que el déficit hídrico de verano ha sido uno de los factores responsables de limitar la colonización de los pastizales por árboles en nuestra región, como ha sido propuesto para el sur de Brasil (Pillar y Quadros 1997). De tal forma, la tendencia de incremento pluviométrico, que podría acentuarse en el futuro de acuerdo a las predicciones de cambio climático, generaría un

relajamiento del déficit hídrico estival y, por tanto, un panorama climático más favorable para la expansión de bosques en Uruguay (Salazar et al. 2007 y Anadón et al. 2014).

En el mismo período de expansión del bosque serrano de Uruguay, la carga de ganado ovino se redujo drásticamente en el país, debido a la caída del precio internacional. Uruguay pasó de tener más de 25 millones de cabezas de ganado ovino en 1990, a tener menos de 7 millones en 2015 (DIEA 2016). La reducción de más del 70% de la carga ovina en los últimos 25 años, que fue especialmente importante en la región serrana de Uruguay, podría ser otro factor explicativo del avance del bosque serrano de Uruguay. En este sentido, el experimento de exclusión ganadera analizado en nuestro estudio apoya la hipótesis de que el pastoreo del ganado reduce el avance del bosque sobre el pastizal, pero no lo evita.

Nuestro estudio demuestra que la actividad continua del ganado por 50 años no redujo la cobertura boscosa en favor del pastizal en el PNSM, ya que incluso el bosque con uso ganadero aumentó casi un 6% en superficie. Sin embargo, la exclusión del ganado por 16 años mostró que la expansión del bosque fue casi cuatro veces mayor sin pastoreo. En otras palabras, el ganado (mayormente bovino) está frenando fuertemente (~75%) el proceso de expansión del bosque, que podría ser impulsado por una combinación de factores, mayor pluviosidad estival y menor presión de pastoreo ovino. De tal forma, la disminución o exclusión de la carga ganadera, en un contexto climático favorable, explicaría la expansión del bosque serrano en Uruguay. Mecanismos similares han sido propuestos para explicar la invasión de los palmares de *Butia yatay* en el oeste argentino por arbustos y árboles del bosque del río Uruguay (Chaneton et al. 2012), y la expansión del bosque de *Araucaria angustifolia* en Río Grande del Sur (Brasil) (Klein 1960; Overbeck et al. 2007).

#### Ganado, establecimiento de árboles y mecanismos de expansión del bosque

El pastoreo del ganado redujo la tasa de expansión de bosque sobre pastizal. El consumo directo de plántulas y juveniles parece ser el mecanismo más lógico, considerando la alta presión de herbivoría en el área, que redujo drásticamente (90%) el tapiz herbáceo. El ramoneo del ganado sobre plántulas de árboles palatables, e incluso sobre el dosel de árboles juveniles y adultos, ha sido documentado a nivel mundial (Bond 2008; Sankey 2012), pero también en la región (Rolhauser y Batista 2014) y en Uruguay (Rivas 2005). Por tanto resulta esperable que, ante la supresión del pastoreo, aumente en el corto plazo la sobrevivencia y crecimiento de plántulas y juveniles, y en el mediano-largo plazo la cobertura arbórea. Sin embargo, resulta llamativo que en nuestro relevamiento no se detectaron diferencias en la densidad ni riqueza de árboles juveniles establecidos, entre la zona continuamente pastoreada y la excluida al ganado durante 17 años. A modo de hipótesis, proponemos que la dinámica de la competencia herbáceas-leñosas disparada por la exclusión del ganado, podría explicar este patrón. En la zona excluida, la densidad de árboles juveniles decreció significativamente (Correlación de rangos de Spearman:  $r_s = -0.47$ ,  $p = 0.009$ ) con la altura de la vegetación herbácea, que varió entre 30 y 90 cm. Esta evidencia sugiere la posibilidad de interacción competitiva entre herbáceas y leñosas, fenómeno que ha sido reconocido como un factor clave en la dinámica de los ecotonos bosque-pastizal en otras regiones (Resco de dios et al. 2005; Bond 2008; Sankey 2012). En este contexto, a modo de hipótesis a evaluar, proponemos que inmediatamente a la supresión del pastoreo, aún con una baja biomasa (altura) de herbáceas, las plántulas y juveniles de árboles habrían tenido una ventana temporal de mayor supervivencia y crecimiento que en áreas pastoreadas, hasta que el crecimiento de la biomasa herbácea comience a afectar competitivamente el desempeño de las plántulas y juveniles de árboles.

Si bien el pastoreo del ganado ha reducido la tasa de expansión del bosque serrano en el PNSM, no ha evitado el avance del

bosque. En este contexto, surge una pregunta interesante: ¿los procesos y mecanismos de avance del bosque son los mismos en condiciones de pastoreo intensivo que en exclusión del ganado?

Se han documentado diferentes patrones y mecanismos de avance de bosques en ecotonos bosque-pastizal (ej., Olivera y Pillar 2004; Duarte et al. 2006; Sankey 2012). En este trabajo, encontramos evidencia de la ocurrencia de dos mecanismos de expansión: (1) avance gradual por dinámica de borde (Oliveira y Pillar 2004) y (2) nucleación (*sensu* Yarranton y Morrison 1974) (Duarte et al. 2006). En el primer caso, la invasión del pastizal por árboles del bosque se produce principalmente en la cercanía del borde, impulsado por el reclutamiento de plántulas generadas de semillas dispersadas por el viento, o por rebrotamiento clonal. En nuestro estudio, la densidad de árboles juveniles fue mayor en la zona más cercana al borde y decreció con la distancia al bosque, tanto en la zona excluida como en la pastoreada. Esto sugiere la ocurrencia de expansión por dinámica de borde tanto bajo pastoreo como en exclusión. La mayoría de los árboles juveniles registrados en el pastizal aledaño al bosque (zona 1) provinieron de semillas, pero se observó una importante cantidad de juveniles de *Myrrhimum atropurpureum* var. *octandrum* (palo de fierro) generados por rebrotamiento clonal, especialmente en la zona pastoreada.

En el caso de la nucleación, el avance ocurre por la generación de células de crecimiento de árboles y arbustos que se originan en el pastizal a cierta distancia del borde del bosque, entorno a plantas pioneras (ej., Duarte et al. 2006; Fujita 2016) o rocas (ej., Carlucci et al. 2011; Fujita y Mizuno 2015), que aumentan la lluvia de semillas dispersadas por animales (i.e., efecto percha) y/o favorecen la germinación de semillas y/o sobrevivencia de plántulas por mitigación de las condiciones ambientales extremas o reduciendo el ramoneo (i.e., efecto nodriza). En nuestro estudio observamos que una fracción importante del reclutamiento de árboles ocurrió bajo el dosel de plantas leñosas pioneras que crecían en forma aislada en el pastizal, en muchos casos en asociación a afloramientos rocosos. Las plantas leñosas fueron un importante micrositio de reclutamiento para árboles juveniles en condiciones de pastoreo (~40%), pero su relevancia fue muy baja en la exclusión (~5%), donde la gran mayoría de los árboles juveniles se establecieron en áreas abiertas de pastizal. Esto sugiere que el avance por nucleación sería más relevante bajo pastoreo que en exclusión. De esta manera podríamos concluir que la influencia de los dos mecanismos de avance del bosque es diferente con y sin ganado, resultando a largo plazo en diferentes dinámicas sucesionales.

Se registraron siete especies leñosas actuando como posibles plantas percha/nodriza, pero las más recurrentes fueron los arbustos *Daphnopsis racemosa* (envira) y *Colletia paradoxa* (espina de la cruz), que en muchas ocasiones se vincularon a afloramientos rocosos. El rol de los arbustos (ej., Holl 2002; Smit et al. 2005; Duarte et al. 2006) y las rocas (ej., Smit et al. 2005; Carlucci et al. 2011; Fujita y Mizuno 2015) como facilitadores del establecimiento de árboles jóvenes en ecotonos bosque-pastizal ha sido ampliamente documentado. Nuestros resultados no nos permiten distinguir entre los eventuales efectos percha y nodriza de arbustos y rocas. Sin embargo sugieren que en condiciones de pastoreo, el micrositio arbusto/roca juega un papel importante en el establecimiento de árboles en el pastizal. Sin descartar otros posibles mecanismos, proponemos a modo de hipótesis, que el sistema arbustos/rocas genera un refugio para las plántulas y juveniles ante el pastoreo del ganado. Este tipo de mecanismo ya ha sido observado en paisajes montañosos bajo pastoreo por ganado doméstico en Europa, donde la estrecha asociación de árboles jóvenes con plantas no palatables o que poseen defensas físicas (ej., espinas) o químicas, reduce la herbivoría y genera asociaciones espaciales de árboles jóvenes (ver Smit et al. 2005). El arbusto espinoso *Colletia paradoxa*, registrado en nuestro estudio, ya ha sido identificado como nodriza para las plántulas y juveniles de la palmera *Butia odorata*, en palmares pastoreados del este de Uruguay (Baez y Jaurena 2000). Por su parte, *D. racemosa*

es un arbusto muy fibroso que además cuenta con sustancias tóxicas y caústicas (da Costa y Venzke 2016), que lo hacen no palatable para el ganado y por ende lo convertirían en una buena planta nodriza en los paisajes pastoreados de Uruguay (Carrere com. pers.). Nuestra hipótesis está además en sintonía con la teoría de la facilitación (Grime 1977; Callaway et al. 2005), en el sentido de que la importancia de la facilitación debería ser mayor en condiciones de mayor perturbación biótica, como por ejemplo, ante un aumento de la presión de pastoreo.

De confirmarse que las rocas aflorantes facilitan de alguna manera el establecimiento de árboles jóvenes, podría existir una inesperada interacción indirecta positiva entre el pastoreo del ganado y el avance del bosque sobre el pastizal. Nuestros datos revelaron que el pastoreo del ganado reduce significativamente la biomasa herbácea, dejando al descubierto una mayor cobertura de rocas aflorantes. De tal forma, el pastoreo del ganado podría generar simultáneamente dos efectos opuestos sobre el establecimiento de árboles, reducción en áreas abiertas de pastizal por consumo de plántulas palatables (ej., Rolhauser y Batista 2014; Rivas 2005), y aumento en afloramientos rocosos con posibles plantas percha/nodrizas asociadas.

## Conclusiones

Se encontraron evidencias de que el bosque serrano se está expandiendo sobre el pastizal en el paisaje serrano del este de Uruguay, posiblemente impulsado por las mejores condiciones hídricas estivales y reducción de la carga ganadera ovina. De todas formas, el pastoreo del ganado ha reducido la tasa de expansión del bosque, pero no ha sido capaz de limitarla. El pastoreo juega un importante papel regulador en este sistema, controlando la dinámica de la vegetación en el ecotono pastizal-bosque, a través de una serie de mecanismos (directos e indirectos) que afectarían negativa y positivamente el establecimiento de árboles en el pastizal, y que recién comienzan a ser estudiados en Uruguay.

## Agradecimientos

A PROBIDES, en particular a su director Ing. Agr. Gerardo Evía, al encargado del PNSM Juan Burla y al Guardaparque Víctor, por brindarnos información sobre el Parque, y facilitar el acceso y alojamiento en el área. Agradecemos al Cnel. Tomas Coelho del SEPAE, por brindarnos una detallada información sobre la carga ganadera histórica del PNSM. Este estudio fue financiado por el proyecto CSIC I+D "Efectos del ganado sobre la dinámica de los bosques de Uruguay: regeneración, sucesión y expansión", dirigido por AB, y por una pasantía de investigación otorgada por UNIQUE/DGF en el marco del Proyecto "Conservación de Bosque" a PB, bajo la tutoría de AB. A dos revisores anónimos que hicieron críticas muy constructivas que contribuyeron a mejorar mucho la primera versión del trabajo.

## Referencias

- Altesor, A., Oesterheld, M., Leoni, E., Lezama, F., Rodríguez, C. 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology* 179: 83-89.
- Altesor, A., Piñeiro, G., Lezama, F., Jackson, R.B., Sarasola, M., Paruelo, J.M. 2006. Ecosystem Changes Associated with Grazing in Subhumid South American Grasslands. *Journal of Vegetation Science* 17: 323-332.
- Altesor, A., Ayala, W., Paruelo, J.M. 2010. *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales*. FPTA-INIA Serie 25, Montevideo, Uruguay.
- Anadón, J.D., Sala, O.E., Maestre, F.T. 2014. Climate change will increase savannas at the expense of forests and treeless vegetation in tropical and subtropical Americas. *Journal of Ecology* 102: 1363-1373.
- Archer, S. 1994. Woody plant encroachment into southwestern grasslands and savannas: rates, patterns, and proximate causes. En: Vavra, M., Laycock, W.A. y Pieper, R.D. (ed). *Ecological Implications of Livestock Herbivory in the West*, pp. 13-68. Soc. Range Manag. Denver, USA.
- Asner, G.P., Elmore, A.J., Olander, L.P., Martin, R.E., Harris, T. 2004. Grazing systems, ecosystem responses, and global change. En: Matson, P.A., Gadgil, A., Kammne, D.M. (eds), *Annual Review of Environment and Resources*, pp. 261-299. Annual Reviews, Stanford, Palo Alto, USA.
- Baez, F., Jaurena, M. 2000. *Regeneración del palmar de butiá (Butia capitata) en condiciones de pastoreo: Relevamiento de establecimientos rurales de Rocha*. PROBIDES, Rocha, Uruguay.
- Banfai, D.S., Bowman, D.M.J.S. 2006. Forty years of lowland monsoon rainforest expansion in Kakadu National Park, Northern Australia. *Biological Conservation* 131:553-565.
- 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.
- Bond, W.J., Midgley, G.F., Woodward, F.I. 2003. The importance of low atmospheric CO2 and fire in promoting the spread of grasslands and savannas. *Global Change Biology* 9:973-982.
- Bond, W.J. 2008. What limits trees in C4 grasslands and savannas? *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 39: 641-659.
- Brazeiro, A. 2015. *Eco-regiones de Uruguay: Biodiversidad, Presiones y Conservación. Aportes a la Estrategia Nacional de Biodiversidad*. Facultad de Ciencias, CIEDUR, VS-Uruguay, SZU, Montevideo, Uruguay.
- Brown, D.G. 1994. Comparison of vegetation-topography relationships at the alpine treeline ecotone. *Physical Geography* 15:841-848.
- Brown, J.R., Archer, S. 1989. Woody plant invasion of grasslands: establishment of honey mesquite (*Prosopis glandulosa* var. *glandulosa*) on sites differing in herbaceous biomass and grazing history. *Oecologia* 80:19-26
- Callaway, R.M., Kikodze, D., Chiboshvili, M., Khetsuriani, L. 2005. Unpalatable plants protect neighbors from grazing and increase plant community diversity. *Ecology* 86: 1856-862.
- Carlucci, M.B., Duarte L.D., Pillar V.D. 2011. Nurse rocks influence forest expansion over native grasslands in southern Brazil. *Journal of Vegetation Science* 22:111-119.
- Chaneton, E.J., Mazia, N., Batista, W.B., Rolhauser, A.G., Ghersa, C.M. 2012. Woody plant invasions in Pampa grasslands: a biogeographical and community assembly perspective, En: Myster, R.W. (ed.), *Ecotones between Forest and Grassland*, pp. 115-144. Springer, New York, USA.
- da Costa, T., Venzke, T.S. 2016. Regeneração natural em Mata de Restinga em área de pecuária extensiva no Município de Pelotas, extremo Sul do Brasil. *Pesquisa Forestal Brasileira* 36: 349-345.
- Duarte, L. da S., Dos Santos, M.M.G., Hartz, S.M., Pillar, V.D., 2006. The role of nurse plants in Araucaria forest expansion over grassland in South Brazil. *Austral Ecology* 31:520-528.
- Etchebarne, V., Brazeiro, A. 2016. Effects of livestock exclusion in forests of Uruguay: Soil condition and tree regeneration. *Forest Ecology and Management* 362: 120-129.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) 2017. Animal production. FAO's role in animal production. Rome, FAO. Disponible en: <http://www.fao.org/animal-production/en/>.
- Fujita, T. 2016. Relative importance of perch and facilitative effects on nucleation in tropical woodland in Malawi. *Acta Oecologica* 70:45-52.
- Fujita, T., Mizuno, K. 2015. Role of nurse rocks on woody plants establishment in a South Africa grassland. *Tropics* 24(2):57-64.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for existence of 3 primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169-1194.
- Haretche, F., Rodríguez, C. 2006. Banco de semillas de un pastizal uruguayo bajo diferentes condiciones de pastoreo. *Ecologia Austral* 16: 105-113.
- Haretche F., Mai, P., Brazeiro, A. 2012. Woody flora of Uruguay: inventory and implication within the Pampean region. *Acta Botanica Brasiliica* 26(3): 537-552.
- Hirota, M., Holmgren, M., Van Nes, E.H., Scheffer, M. 2011. Global resilience of tropical forest and savanna to critical transitions. *Science* 334: 232-235.
- Hoffmann, W.A., Bazzaz, F.A., Chatterton, N.J., Harrison, P.A., Jackson, R.B., 2000. Elevated CO2 enhances resprouting of a tropical savanna tree. *Oecologia* 123:312-317.
- Holdridge, L.R. 1967. *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica.
- Holl, K.D. 2002. Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *Journal of Ecology* 90: 179-187.

- Inumet. 2017. Estadísticas Climatológicas. [Consultado el 10 de febrero de 2017]. Disponible en: <http://www.meteorologia.com.uy/ServCli/tablasEstadisticas>
- Klein, R.M. 1960. O aspecto dinâmico do pinheiro brasileiro. *Sellowia* 12:17–51.
- Leck, M.A., Parker, V.T., Simpson, R.L. 2008. *Seedling Ecology and Evolution*. Cambridge University Press, New York, USA.
- Lezama, F., Rossado, A. 2012. *Efectos del pastoreo en la estructura de los pastizales naturales del Parque nacional San Miguel y la Estación Biológica Potrerillo de Santa Teresa*. PROBIDES, Rocha, Uruguay.
- 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: 8–21.
- MGAP-DIEA 2016. Anuario estadístico agropecuario 2016. Disponible: <http://www.mgap.gub.uy/unidad-ejecutora/oficina-de-programacion-y-politicas-agropecuarias/publicaciones/anuarios-diea/anuario2016>
- Moraes, M.I. 2007. Crecimiento del Litoral rioplatense colonial y decadencia de la economía misionera: un análisis desde la ganadería. *Investigaciones en Historia Económica* 9:11- 44.
- Oliveira, J.M., Pillar, V.D., 2004. Vegetation dynamics on mosaics of Campos and Araucaria forest between 1974 and 1999 in Southern Brazil. *Community Ecology* 5: 197–202.
- Oliveira-Filho, A.T. 2009. Classificação das fitofisionomias da america do sul Cisandina Tropical e subtropical: Proposta de un novo sistema-pratico e flexível- ou uma injecao a mais de caos. *Rodriguésia* 60: 237-258.
- Overbeck G.E., Müller, S.C., Fidelis A., Pfadenhauer J., Pillar V.D., Blanco C.C., Boldrini I.I., Both R., Forneck E.D. 2007. Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematic* 9: 101-116.
- Pillar, V.P., Quadros, F. 1997. Grassland-forest boundaries in southern Brazil. *Coenoses* 12: 119–126.
- Puyravaud, J.P., Dufour, C., Aravajy, S., 2003. Rainforest expansion mediated by successional processes in vegetation thickets in the Western Ghats of India. *Journal of Biogeography* 30:1067–1080.
- Resco de Dios V., Weltzin, J.F., Sun, W., Huxman, T.E., Williams, D.G. 2005. Transitions from grassland to savanna under drought through passive facilitation by grasses. *Journal of Vegetation Science* 25: 937-946.
- Rivas, M. 2005. Desafíos y alternativas para la conservación in situ de los palmares de *Butia capitata* (Mart.) Becc. *Agrociencia Uruguay* 9: 161 - 168.
- Rodríguez-Gallego, M.G. 2006. Estructura y regeneración del Bosque de Ombúes (*Phytolacca dioica*) de la Laguna de Castillos (Rocha, Uruguay), En: Menafra, R., Rodríguez-Gallego, L., Scarabino, F., Conde, D. (eds.), *Bases para la Conservación y el Manejo de la Costa Uruguaya*, pp 503-511, Vida Silvestre Uruguay, Montevideo, Uruguay.
- Rolhauser, A.G., Batista, W.B. 2014. From pattern to process: estimating expansion rates of a forest tree species in a protected palm savanna. *Landscape Ecology* 29: 919-931.
- Salazar, L. F., Nobre, C. A., Oyama, M. D. 2007. Climate change consequences on the biome distribution in tropical South America. *Geophysical Research Letters* 34: 2–7.
- Sankey, T.T. 2012. Woody-herbaceous-livestock species interaction. En: Myster, R.W. (ed.), *Ecotones between Forest and Grassland*, pp: 89-114. Springer, New York, USA.
- Silva, L.C.R., Sternberg, L., Haridasan, M., Hoffmann, W.A., Miralles-Wilhelm, F., Franco, A.C., 2008. Expansion of gallery forests into Central Brazilian savannas. *Global Change Biology* 14: 2108–2118.
- Smit, C., Béguin, D., Buttler, A., Müller-Schärer, H. 2005. Safe sites for tree regeneration in wooded pastures: A case of associational resistance? *Journal of Vegetation Science* 16: 209-214.
- Soriano, A. 1992. Río de la Plata grasslands. En: Coupland, R.T. (ed.), *Natural grasslands. Introduction and western hemisphere. Ecosystems of the World*, pp. 367-407. Elsevier, Amsterdam, Holanda.
- Uruguay XXI 2016. Informe Anual Comercio Exterior 2016. [Consultado el 20 de marzo de 2017] Disponible en: <http://www.uruguayxxi.gub.uy/informacion/wp-content/uploads/sites/9/2017/01/Informe-Anual-de-Comercio-Exterior-2016.pdf>.
- Watt, A.S. 1923. On the ecology of the British beech woods with special reference to their regeneration. Failure of natural regeneration of the beech. *Journal of Ecology* 11: 1–48.
- Watt, A.S. 1924. On the ecology of British beech woods with special reference to their regeneration. Part II. The development and structure of beech communities on the Sussex Downs. *Journal of Ecology* 12: 145–204.
- Watt, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35: 1–22.
- Whittaker, R.H. 1975. *Comunities and ecosystems*. The Macmillan Company, Nueva York, USA.
- Wigley, B.J., Cramer, M.D., Bond, W.J., 2009. Sapling survival in a frequently burnt savanna: mobilization of carbon reserves in *Acacia karroo*. *Plant Ecology* 2003: 1–11.
- Yarranton, G.A., Morrison, R.G. 1974. Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. *Journal of Ecology* 62:417-428.