

Caracterización de ecotonos entre biomas de bosque y biomas abiertos en un área protegida en Uruguay

VERÓNICA ETCHEBARNE-PALLA^{1,2,✉}; OSCAR BLUMETTO³; ÁNGEL M. SEGURA⁴; ARIEL A. FARÍAS^{1,5}; LAURA CAPPUCCIO¹ & ÁLVARO SOUTULLO¹

¹ Departamento de Ecología y Gestión Ambiental, Centro Universitario de la Región Este, Universidad de la República. Maldonado, Uruguay. ² Área Biodiversidad y Conservación, Museo Nacional de Historia Natural, Ministerio de Educación y Cultura. Montevideo, Uruguay. ³ Programa de Producción y Sustentabilidad Ambiental, Estación Experimental INIA Las Brujas, Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. Canelones, Uruguay. ⁴ Modelización y Análisis de recursos naturales, Centro Universitario Regional Este, Universidad de la República. Rocha, Uruguay. ⁵ Center of Applied Ecology and Sustainability (CAPES), P. Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile.

RESUMEN. La teoría de Estados Alternativos de Biomas (EAB) contribuye a explicar la presencia de biomas abiertos (pastizales, arbustales) en ambientes suficientemente cálidos y húmedos para el desarrollo de biomas de bosque. En estos ambientes se pueden encontrar áreas dominadas por biomas abiertos que, según esta teoría, responden principalmente al fuego y a la herbivoría. El objetivo de este trabajo es identificar si existen diferentes tipos de ecotonos entre biomas de bosque-biomas abiertos en base a la composición leñosa, describirlos y explorar su relación con el manejo ganadero y las condiciones ambientales, utilizando como caso de estudio un área protegida en Uruguay. Muestreamos la vegetación leñosa y otras variables ambientales en transectas (delimitadas en 200 m) en 10 sitios que abarcan cuatro manejos ganaderos. Identificamos dos tipos de ecotonos entre bioma de bosque y bioma abierto. Uno, dominado por arbustal, y otro, dominado por pastizal. Nuestros resultados concuerdan con la teoría de EAB en que los mecanismos que parecen determinar la composición leñosa y la estructura de la vegetación en ecotonos son el ganado y uso de fuego o segadora. Los cambios en la estructura de la vegetación y en la riqueza de leñosas fue, en parte, abrupto, en coincidencia con lo que propone esta teoría. Sin embargo, la composición también interactuó con factores de sitio como la rocosidad y la distancia al curso de agua, lo cual sugiere que variables ambientales a nivel de sitio estarían actuando de forma sinérgica con la remoción de la vegetación para determinar la composición de la vegetación. Encontramos que estos ecotonos son sensibles a manejos y variables ambientales, por lo que es necesario incorporar esta heterogeneidad de paisaje y de sitio para articular la actividad productiva con la conservación de la naturaleza.

[Palabras clave: árboles, arbustos, ganadería, fuego, ovino, vacuno, pastizales, arbustales, conservación]

ABSTRACT. Characterization of ecotones from forest to open ecosystems in a protected area in Uruguay. Alternative Biome States theory (ABS) helps to explain the presence of open biomes (grasslands, shrublands) in environments sufficiently warm and humid for the development of forest biomes. In these environments it is possible to find areas dominated by open biomes that, according to this theory, respond mainly to fire and herbivory. The aims of this work are to identify whether there are different types of forest biome-open biome ecotones based on woody composition, describe them and explore their relationship with livestock management and environmental variables, using a protected area in Uruguay as a case study. We sampled woody vegetation and other environmental variables in transects (delimited in 200m) in 10 sites across four livestock management systems. We identified two types of forest biome-open biome ecotones, one dominated by shrubland and the other dominated by grassland. Our results agree with the ABS theory and suggest the mechanisms determining the woody composition and the structure of the ecotone vegetation are cattle and use of fire and/or rotary cutter. The changes in vegetation structure and woody richness were partly abrupt, which is consistent with what is proposed by the ABS theory. However, the composition also interacted with site factors such as rockiness and distance to the watercourse, suggesting that site-level environmental variables are acting synergistically with vegetation removal to determine vegetation composition. We found that these ecotones are sensitive to management and environmental variables; so, it is necessary to incorporate this landscape and site heterogeneity to articulate productive activity with nature conservation.

[Keywords: trees, shrubs, livestock, fire, sheep, cattle, grasslands, shrublands, conservation]

INTRODUCCIÓN

A nivel global, existe un rango de temperatura y precipitaciones en el que es posible la coexistencia biomas abiertos y cerrados (Whittaker 1975; Bond 2005; Hirota et al. 2011; Staver et al. 2011; Dantas et al. 2016; Bond 2019; Moncrief et al. 2016; Pausas and Bond 2020). En este caso, bioma se refiere a una 'agrupación de tipos de vegetación con la misma forma de crecimiento dominante que permanece estable a lo largo de las generaciones' (Pausas and Bond 2020). Los biomas abiertos están conformados por vegetación cuya fisionomía está dominada por plantas intolerantes a la sombra. Esto incluye, por ejemplo, pastizales, arbustales, sabanas o bosques abiertos dominados por sotobosque intolerante a la sombra (Bond 2019; Pausas and Bond 2020). Los biomas cerrados están dominados por vegetación arbórea que excluye a las plantas intolerantes a la sombra de su sotobosque (e.g., los bosques) (Pausas and Bond 2020). En este trabajo nos referiremos específicamente a los biomas de bosque. Para analizar la coexistencia de biomas abiertos y de bosques se ha propuesto recientemente el marco teórico de Estados Alternativos de Biomas (Pausas and Bond 2020). Este marco contribuye a analizar la presencia de biomas abiertos en regiones suficientemente cálidas y húmedas para el desarrollo de biomas de bosque. En estos ambientes es posible encontrar mosaicos de biomas abiertos y de bosques cuya dinámica espacial y temporal responde, según esta teoría, principalmente a los controladores fuego y herbívoros (e.g., Scheffer et al. 2001; Murphy and Bowman 2012; Sankey 2012; Ratajczak et al. 2014; Bernardi et al. 2016; Dantas et al. 2016; Bond 2019; Pausas and Bond 2020). Los biomas abiertos presentan su propia composición e, incluso, pueden poseer endemismos, por lo que no son un simple empobrecimiento de especies de biomas boscosos ni corresponden a sitios deforestados (Behling et al. 2007; Veldman et al. 2015; Bond 2019; Silveira et al. 2020; Pausas and Bond 2020). Entender los determinantes de la coexistencia de biomas de bosque y abiertos es un tema que históricamente ha sido de interés y tiene mucha vigencia al día de hoy (e.g., Holdridge 1947; Whittaker 1975; Hirota et al. 2011; Staver et al. 2011; Bernardi et al. 2016, 2019a,b; Pausas and Bond 2020).

Los pastizales, los arbustales y las sabanas son muy importantes dado que contribuyen a conservar la biodiversidad (Overbeck et al. 2007; Veldman et al. 2015; Murphy et al.

2016; Andrade et al. 2018; Bengtsson et al. 2019) y proveer servicios ecosistémicos (The World Bank Environment Department 2010; Eldridge et al. 2011; O'Mara 2012; Veldman et al. 2015; Bengtsson et al. 2019; Gibson and Newman 2019). A pesar de esto, tanto el cambio climático como los cambios de uso de suelo han tenido un fuerte impacto sobre estos biomas (Ellis 2011; Song et al. 2018), y se proyecta un escenario de mayor afectación a futuro (Epstein et al. 2002; Gibson and Newman 2019). Entre 2000 y 2010, el 49% de los pastizales y arbustales a nivel global se degradó como consecuencia de cambios en el clima y de los usos humanos (Gang et al. 2014), quedando muy poco en estado natural (Ellis 2011). Asimismo, las zonas de pastizales (en sentido amplio) son muy sensibles a la variabilidad climática; específicamente, su productividad es sensible a variabilidad en la temperatura del aire y disponibilidad de agua (Seddon et al. 2016). Más allá de los efectos individuales de los cambios en el uso del suelo y el cambio climático, si ambos efectos actúan simultáneamente pueden tener efectos sinérgicos e impactar de manera impredecible a los sistemas naturales (Mantyka-Pringle et al. 2012; IPBES 2018; Newbold 2018). A pesar de estas amenazas y de la importancia de estos biomas abiertos, éstos se encuentran subrepresentados en los estudios de restauración, por lo que resulta primordial realizar estudios en biomas abiertos tropicales y subtropicales (Silveira et al. 2020; Silveira et al. 2021). En este contexto, describir y comprender los factores que determinan las transiciones entre biomas abiertos y biomas de bosque en las regiones donde coexisten en el paisaje puede contribuir a gestionar mejor estos territorios y contribuir a conservar la biodiversidad y a apoyar la producción compatible con la conservación.

Los ecotonos, entendidos como las zonas de transición y tensión entre dos comunidades ecológicas (Peters et al. 2006; Kark 2013 (en nuestro caso, bioma de bosque-bioma abierto), se identificaron como zonas dinámicas y sensibles a los cambios ambientales. Por esto, los ecotonos se consideran de interés para comprender y monitorear la respuesta de la vegetación a los cambios ambientales, como también para detectar tempranamente cambios en la vegetación (Kark 2013; Lesica 2015). Además, la descripción de los patrones de cambios de la estructura de la vegetación en los límites entre biomas abiertos y biomas de bosque, y la relación de estos patrones con el fuego y la herbivoría se identificaron

como claves para detectar la existencia de estados alternativos de biomas (Pausa and Bond 2020).

Los Pastizales del Río de la Plata constituyen una de las regiones de pastizales templados subhúmedos más extensas del planeta, abarcando 70 millones de hectáreas distribuidas entre la zona centro-este de la Argentina, la zona sur de Brasil y todo Uruguay (Soriano 1991; Paruelo et al. 2007). Esta región presenta una matriz dominante de bioma de pastizal, pero también se observan otros biomas abiertos como arbustales y sabanas, y biomas de bosque, intercalados (Andrade et al. 2018; Oyarzabal et al. 2020). La mayor parte de estos biomas está bajo uso ganadero, que es una de las principales actividades económicas de la región (Modernel et al. 2016). A pesar de su contribución a la provisión de servicios ecosistémicos y a la conservación de la biodiversidad, sólo 2% de su superficie está bajo alguna forma de conservación institucional (IPBES 2018). Las principales amenazas para la conservación de los biomas abiertos de la región son su reemplazo por agricultura o por forestación con monocultivos de *Eucalyptus* spp. y de *Pinus* spp. (Overbeck et al. 2007; Baldi and Paruelo 2008; Graesser et al. 2015; Volante et al. 2015; Modernel et al. 2016; Baeza and Paruelo 2018, 2020). Se estima que la cobertura de los Pastizales del Río de la Plata disminuyó del 67.4% al 61.4% entre 1985 y 2004 (Baldi and Paruelo 2008). A las amenazas ya mencionadas para la región se le suman el sobrepastoreo, la intensificación de la producción ganadera, la invasión por especie exóticas y el avance de la vegetación leñosa (Overbeck et al. 2007; Guido et al. 2017; Modernel et al. 2016; Tiscornia et al. 2019).

En cuanto a la dinámica de los biomas abiertos y biomas de bosque para la región, estudios palinológicos del sur de Brasil indican que el clima es uno de los determinantes de los mosaicos de biomas abiertos y biomas de bosque. Entre la última glaciación y el Holoceno temprano, dominaban únicamente los biomas abiertos, mientras que a partir del Holoceno medio comenzaron a desarrollarse biomas de bosque, que coexisten hasta la actualidad con los biomas abiertos (Behling et al. 2005; 2007; Behling and Pillar 2007). Estos cambios de cobertura de biomas se relacionaron con cambios de climas fríos y secos o calientes y secos a climas más húmedos (Behling et al. 2005, 2007; Behling and Pillar 2007). El fuego y el pastoreo también pueden

influir en la dinámica de estos mosaicos de biomas. Investigaciones de campo en los Pastizales del Río de la Plata indican que exclusiones de fuego y pastoreo por largos períodos en biomas abiertos pueden repercutir en un avance de biomas de bosque (Oliveira and Pillar 2004; Rolhauser and Batista 2014; Brazeiro et al. 2018). Sin embargo, los tiempos en que puede hacer efecto esta exclusión no están necesariamente determinados. La diferencia en la composición de árboles y arbustos en gradientes de bioma de bosque-bioma no serían notorias en cortos períodos de uso de fuego (seis años de quemados *vs.* recientemente quemados) (Müller et al. 2012). Otro factor que puede influir en la dinámica de biomas abiertos-biomas de bosque es el tipo de bioma del que se parte en un sitio. En el sur de Brasil se encontró que biomas de pastizal o biomas de bosque pueden llegar a ser muy estables, y pueden no ocurrir cambios de la vegetación por largos períodos de tiempo aun cuando se remueva el fuego y el ganado (Oliveira and Pillar 2004). En cambio, para esos mismos períodos de exclusión de fuego y ganado se encontró que los biomas de pastizal con arbustos altos tendieron a ser sustituidos por bioma de bosque (Oliveira and Pillar 2004). La escala espacial también puede influir en los factores que determinan la dinámica de entre estos biomas. Una investigación a partir de sensores remotos indica que, para el sureste de Sudamérica, el ganado y el fuego influyen de forma negativa en la cobertura de biomas de bosque (Bernardi et al. 2016). En esa misma investigación se encontró que, teniendo en cuenta únicamente la región de Campo (parte de las subregiones de los Pastizales del Río de la Plata), la distancia a los cursos de agua es la principal determinante de la distribución de bosque (Bernardi et al. 2016). Esta evidencia indica que en la región de los Pastizales del Río de la Plata hay una combinación de factores que determinan los mosaicos biomas de bosque y biomas abiertos, que varía según la escala de tiempo y espacio evaluada.

Las precipitaciones medias anuales en Uruguay oscilan entre 1100 y 1600 mm. En este rango, para regiones con clima tropical y sub-tropical (incluyendo América del Sur) se identificó que coexisten tres biomas abiertos con poca o nula vegetación arbórea, biomas abiertos de tipo sabana (alrededor de 20% de cobertura arbórea) y biomas de bosque (Hirota et al. 2011; Staver et al. 2011). Se encontró que la precipitación es uno de los determinantes de los diferentes tipos de biomas (Hirota et al. 2011; Staver et al. 2011). Sin embargo, a

partir de 1000 mm de precipitación media anual pueden desarrollarse los tres biomas si los períodos secos son menores a 7 meses, ya que los períodos secos más largos limitarían el desarrollo de biomas de bosque (Staver et al. 2011). La ubicación de Uruguay en el clima donde pueden coexistir diferentes tipos de biomas, sin la presencia de un período seco que limite el desarrollo de bioma de bosque, lo hace un estudio de caso atractivo para profundizar el conocimiento sobre los procesos que determinan las transiciones entre biomas abiertos y biomas de bosque. En los últimos años ocurrió un gran avance en el conocimiento sobre la respuesta de diferentes biomas al manejo ganadero u otras variables en Uruguay, pero estos estudios se centran en un solo bioma (e.g., Altesor et al. 2019; López-Marisco et al. 2020) o en sectores homogéneos de diferentes biomas dentro de un gradiente más amplio (Gautreau and Lezama 2009), se basan en información obtenida por sensores remotos (e.g., Bernardi et al. 2016, 2019a; Gallego et al. 2020) o abordan áreas de estudio pequeñas y se contrastan solo dos sitios (i.e., ~100 ha) (Brazeiro et al. 2018). Por lo tanto, en Uruguay existe poca información y estudios de campo sobre la dinámica de transiciones entre biomas abiertos y biomas de bosque.

En este trabajo nos proponemos contribuir a mejorar la comprensión de la dinámica de las transiciones entre distintos estados de biomas, a partir del análisis de un caso de estudio en Uruguay, el Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos y Sierras del Yermal, Departamento de Treinta y Tres. En este paisaje se realizan diferentes manejos de ganaderos que podrían funcionar como experimentos oportunistas para comprender el rol del fuego y del ganado en las dinámicas de biomas de bosque y biomas abiertos (*sensu* Pausas and Bond 2020). Para nuestro análisis realizamos el trabajo de campo en ecotonos entre biomas de bosque-biomas abiertos. En nuestro caso, definimos operativamente ecotono como una zona de 200 m que atraviesa el bioma de bosque y el bioma abierto adyacente. Los biomas abiertos que abundan en la zona son pastizales o arbustales. Estos ecotonos pueden ser influenciados por los procesos y la composición de los biomas abiertos y de los biomas de bosque en esa zona de 200 m, así como por los manejos u otras variables que ocurran allí. El objetivo general de nuestro trabajo es identificar si existen diferentes tipos de ecotonos entre biomas de bosque y biomas abiertos en relación con su composición de especies leñosas, describirlos

y explorar su relación con el manejo ganadero y las condiciones ambientales en una región serrana típica de los Pastizales del Río de la Plata. Los objetivos específicos del trabajo son 1) explorar si se identifican diferentes tipos de ecotonos y explorar su relación con diferentes manejos ganaderos, 2) describir los tipos de ecotono en base a la composición de especies leñosas y a la cobertura del suelo (e.g., cobertura de herbáceas, suelo desnudo), 3) caracterizar los patrones de vegetación dominante (arbustiva, herbácea, boscosa) y la riqueza de especies leñosas a lo largo de un gradiente de distancia al bosque, y 4) identificar variables que se relacionan con la presencia de especies leñosas y con la variabilidad de la composición de especies leñosas dentro de los ecotonos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El trabajo se realizó en el Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos y Sierras del Yermal (32°54'50" S - 54°26'58" O), área del Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Uruguay, que cubre 19395 ha de área protegida y 22057 ha de área adyacente (Dinama-Mvotma 2019; Decreto 60/020 2020). Según la estación meteorológica más cercana (~35 km), la temperatura media mínima en la región es 6.4 °C y ocurre en los meses de junio y julio; la temperatura máxima media se da en enero y llega a 29.6 °C (InUMet 2020). La precipitación anual media acumulada es 1292 mm (media mensual entre 80 y 133 mm) (InUMet 2020). El Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos y Sierras del Yermal está localizado en la región de Sierras del Este del Sureste de Uruguay (Panario et al. 2015). El suelo pertenece a la asociación de grandes grupos *Dystrudepts and rock outcrops* (United States Department of Agriculture 1999; Durán et al. 1999). La vegetación se desarrolla sobre suelos rocosos, y el paisaje está compuesto por sierras y quebradas ubicadas entre 100 y 500 m s. n. m. Los biomas de bosque de esta zona pueden considerarse como bosque pampeano semi-deciduo *sensu* Oliveira-Filho et al. (2015), y los biomas de pastizal como pastizales ralos, pastizales densos y pastizales densos y altos (Lezama et al. 2019). En la zona también están presentes biomas de arbustal, llegándose a identificar arbustales dominados por *Myrceugenia euosma* (O. Berg) D. Legrand y por *Baccharis dracunculifolia* DC. (Gautreau and Lezama 2009). En base a una estimación

de coberturas del suelo a través de sensores remotos para una delimitación anterior del área protegida y su área adyacente, el pastizal cubre 49% del área; los arbustales, 31.6%; y los bosques, 4.4% (Gallego 2013).

Diseño de muestreo

Para abarcar variabilidad a escala del paisaje se seleccionaron 10 sitios correspondientes a zonas con bioma de bosque que limitaban con un bioma abierto (Figura 1, Material Suplementario-Tabla S1). Los sitios estaban asociados a cañadas permanentes en zonas altas, onduladas, y estuvieron distanciados entre sí entre 200 m y 2750 m. Los muestreos de campo se realizaron entre noviembre de 2016 y mayo de 2017. Los biomas abiertos adyacentes al bosque no tenían que ser necesariamente

iguales. El tipo de bioma abierto no fue una variable considerada para seleccionar dónde localizar los sitios de muestreo, sino que se consideró que los sitios presentarían diferentes manejos y que las condiciones entre los mismos fueran comparables (e.g., posibilidad de localizar la transectas sin pasar por otro curso de agua). Estos 10 sitios abarcaron cuatro tipos de manejo diferentes: E (exclusión del ganado y del fuego desde 1996 [3 sitios]), OF (alta carga de ganado, principalmente ovino, y uso frecuente de fuego o segadora chirquera o rotativa [3 sitios]), V (baja carga de ganado vacuno sin uso de segadora ni fuego [2 sitios]), y VF (baja carga de ganado vacuno con uso de segadora y fuego desde 2013 [1 sitio]) (Figura 1, Material Suplementario-Tabla S1). Estos sitios estaban distribuidos en tres campos: el predio municipal (sitios

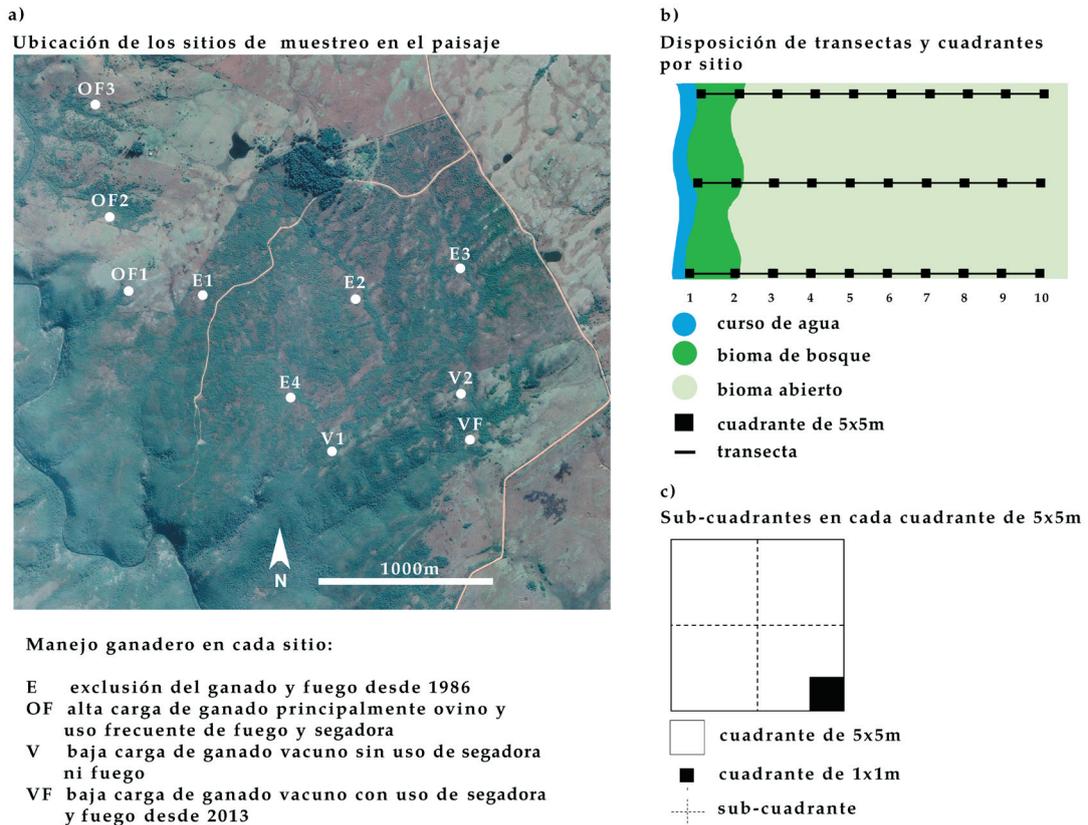


Figura 1. Diseño de muestreo de la vegetación. a) Sitios de muestreo indicando manejo ganadero. E) Exclusión del ganado y fuego desde 1986; OF) alta carga de ganado, principalmente ovino, y uso frecuente de fuego o segadora; V) baja carga de ganado vacuno, sin uso de segadora ni fuego; VF) baja carga de ganado vacuno, con uso de segadora o fuego desde 2003. b) Disposición de las transectas y cuadrantes de 5x5 m en cada sitio. La extensión del ecotono es meramente ilustrativa. Azul: curso de agua; verde oscuro: bioma de bosque; gris claro: bioma abierto; línea negra: transecta; cuadrado negro: cuadrante. c) Disposición de los sub-cuadrantes utilizados para registrar la cobertura y la identidad de los árboles y los arbustos. Cuadrante: cuadrante de 5x5 m; línea: sub-cuadrante.

Figure 1. Sampling design. a) Sampling sites indicating livestock management. E) Livestock exclusion; OF- Sheep rising, fire and rotary cutter; V- Cattle rising without fire or rotary cutter; VF- Cattle rising with fire or rotary cutter. b) Transect and 5x5 m quadrant location in each site. Blue: stream; dark green: forest biome; light green: open biome; black line: transect; black square: 5x5 m quadrant. c) Arrangement of sub-quadrants used to register tree and shrub identity and cover. Square: 5x5 m quadrant; dashed line: sub-quadrant.

E), un potrero del predio que forma parte de la Colonia Rubén Lena (Instituto Nacional de Colonización), actualmente gestionado por la Cooperativa Agraria Quebrada de los Cuervos (sitios V y VF), y un establecimiento privado que gestiona una familia (sitios OF). La información sobre los manejos históricos se obtuvo mediante consultas y bibliografía (Material Suplementario-Tabla S1) (Gallego et al. 2020). Se realizó una consulta presencial sobre los usos históricos de los campos a tres productores integrantes de la cooperativa y al director del área protegida, y una consulta telefónica a la propietaria del predio privado.

Para caracterizar la vegetación y tratar de abarcar un gradiente de condiciones entre bioma de bosque y bioma abierto, en cada sitio se localizaron 3 transectas paralelas de 200 m de largo, distanciadas entre sí 50 m. Cada transecta inició en el bioma bosque y atravesó el bioma abierto adyacente (Figura 1). En cada transecta se ubicaron 10 cuadrantes de 5x5 m para caracterizar la vegetación dominante y la comunidad leñosa (desde el cuadrante 1 a 10 de cada transecta, un total de 300 cuadrantes de cada tamaño). Dentro de cada uno de estos cuadrantes se ubicó un cuadrante de 1x1 m para registrar la cobertura del suelo. En cada transecta se localizó uno de los cuadrantes de 5x5 m hacia el interior del bioma bosque (cuadrante 1), tendiendo al borde del curso de agua; otro dentro del bosque pero tendiendo al borde del bioma bosque con el bioma abierto adyacente (cuadrante 2); y los restantes cuadrantes de forma equidistante en el bioma abierto (cuadrantes 3 a 10). Las transectas se emplearon como unidad de análisis de los ecotonos en el paisaje y los cuadrantes principalmente de la variabilidad en los sitios.

Vegetación dominante. Se clasificó la vegetación dominante de cada cuadrante de 5x5 m en herbácea, arbustiva o arbórea. Consideramos vegetación dominante i) herbácea, cuando los cuadrantes presentaron dominancia de gramíneas o graminoides y cobertura de especies leñosas menor al 25%; ii) arbustiva, cuando dominaban especies arbustivas y entre 25-75% de cobertura fue de arbustos y árboles; y iii) arbórea, cuando dominaban las especies arbóreas y la cobertura de copas fue continua o casi continua (75-100%). Consideramos las especies como árboles o arbustos según la clasificación de Haretche et al. (2012).

Comunidad leñosa. Para registrarla composición de la comunidad leñosa (árboles y arbustos) de las transectas se dividió cada cuadrante de 5x5 m en cuatro sub-cuadrantes y se registró la identidad y la cobertura de copas de las especies leñosas (Figura 1). Se estimó la cobertura de copas utilizando los rangos de porcentaje de cobertura de la escala de Braun Blanquet (<1%, 1-5%, 6-25%, 26-50%, 51-75%, 76-100%) (Newton 2007). Se utilizó la cobertura de copas dado que en los biomas abiertos abundaban los arbustos y esta metodología se adecuaba bien. Se registraron los arbustos mayores a 0.5 m de altura (Müller et al. 2012) y los árboles mayores a 1 m de altura. Se extrajeron muestras de los individuos que no se pudieron identificar en campo para reconocerlos en laboratorio.

Cobertura del suelo. Se obtuvieron los datos de la cobertura del suelo en los cuadrantes de 1x1 m. Se estimó visualmente la cobertura de vegetación herbácea viva, suelo desnudo y roca expuesta en base a los rangos de porcentaje de cobertura de la escala de Braun-Blanquet. Se dividió la vegetación herbácea en estratos según la altura: 1) ≤ 0.1 m, 2) 0.1 a 0.25 m, 3) 0.25 a 0.50 m, y 4) > 0.50 m.

Otras variables. Con el fin de explorar la influencia de otras variables además del manejo ganadero sobre la composición de especies leñosas de las transectas, en cada cuadrante de 5x5 m se registró la distancia al curso de agua y la altitud a través de GPS (Garmin eTrex-20). También se estimó la inclinación de la pendiente por medio de un clinómetro (SUUNTO MG-2C) y se clasificó en: 1) nula (entre 0 y 4°), 2) suave (entre 5° y 10°), 3) moderada (entre 11° y 20°), o 4) gran pendiente (mayor a 20°).

Análisis de datos

Se utilizó el software libre R versión 3.6.0 (R Core Team 2019), a través de RStudio para escritorio versión 1.1.463 (RStudio Team 2016). Para explorar si es posible identificar diferentes tipos de ecotonos en base a la composición de especies leñosas y su relación con diferentes manejos ganaderos se realizó un análisis de ordenación utilizando como base una matriz de presencia-ausencia de cada especie leñosa en cada transecta. Se calcularon las distancias entre transectas utilizando el coeficiente de disimilitud de Bray-Curtis, paquete *vegan*, función *vegdist* (Oksanen et al. 2019), y se aplicó el método de ordenación escalamiento

multidimensional no métrico (NMDS, paquete MASS, función isoMDS) (Venables and Ripley 2002). Para determinar la significancia de los agrupamientos de transectas identificados se realizó un análisis de varianza multivariado con permutaciones (PERMANOVA), usando las matrices de distancia y corriendo 999 permutaciones (función `adonis2`, paquete `vegan`). Al graficar se identificó cada transecta con su manejo (E, OF, V, VF) para explorar si los agrupamientos tenían relación con los manejos.

Para describir los tipos de ecotonos en el paso anterior se realizaron los análisis que se describen a continuación y se confeccionó una lista de especies registrada en cada tipo de ecotono. Se indicó si las especies eran nativas o exóticas invasoras, siguiendo la definición de IUCN (2000), o si eran especies prioritarias para la conservación a nivel nacional según Soutullo et al. (2013).

Clasificación de especies. Se caracterizó cada tipo de ecotono clasificando las especies según su cobertura promedio (Cob) y frecuencia de aparición en los sub-cuadrantes (FOc). Se calculó la Cob utilizando un valor de la cobertura en base a Braun-Blanquet 1946 (en van der Maarel 2007) por sub-cuadrante. Se calculó la FOc como el número sub-cuadrantes donde apareció cada especie sobre el número de sub-cuadrantes total del tipo de ecotono. Se construyó un diagrama de Olmstead-Tukey utilizando el logaritmo de los valores para visualizar la clasificación (Fisher 1983). Las especies se clasificaron en: i) dominantes (especies por encima de la mediana de $\log[\text{Cob}]$ y $\log[\text{FOc}]$), ii) frecuentes (especies por arriba de la mediana de $\log[\text{FOc}]$, pero debajo de la mediana del $\log[\text{Cob}]$), iii) ocasionales (especies por arriba de la mediana de $\log[\text{Cob}]$, pero debajo de la mediana del $\log[\text{FOc}]$), y iv) raras (especies por debajo de ambas medianas).

Especies indicadoras. Se exploró la existencia de especies leñosas indicadoras para cada tipo de ecotono, calculando el Valor Indicador (Indicator Value) (Dufrêne and Legendre 1997) en base a la cobertura de cada especie por sub-cuadrante. Se calculó la significancia estadística de la relación entre las especies y el tipo de ecotono realizando una prueba de permutación (en este caso 999 permutaciones, función `multipatt`, paquete `indicspecies`) (De Cáceres and Legendre 2009).

Cobertura del suelo. Se evaluaron las diferencias entre grupos de transectas para cada cobertura del suelo en los cuadrantes de 1x1 m mediante la prueba de Wilcoxon (función `wilcox.test`, paquete `stats`) (R Core Team 2019) utilizando un valor único por rango de cobertura en base a Braun-Blanquet 1946 (en van der Maarel 2007).

Para caracterizar los patrones de vegetación dominante y riqueza de especies leñosas a lo largo del gradiente de distancia al bioma bosque se realizaron los siguientes análisis.

Vegetación dominante. Para cada tipo de ecotono se caracterizó la vegetación dominante en relación al gradiente del ecotono explorando el porcentaje de cuadrantes de 5x5 m con vegetación arbustiva, herbácea o boscosa en cada posición de la transecta (el cuadrante 1 fue el más cercano al agua; el 10 fue el más lejano).

Riqueza de especies leñosas. Para cada tipo de ecotono se describió la riqueza y se graficó un boxplot de la misma en función de la posición de los cuadrantes de 5x5 m (función `boxplot`, paquete `graphics`) (R Core Team 2019).

Para identificar variables asociadas a la presencia de especies leñosas y a la variabilidad de la composición de especies leñosas dentro de los ecotonos se realizaron los siguientes análisis.

Leñosas en relación a variables. Se exploró la influencia de las variables ambientales, manejo ganadero y tipo de ecotono en la composición leñosa utilizando todos los cuadrantes de 5x5 m (sin diferenciar por grupo). Se utilizaron las variables distancia al curso, pendiente, orientación de la pendiente, rocosidad, manejo y tipo de ecotono. Se evaluó la correlación entre variables utilizando diferentes pruebas según el tipo de variable. Entre variables cuantitativas (altitud, distancia al curso, pendiente, rocosidad) o entre cuantitativas y ordinales (uso) se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson (*Pearson's product-moment correlation*, función `cor.test`, paquete `stats`) (Legendre and Legendre 2012), considerando relevantes las correlaciones mayores a 0.5. En el caso de las variables cualitativas, al compararlas con otras cualitativas, cuantitativas u ordinales se confeccionaron tablas de contingencia y luego se realizó la prueba χ^2 de Pearson (*Pearson chi-square statistic*, paquete `stats`) (Legendre and Legendre 2012). Se conformaron las tablas

de contingencia para comparar de a dos variables (*two-way contingency tables*, función *table*, paquete *base*).

Se exploró la relación entre la presencia-ausencia de leñosas en los cuadrantes de 5x5 m y las variables mediante un modelo lineal mixto generalizado (glmm) de la familia binomial para contemplar el anidamiento de los datos (Zuur et al. 2009). Se utilizaron las variables explicativas grupo, manejo, distancia al curso de agua, pendiente, rocosidad (seleccionadas por el paso anterior). Para la selección del modelo se siguieron los pasos propuestos por Zuur et al. (2009). Primero se seleccionó la estructura del efecto aleatorio. En este caso se partió del modelo que conceptualmente se entiende que daba cuenta del anidamiento sitio-transecta (Bates et al. 2015): (1 sitio) + (1 sitio:transecta). Dado esto, el paso 2, que refiere a contrastar efectos aleatorios, no se realizó. Luego se evaluó el mejor modelo que daba cuenta del efecto fijo partiendo del modelo. El modelo del que se partió fue: Presencia de leñosas~ grupo + uso + distancia al curso de agua + pendiente + rocosidad + (1 sitio) + (1 sitio:transecta); familia binomial. No se utilizaron las interacciones entre variables ya que no había suficientes datos. En cada paso se descartaron las variables que no aportaban a explicar el modelo de forma significativa ($P > 0.05$). Para esto se utilizó la función *lmer* del paquete *lmerTest* (Kuznetsova et al. 2017), que da cuenta de los P-valores de las variables explicativas. Para terminar de seleccionar cuál modelo era mejor se exploraron los residuos.

Se exploró cuáles variables influyen en la composición de leñosas de los cuadrantes de 5x5 m en donde éstas se encontraban presentes utilizando únicamente los cuadrantes que contenían al menos una especie de árbol o arbusto. Se partió de una matriz de datos del promedio del valor medio del rango de cobertura de cada especie de los cuatro sub-cuadrantes de un cuadrante de 5x5 m. Se calculó la distancia entre cuadrantes aplicando el índice de disimilitud de Bray-Curtis. Luego, se realizó un análisis de coordenadas principales (PCoA) (Legendre and Legendre 2012), paquete *ape*, función *pcoa* (Paradis and Schliep 2019). Se exploró si las variables seleccionadas (grupo, manejo, distancia al curso de agua, pendiente, rocosidad) explicaban la ordenación de los cuadrantes modelando los valores de cada cuadrante en los ejes 1, 2 y 3 del PCoA con glmm. Se eligieron estos ejes ya que fueron los que explicaron más varianza. Se aplicaron los

pasos sugeridos por Zuur et al. (2009) para la selección del modelo final de la posición del cuadrante en cada eje (función *lmer*, paquete *lmerTest*).

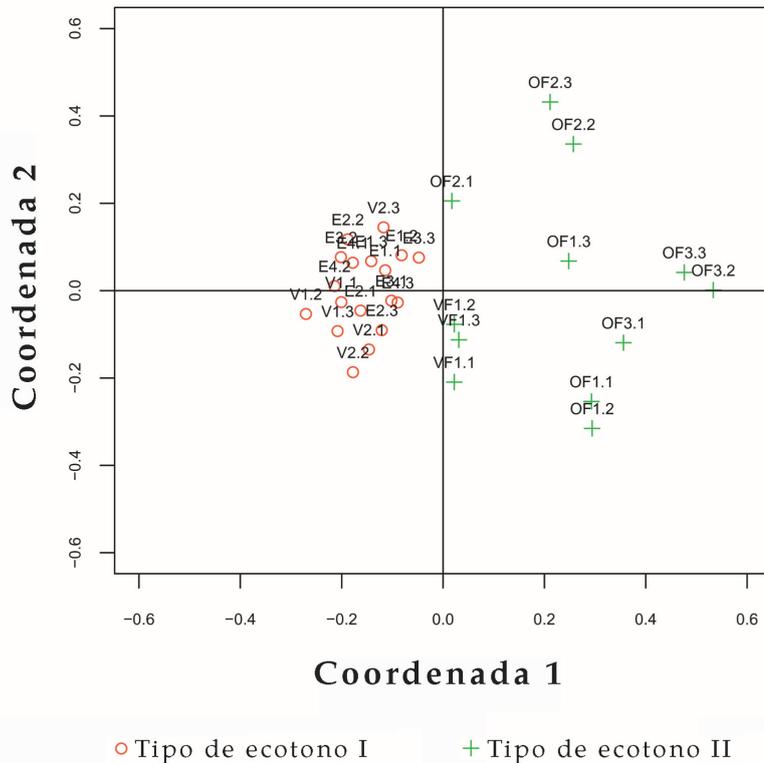
RESULTADOS

Tipos de ecotono

Según su composición de árboles y arbustos, las transectas se agruparon en dos grupos principales (estrés=17.71, PERMANOVA $P < 0.001$) (Figura 2). Esta división parece relacionarse con el manejo ganadero. Un grupo —que llamaremos Tipo de Ecotono I—, con las transectas del lado negativo de la coordenada del NMDS 1, pertenecientes a los sitios con exclusión del ganado y del fuego (E) y baja carga de ganado vacuno sin uso de segadora ni fuego (V). Otro grupo —que llamaremos Tipo de Ecotono II—, con las transectas ubicadas del lado positivo de la coordenada del NMDS 1, con los sitios con alta carga de ganado principalmente ovino y uso frecuente de fuego o segadora (OF) y baja carga de ganado vacuno con uso de segadora y fuego desde 2013 (VF). Asimismo, la posición de las transectas en relación con la coordenada NMDS 2 sugiere que hay variabilidad dentro de cada tipo de ecotono, teniendo el Tipo de Ecotono I menos variabilidad que el II. En el Tipo de Ecotono I hay una tendencia a que las transectas en exclusión del ganado y del fuego (E) estén en el lado positivo de la coordenada NMDS 2, y las de baja carga de ganado vacuno sin uso de segadora ni fuego (V) del lado negativo. En el Tipo de Ecotono II, las transectas se encuentran más dispersas en relación con la coordenada NMDS 2 y se observa cercanía entre transectas de un mismo sitio.

Caracterización de los tipos de ecotono

En total se registraron 69 especies leñosas (Material Suplementario-Tabla S2). Las familias con mayor cantidad de especies fueron Asteraceae (15 especies) y Myrtaceae (9 especies). Se registraron 4 especies prioritarias para la conservación a nivel nacional, y una exótica invasora de pastizal. Al analizar por tipo de ecotono se registraron 62 y 51 en el tipo I y en el II, respectivamente. El Tipo de Ecotono I y el II presentaron 18 y 7 especies exclusivas, respectivamente. De las 18 especies exclusivas del Tipo de Ecotono I se encontraron 2 prioritarias, una de interés paisajístico una palmera nativa (*Arecastrum romanzoffianum*) y un pino exótico (*Pinus elliottii*).



Manejo ganadero de en cada transecta:

E exclusión del ganado y fuego desde 1986

OF alta carga de ganado principalmente ovino y uso frecuente de fuego y segadora

V baja carga de ganado vacuno sin uso de segadora ni fuego

VF baja carga de ganado vacuno con uso de segadora y fuego desde 2013

Figura 2. Análisis de ordenación (escalamiento multidimensional no métrico) de las transectas basado en las diferencias en la composición de especies leñosas (matriz de presencia-ausencia, coeficiente de disimilitud de Bray-Curtis) por transecta. Se identificaron dos grupos de transectas, correspondientes a tipos de ecotonos: círculos rojos (Tipo de Ecotono I) y cruces verdes (Tipo de Ecotono II). Las letras y números antes de la puntuación indican el sitio (que se corresponde con un manejo ganadero) y número de sitio, y el número después de la puntuación indica el número de transecta (tres por sitio). E) Exclusión del ganado y fuego desde 1986; OF) alta carga de ganado, principalmente ovino, y uso frecuente de fuego o segadora; V) baja carga de ganado vacuno, sin uso de segadora ni de fuego; VF) baja carga de ganado vacuno, con uso de segadora o fuego desde 2003.

Figure 2. Non-metric multidimensional scaling ordination of transects based on differences in woody composition (presence-absence species matrix, Bray-Curtis dissimilarity coefficient). Two groups of transects were identified and correspond to two types of ecotones: red circle (Ecotone Type I) and green cross (Ecotone Type II). The letters and number before the dot indicate the site (and livestock management type) and the number after the dot indicate the transect number (three per site). E) Livestock and fire exclusion since 1996; OF) sheep rising, fire and rotary cutter; V) cattle raising, without fire or rotary cutter; VF) cattle raising, with fire or rotary cutter.

En cuanto a la clasificación de especies, en el Tipo de Ecotono I, 30 especies se clasificaron como dominantes, una como frecuente, una como ocasionales y 30 como raras (Tabla 1, Material Suplementario-Tabla S3). En el Tipo de Ecotono II, 24 especies se clasificaron como dominantes, dos como frecuentes, cuatro como ocasionales y 21 como raras (Tabla 1). Algunas especies se destacaron con los mayores valores de dominantes en ambos grupos: *Dodonaea viscosa*, *Daphnopsis racemosa*, *Lithraea brasiliensis* (Material Suplementario-Tabla S3). Sin embargo, los tipos de ecotonos se diferenciaron principalmente en especies que

fueron clasificadas como dominantes en un grupo y raras o no fueron registradas en el otro grupo (Tabla 1). Por otro lado, se identificaron 19 especies indicadoras para para el Tipo de Ecotono I y 9 para el tipo II (Tabla 1, Material Suplementario-Tabla S4).

Los tipos de ecotono se diferenciaron significativamente en la cobertura de los primeros tres estratos de vegetación herbácea y en el porcentaje de suelo desnudo ($P < 0.05$), pero no se diferenciaron en el estrato más alto de vegetación herbácea (≥ 0.5 m) ni en la rocosidad ($P > 0.05$). El Tipo de Ecotono I

Tabla 1. Comparación de la clasificación de especies para los tipos de ecotono I y II. Las especies subrayadas indican especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Con superíndice se destacan aquellas especies que se destacaron por su valor de dominancia o en el Tipo I (*) o en el II (**) o en ambos grupos (***), y las especies indicadoras para el Tipo I (TI) y el Tipo II (TII).

Table 1. Comparison of species classification between ecotone types I and II. The underlined species indicate priority species for conservation in Uruguay. The superscripts highlights those species that stood out for their dominance value either in Group I (*) or in Group II (**) or in both groups (***), and the indicator species for Group I (GI) and Group II (GII).

		Tipo de Ecotono II				
		Dominante	Frecuente	Ocasional	Rara	No registrada
Tipo de Ecotono I	Dominante	<u>A. buniifolius</u> ^{***} , <u>A. edulis</u> , <u>B. salicifolius</u> ^{***} , <u>B. racemosa</u> ^{** TII} , <u>D. racemosa</u> ^{***} , <u>D. viscosa</u> ^{***} , <u>E. bifida</u> ^{GI} , <u>E. serratum</u> ^{* TI} , <u>E. uniflora</u> , <u>L. brasiliensis</u> [*] , <u>M. cisplatensis</u> ^{TI} , <u>M. coriacea</u> [*] , <u>M. euosma</u> ^{***} , <u>M. glaucescens</u> ^{***} , <u>S. commersoniana</u> ^{TI}		<u>M. laetevirens</u> ^{GI}	<u>B. aliena</u> , <u>B.</u> <u>dracuncunifolia</u> ^{TI} , <u>C. cistifolia</u> ^{TI} , <u>E. microphyllum</u> ^{TI} , <u>M. cruciflora</u> ^{TI} , <u>M. parvula</u> ^{TI} , <u>Mimosa sp.</u> ^{* TI}	<u>A.</u> <u>romanzoffianum</u> ^I , <u>B. cognata</u> ^{TI} , <u>B. cultrata</u> ^{TI} , <u>B. microdonta</u> ^{TI} , <u>B. aff. rufescens</u> ^{TI} , <u>C. parvifolius</u> ^{* TI} , <u>M. cassineformis</u> ^{TI}
	Frecuente				<u>P. ellioti</u> ^{TI}	
	Ocasional			<u>T. acutifolius</u>	<u>S. glandulosum</u>	<u>Trixis praestans</u> ^{TII}
	Rara	<u>M. atropurpureum</u> , <u>S. brasiliensis</u> ^{TII} , <u>S. buxifolia</u> ^{TII} , <u>S. leprosus</u> ^{** TII} , <u>X. tweediana</u> ^{TII} , <u>Zhantoxylum sp.</u>	<u>A.</u> <u>chamaedryfolia</u> , <u>A. gratissima</u>		<u>A. uruguayensis</u> , <u>B. laurina</u> , <u>C. montevidense</u> , <u>G. polymorpha</u> , <u>Heimia sp.</u> , <u>Lantana sp.</u> , <u>M. ilicifolia</u> , <u>M. ramulosa</u> , <u>P. subcoriacea</u> , <u>S. engleri</u> , <u>S. longifolia</u> ,	<u>A. sellowiana</u> , <u>C. hidmannianus</u> , <u>Cestrum sp.</u> , <u>C. paradoxa</u> , <u>L. montevidensis</u> , <u>M. bifurca</u> , <u>Psidium sp.</u> , <u>Solanum sp.</u> , <u>V. megapotamica</u>
No registrada	<u>B. articulata</u> ^{TII} , <u>Baccharis sp.</u> ^{TII} , <u>S. weinmanniifolia</u> ^{** TII}			<u>B. tridentata</u> , <u>C. iguanaea</u> , <u>G. uruguayensis</u> , <u>S. bonariensis</u>		

presentó mayor cobertura de estrato herbáceo de una altura intermedia (0.25-0.5 m). El Tipo de Ecotono II tuvo mayor cobertura del estrato herbáceo bajo (0.1-0.25 m) a muy bajo (≤ 0.1 m). El Tipo de Ecotono II presentó un mayor porcentaje de suelo desnudo en comparación con el tipo I ($P < 0.05$).

Caracterización del gradiente dentro de los tipos de ecotono

Entre los cuadrantes 3 (el siguiente fuera del borde del bosque) a 5 del Tipo de Ecotono

I, la vegetación dominante estuvo casi equitativamente repartida entre dominada por vegetación herbácea y por arbustiva. Luego, dominó la vegetación arbustiva e, inclusive, aparecieron algunos cuadrantes en los que dominó la vegetación arbórea (6 a 8, alejados del bosque). En las transectas del Tipo de Ecotono II dominó notoriamente la vegetación herbácea a partir del cuadrante 3 (Figura 3).

La mediana de la riqueza de especies por cuadrante del Tipo de Ecotono I fue ~11

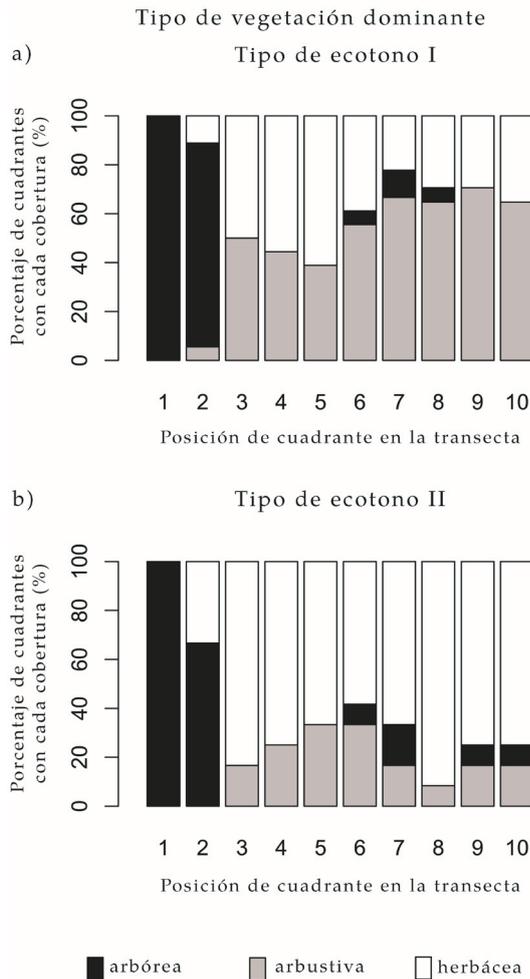


Figura 3. Para cada tipo de ecotono se muestra el porcentaje de cuadrantes de 5x5 m en cada posición de la transecta con cada tipo de vegetación dominante para el tipo de ecotono a) I y b) II. Se clasificó la vegetación dominante de cada cuadrante de 5x5 m en: i) herbácea, cuando los cuadrantes presentaron dominancia de gramíneas o graminoides y cobertura de especies leñosas menor al 25%; ii) arbustiva, cuando dominaban especies arbustivas y entre 25-75% de cobertura fue de arbustos y árboles; y iii) arbórea, cuando dominaban las especies arbóreas y la cobertura de copas fue continua o casi continua (75-100%). Consideramos las especies como árboles o arbustos, según la clasificación de Haretche et al. (2012).

Figure 3. For each ecotone type, the percentage of 5x5 m quadrats in each transect position with each dominant vegetation type is shown for transect group a) I and b) II. The dominant vegetation of each 5x5 m quadrat was classified as: i) herbaceous, when the quadrats presented dominance of grasses and/or graminoids and woody species cover less than 25%; ii) shrub, when shrub species dominated and between 25-75% of cover was shrubs and trees; and iii) arboreal, when tree species dominated and canopy cover was continuous or nearly continuous (75-100%). We considered species as trees or shrubs, according to the classification of Haretche et al. (2012).

especies para los primeros dos cuadrantes dentro del bosque (Figura 4). La mediana de la riqueza del cuadrante del Tipo de Ecotono II fue ~12 especies, y disminuyó a siete en el cuadrante 2 (Figura 4). En ambos grupos, la riqueza de especies disminuyó en función de la distancia al bosque. El Tipo de Ecotono I mantuvo la mediana de la riqueza entre cuatro y cinco especies hasta el final de la transecta, mientras que el tipo II tuvo una mediana de entre cero y uno a partir del sexto cuadrante.

Presencia de especies leñosas y variabilidad en su composición

Todas las variables se incluyeron en la evaluación de modelos (Material Suplementario-Tabla S5). El modelo que mejor ajustó la presencia de leñosas por cuadrante fue el que incluyó distancia al curso y manejo (Material Suplementario-Tabla S6). La presencia de leñosas se relacionó de forma negativa con la distancia al curso ($P < 0.01$) y con el manejo de alta carga de ganado —principalmente ovino— y el uso frecuente de fuego o segadora (OF) ($P < 0.01$; E, V y VF no se diferencian entre sí, $P > 0.1$) (Material Suplementario-Tabla S6). Para el análisis de la composición de leñosas en función del cuadrante se descartaron 40 cuadrantes de los 300 totales por no tener presencia de especies leñosas (un cuadrante de la exclusión del ganado y del fuego [E], uno del manejo baja carga de ganado vacuno sin uso de segadora ni fuego [V] y 38 del manejo con alta carga de ganado principalmente ovino y uso frecuente de fuego o segadora [OF]). Estos 38 cuadrantes correspondieron al 42% de los cuadrantes en manejo OF (38 de 90 cuadrantes). Los primeros tres ejes del análisis multivariado explicaron el 35% de la varianza (16%, 11% y 8% respectivamente), el resto de los ejes explica menos del 5% de la varianza cada uno. Los modelos sin interacción y con distancia al curso ($P < 0.01$) y rocosidad ($P < 0.01$) fueron los que explicaron mejor la distribución de los cuadrantes en el eje 1 (Material Suplementario-Tabla S6). Las variables distancia al curso ($P < 0.01$) y pendiente ($P < 0.01$) fueron las que explicaron mejor la posición de los cuadrantes en el eje 2 (Material Suplementario-Tabla S6). El modelo que considera distancia al curso ($P < 0.01$), rocosidad ($P < 0.01$) y manejo ($P < 0.01$) fue el que mejor ajustó al eje 3 (Material Suplementario-Tabla S6).

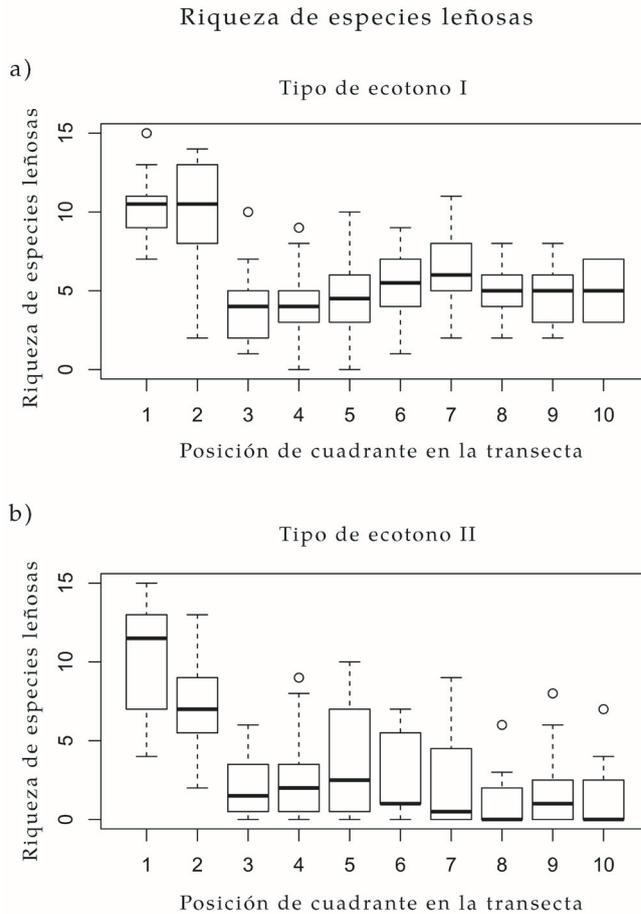


Figura 4. Diagrama de cajas y bigotes de la riqueza de especies leñosas por cuadrante para cada tipo de ecotono según la posición de los cuadrantes. a) Tipo de Ecotono I; b) Tipo de Ecotono II. Los círculos indican valores atípicos; el bigote superior e inferior, los valores máximos y mínimos de riqueza, sin tener en cuenta los valores atípicos, respectivamente; los límites superiores e inferiores de la caja indican el inicio del primer cuartil y el final del tercer cuartil; la caja representa el 50% de los datos; la línea gruesa dentro de la caja representa la mediana.

Figure 4. Boxplot of woody species richness per quadrant sorted by quadrant position. a) Ecotone Type I. b) Ecotone Type II. The circles indicate outliers; the upper and lower whiskers indicate the maximum and minimum value of richness excluding outliers respectively; the upper and lower limits of the box indicate the beginning of the first quartile and the end of the third quartile; the box represents 50% of the data; the thick line inside the box represents the median.

DISCUSIÓN

A partir de los datos de estructura de la vegetación y composición de leñosas analizados identificamos dos tipos de ecotonos entre biomas de bosque y biomas abiertos en el Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos y Sierras del Yerbal: el tipo I, que denominaremos dominado por arbustos, y el tipo II, que denominaremos dominado por herbáceas. Los resultados sugieren que el ganado y el uso de fuego o segadora son los principales determinantes de la composición leñosa y la estructura de la vegetación en estos ecotonos. Esto coincide con lo propuesto por el marco de Estados Alternativos de Biomas. En particular, la interacción ganado, tipo de ganado y fuego o segadora parece ser la clave en determinar el tipo de ecotono que se desarrolla. Ambos ecotonos tienen especies leñosas en común, pero se diferencian en otro grupo de especies leñosas, así como en la superficie de suelo desnudo y algunos estratos herbáceos. El cambio de estructura y composición de especies leñosas entre

ecosistemas fue esencialmente abrupto tanto en términos de la estructura de la vegetación como en la riqueza de especies leñosas, lo que coincide con lo propuesto por el marco de Estados Alternativos de Biomas. Pero, más allá de la remoción de la vegetación, la composición de leñosas también interactuó con factores más locales, como la rocosidad y la distancia al curso de agua, lo que sugiere que variables ambientales a nivel de sitio estarían actuando en forma sinérgica con los efectos del fuego, chiquera o herbivoría, para determinar la composición de la vegetación leñosa.

De manera preliminar podemos asociar los dos tipos de ecotonos a diferentes prácticas de manejo ganadero. El tipo de ecotono dominado por arbustos estuvo asociado a la exclusión del ganado y a la ganadería vacuna con baja carga, sin uso de fuego o segadora. El dominado por herbáceas estuvo asociado a la baja carga vacuna con uso del fuego y segadora, y a la alta carga ovina con uso de fuego o segadora. Esta división parece ser suficientemente robusta, ya

que a pesar de que podría ponerse en duda por tener un valor de estrés cercano a 0.20 (Clarke 1993), contó con el apoyo de un buen valor de significancia del PERMANOVA. La remoción de la vegetación y particularmente el fuego parecen ser determinantes fuertes en estos tipos de ecotonos, ya que, por ejemplo, las transectas con ganadería vacuna se clasifican en uno u otro grupo según la presencia de fuego. Sin embargo, esto no es concluyente, ya que no contamos con muestreos en situaciones de ganadería ovina sin fuego o exclusión al ganando con fuego.

El rol de la remoción de la vegetación como controlador de la vegetación leñosa coincide con investigaciones en la región de los Pastizales del Río de la Plata. Estas investigaciones muestran que sitios con un tiempo prolongado sin fuego pueden favorecer el crecimiento de leñosas (Pillar and Quadros 1997), sobre todo, la combinación de excluir tanto ganado como fuego (Oliveira and Pillar 2004; Schinestsck et al. 2019; Gallego et al. 2020). Sería interesante explorar el efecto diferencial del fuego en las especies, principalmente relacionado a sus estrategias de germinación, regeneración y establecimiento (e.g., Müller et al. 2007; López-Márisco et al. 2019; Cuello et al. 2020). Un antecedente es una investigación en el área protegida que evalúa la capacidad de regeneración de semillas de *A. buniifolium* sometidas a condiciones de laboratorio que simulan el efecto del fuego. En ese trabajo se encontró que sólo las semillas expuestas a 100 °C de temperatura veían afectada negativamente su regeneración (López-Márisco et al. 2019). En cambio, al evaluar cómo el fuego afecta la capacidad de regeneración del banco de semillas se encontró que la quema puede aumentar la riqueza y la densidad de monocotiledóneas y de dicotiledóneas. Sin embargo, con bajo N, la respuesta de especies arbustivas fue variada; por ejemplo, *Radlkoferotoma cistifolium* no regeneró en el sitio con fuego y *Acanthostyles buniifolium* resultó favorecida (Cuello et al. 2020).

En relación con el ganado, los resultados son consistentes con trabajos de la región en los que se registró que la exclusión del ganado puede repercutir en el crecimiento de arbustales en zonas de pastizales con exclusión ganadera (Altesor et al. 2006; Lezama et al. 2014). Aunque en menor medida, en nuestro trabajo fuera del bosque también registramos árboles o cuadrantes con vegetación dominada por árboles. Estos resultados apoyan otras

investigaciones en las que se registró el aumento de la regeneración en el bosque nativo bajo el bosque (Etchebarne and Brazeiro 2016) o en la expansión de la vegetación leñosa en el borde de los bosques (Rolhauser and Batista 2014; Brazeiro et al. 2018). Además, es coherente con el aumento de bosque nativo registrado en regiones donde bajó la densidad de ganado (Bernardi et al. 2019a) o los mecanismos a través de los cuales el pastoreo puede repercutir en la estructura de la vegetación (Lezama and Paruelo 2016). No encontramos investigaciones de campo que evalúen los efectos de diferentes combinaciones de manejo de ganado (e.g., tipo, presencia, carga) y fuego en los cambios de vegetación de bosque a pastizal o arbustal. Sin embargo, se espera que estas combinaciones puedan afectar la vegetación. Por ejemplo, un aumento en la densidad de ganado podría afectar negativamente la capacidad de ocurrencia de fuegos al disminuir la vegetación que serviría como combustible (Pillar and Quadros 1997; Bernardi et al. 2019b; aunque ver Behling et al. 2007).

Algunas de especies dominantes en común a ambos tipos de ecotonos coinciden con registros en otros biomas abiertos en trabajos regionales (Behling et al. 2007; Overbeck and Pfoadenhauer 2007; Gautreau and Lezama 2009; Müller et al. 2012; Brazeiro et al. 2018). Esto sugeriría la influencia de un patrón de distribución de especies regional. Asimismo, sugiere que estas especies serían importantes por su dominancia para los biomas y, por lo tanto, quizá para los procesos que ocurren en los ecotonos o en procesos de transición de vegetación. Ejemplos de estas especies son los arbustos *Dodonaea viscosa*, *Daphnopsis racemosa*, *A. buniifolius*, *Myrceugenia euosma* y los árboles *Lithraea brasiliensis*, *Blepharocalyx salicifolius*, *Eugenia uruguayensis* o *Myrsine coriácea*. Por otro lado, la diferencia en composición entre ecotonos encontrada podría estar reflejando la respuesta de las especies a la presión ganadera o la adaptación de las especies a ambientes abiertos. El ecotono dominado por arbustos presentó algunas especies únicas, como los arbustos *Baccharis cultrata*, *Baccharis cognata*, *Baccharis microdonta* y *Monteverdia cassineiformis*. Dados los resultados obtenidos, se podría inferir que la baja remoción de la vegetación podría favorecer a estas especies. Por ejemplo, en otros estudios en la región se asoció también la presencia de algunas especies como *Baccharis dracunculifolia* con la ausencia de fuego (Overbeck and Pfoadenhauer 2007; Müller et al. 2007; López-Márisco et al. 2020)

y la exclusión de ganado (Altesor et al. 2006). En cambio, las especies leñosas que dominaron en el ecotono dominado por herbáceas y que no se registraron en el otro tipo de ecotono probablemente tengan rasgos que las hagan resistentes a la alta presión de remoción de la vegetación (e.g., fuego, alta carga de ganado), al tipo de ganado, o se vean favorecidas por las condiciones ambientales (e.g., vegetación herbácea rala). La diferenciación de estos ecotonos también se dio en estructura de la cobertura del suelo. La mayor cobertura de herbáceas de baja altura y de suelo desnudo en el ecotono dominado por herbáceas podría ser indicadora de mayor presión ganadera (Rodríguez et al. 2003; Altesor et al. 2005; Mesa de Ganadería Sobre Campo Natural 2016). Esto podría afectar la disponibilidad de forraje en diferentes épocas, la infiltración de agua y resistencia a las sequías o la protección frente a la erosión (Martínez and Pereira 2011; Lapetina 2012).

En ambos tipos de ecotono se observó una variabilidad en la composición dentro de cada grupo (reflejada en la posición de transectas en el NMDS). En el ecotono dominado por herbáceas se observó una variabilidad mayor. Sería interesante comprender qué explica esta variabilidad en este grupo. Según lo registrado en campo, en los ecotonos dominados por herbáceas, las transectas posicionadas en el lado positivo de la coordenada NMDS 2 tienen menor cantidad de especies arbustivas. Sin embargo, dentro de este grupo, las transectas ubicadas en el lado negativo de esta coordenada están enriquecidas con algunas especies arbustivas de biomas abiertos. Las diferencias ambientales o la variabilidad en los manejos podrían estar repercutiendo en esta diferenciación (e.g., tiempo desde el último fuego, carga histórica del potrero). Otro efecto que no podemos descartar es que el tipo de ganado influya en la composición de leñosas. Las transectas con ganado vacuno y fuego se encontraron cercanas en la agrupación y diferenciadas de las transectas con ganado ovino y fuego o segadora. En esta línea, trabajos anteriores detectaron que los ovinos y los vacunos presentan diferencias en su dieta y selectividad, asociadas en algún caso a la densidad de ganado (Hofmann 1989; Prache et al. 1998; Celaya et al. 2007; Lezama and Puelo 2016). Esto sugiere que el ganado ovino tendría un efecto más fuerte en controlar el desarrollo de vegetación leñosa.

Los ecotonos tienen una composición diferente al bioma bosque, y en el caso de

los ecotonos dominados por arbustos, se diferencia también de los pastizales (Material Suplementario-Tabla S2). En el caso del ecotono dominado por arbustos, a medida que aumenta la distancia al bosque parece ocurrir recambio hacia especies más características de arbustal, con especies de *Baccharis*, y otras que serían intolerantes a la sombra. En el ecotono dominado por herbáceas parece ocurrir principalmente una pérdida de especies leñosas. Cada tipo de ecotono parece tener una dimensión espacial diferente, siendo más ancho el ecotono dominado por arbustos, ocurriendo en cambio una rápida sustitución en el espacio de bosque por pastizal en el otro tipo de ecotono. Algunas de las especies registradas sólo fuera del bosque —probablemente intolerantes a la sombra— fueron *Schinus engleri* y *Aloysia gratissima* en ambos tipos de ecotonos, *Baccharis tridentata* en el ecotono dominado por arbustos y *Baccharis articulata* en el ecotono dominado por herbáceas. Algunas especies no se registraron fuera del bosque, lo que parece indicar que se ven favorecidas por el crecimiento bajo el dosel del bosque (e.g., *Gochnatia polymorpha* subsp. *ceanothifolia*, *Calyptanthes concinna*).

La distancia al curso, rocosidad, pendiente y manejo son otras variables que influyen en la composición y, por lo tanto, podrían relacionarse también con la riqueza de especies leñosas. Esto coincide con patrones encontrados en la región sobre distancia al curso y rocosidad (Carlucci et al. 2011; Müller et al. 2012; Bernardi et al. 2016). En parte, estos patrones podrían asociarse a que la vegetación leñosa responde a cambios ambientales asociados a esas variables como la disminución de la humedad al alejarse del curso, el distanciamiento de la fuente de propágulos, los cambios en la materia orgánica del suelo u otros compuestos o propiedades del suelo (Watt 1947; Lloyd et al. 2000; Peters et al. 2006). En las sierras de Uruguay se registró a escala de paisaje un cambio a nivel de comunidades vegetales (homogéneas) y de dominancia de especies arbóreas y arbustivas asociado a la profundidad del suelo (Gautreau and Lezama 2009). Sin embargo, en el sur de Brasil, aunque se registró una relación entre la composición de leñosas y la distancia al curso, no se encontró relación entre la condición del suelo y su profundidad en relación a la expansión del bioma de bosque sobre el bioma abierto adyacente (Müller et al. 2012), y se propuso que esto quizá se deba a la distancia al borde del bosque o a la presencia de rocas (Carlucci et al. 2011). Por otro lado, se han

encontrado patrones globales que indican que el patrón de enraizamiento de las plantas está determinado en gran medida por la topografía y la hidrología del paisaje (Fan et al. 2017). El patrón de cambio de la vegetación que se registró en este estudio es consistente con lo encontrado en Fan et al. (2017). Por lo tanto, nuestros resultados apoyan que, además de controladores como los herbívoros domésticos, el fuego y la segadora, también operan otras variables locales como determinantes de la vegetación que se puede desarrollar o no en un sitio.

Ambos tipos de ecotonos tendrían similitudes con dos estados de un modelo de estados y transiciones de bioma pastizal a bioma bosque reconocidos por Gallego et al. (2020) a partir de sensores remotos: el ecotono dominado por arbustos podría tener semejanzas con el estado Pastizales Altos y Arbustales, y el dominado por herbáceas con el estado Pastizales Ralos. Los resultados obtenidos en nuestro trabajo son consistentes con la hipótesis propuesta por Gallego et al. (2020) (pasaje de pastizal a bosque), ya que quizás no pasó el tiempo suficiente para que se continúe desarrollando la cobertura boscosa. Por ejemplo, un estudio de cambios de la cobertura vegetal en el sur de Brasil registró poco cambio de cobertura de pastizal a bosque en casi 25 años, aunque en ese tiempo sí cambió a bosque gran parte de la cobertura de pastizal con arbustos (Oliveira and Pillar 2004). Si el arbustal no fuera un estado estable y no hubiera limitantes abióticas, y si se evitan los controladores como el fuego o ganado doméstico, podría ocurrir que este arbustal se transforme en un bosque. Sin embargo, en el marco de la teoría de Estados Alternativos de Biomas, y en coherencia con la evidencia palinológica de la región, los biomas abiertos podrían considerarse anacronismos paisajísticos de un sistema natural anterior (Behling et al. 2005; 2007; Behling and Pillar 2007; Bond 2019; Pausas and Bond 2020). Incluso, se podría considerar que los ecotonos dominados por arbustos aquí descritos son un estado final (en cuanto a cobertura). Es decir, no son un paso para llegar a bosque, dado que la comunidad que se desarrolla fuera del bosque tiene su propia composición diferente al bosque y que hay límites abruptos entre biomas de bosque y biomas abiertos (Pausas and Bond 2020). Esto podría reforzarse con que la observación de que cobertura boscosa fue registrada sólo como pequeños parches de bosques aislados durante la transecta en sitios que llevaban

hasta 20 años sin remoción de la vegetación. También se apoya con la observación de que la composición de la vegetación está ligada a otras variables ambientales además de los manejos. En este trabajo, hasta el sitio sin ganado ni fuego parece estabilizarse en una vegetación arbustiva. Esto podría explicarse porque: i) la vegetación arbustiva o de pastizal podrían tener mecanismos para auto-perpetuarse en el tiempo (e.g., Murphy and Bowman 2012; Holmgren et al. 2015; Pausas and Bond 2020), o ii) podrían existir limitantes ambientales para el desarrollo de la vegetación arbórea en estos sitios (e.g., capacidad de retención de agua del suelo, profundidad de la capa freática, profundidad del suelo) (Pillar and Quadros 1997; Leite et al. 2018; Bond 2019). En el último caso, además de los mecanismos propuestos en la teoría de Estados Alternativos de Biomas, estaría actuando otras limitantes. Dilucidar cuál de estas posibilidades es más plausible requeriría seguimientos de la cobertura vegetal en períodos más largos de tiempo, así como medición de otros factores ambientales o manipulación de los mismos (e.g., análisis de imágenes satelitales que permitan reconstruir desde el inicio de la exclusión, parcelas permanentes, mediciones de agua subterránea, textura del suelo).

Consideraciones finales

En general, este estudio brinda evidencia de campo que contribuye a la discusión de la teoría de Estados Alternativos de Biomas (Pausas and Bond 2020), en particular, aplicada a los Pastizales del Río de la Plata. El abordaje utilizado, a través de experimentos oportunistas, datos con diversos manejos y descripción de los patrones de la vegetación tomando como unidad las transectas, pero incluyendo la variabilidad en las mismas, permitió generar insumos para discutir esta teoría y analizar los mecanismos detrás de la vegetación que se desarrolla. La remoción de la vegetación sería clave, como lo propuesto por el modelo, pero también existen factores locales (distancia al curso, rocosidad) que interactúan con el tipo de vegetación que se desarrolla.

Los resultados de este trabajo son consistentes con evidencia encontrada en la región sobre la relación entre el pastoreo, el fuego y la vegetación leñosa (Oliveira and Pillar 2004; Overbeck and Pfadenhauer 2007; Altesor et al. 2006; Müller et al. 2012; Lezama et al. 2014; Rolhauser and Batista 2014; Bernardi

et al. 2016; Etchebarne and Brazeiro 2016; Lezama and Paruelo 2016; Brazeiro et al. 2018; Schinestsck et al. 2019; Gallego et al. 2020). En esos trabajos se observó una relación negativa entre la vegetación leñosa y la remoción de la vegetación, sea por segadora, fuego, o ganado. En el presente estudio, los sitios presentaron prácticas de manejo ganadero mezcladas, como el uso de segadora o fuego con diferente frecuencia, alcance e intensidad, así como de tipos de herbívoros y cargas ganaderas. Sería interesante explorar cómo estas variables pueden influir en estos tipos de ecotonos, y el efecto diferencial que podrían tener los ovinos con respecto a los vacunos. De este modo se podría profundizar en cómo contribuir a mantener diferentes comunidades de biomas abiertos. Por otro lado, en este trabajo no se contempló la composición de la comunidad herbácea, por lo que sería interesante profundizar qué ocurre con esta en los ecotonos y qué impactos tienen los manejos en estas especies, ya que en lugares de pastizal se han visto repercusiones de los manejos, la arbustización o invasión por exóticas en la comunidad de especies herbáceas (e.g., de Abreu and Durigan 2011; Overbeck et al. 2016; Guido et al. 2017; López-Márisco et al. 2020).

Los dos tipos de ecotonos contribuyen a conservar distintos grupos de especies y pueden estar reflejando procesos necesarios para

mantener la vegetación de los biomas abiertos en diferentes estados (e.g., mantenerse en pastizal, cambiar a arbustal). Estos resultados apoyan las ideas de que el manejo y la toma de decisiones deben integrar la escala de paisaje, y de que es necesario implementar diferentes prácticas para mantener y desarrollar paisajes heterogéneos, productivos y sustentables, capaces de sostener una diversidad de servicios ecosistémicos (Hayes et al. 2003; Eldridge et al. 2011; O'Mara 2012; Luza et al. 2014; Carlucci et al. 2016; Overbeck et al. 2016; Gallego et al. 2020; López-Márisco et al. 2020). En particular, es necesario conservar los pastizales frente a la arbustización y la expansión de especies exóticas invasoras, pero también conservar los arbustales, ya que tienen su propia composición y contribuyen a la conservación de especies leñosas prioritarias. Por esta razón resulta clave tenerlos en cuenta de forma explícita en programas de conservación.

AGRADECIMIENTOS. Agradecemos al SNAP, productoras y productores por su apoyo y a FH por su contribución a la identificación de especies. VEP fue apoyada Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) (POS_NAC_2015_1_109750) y el Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA) de Uruguay. Agradecemos a los/as revisores/as y editoras por sus contribuciones que enriquecieron y mejoraron el manuscrito.

REFERENCIAS

- Abreu, R. C. R., and G. Durigan. 2011. Changes in the plant community of a Brazilian grassland savannah after 22 years of invasion by *Pinus elliottii* engelm. *Plant Ecology and Diversity* 4:269-278. <https://doi.org/10.1080/17550874.2011.594101>.
- Altesor, A., M. Oesterheld, E. Leoni, F. Lezama, and C. Rodríguez. 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology* 179:83-91. <https://doi.org/10.1007/s11258-004-5800-5>.
- Altesor, A., G. Piñeiro, F. Lezama, R. B. Jackson, M. Sarasola, and J. M. Paruelo. 2006. Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science* 17:323-332. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02452.x>.
- Altesor, A., F. Gallego, M. Ferrón, F. Pezzani, L. López-Márisco, F. Lezama, S. Baeza, M. Pereira, B. Costa, and J. M. Paruelo. 2019. Inductive Approach To Build State-and-Transition Models for Uruguayan Grasslands. *Rangeland Ecology and Management* 72:1005-1016. <https://doi.org/10.1016/j.rama.2019.06.004>.
- Andrade, B. O., E. Marchesi, S. Burkart, R. B. Setubal, F. Lezama, S. Perelman, A. A. Schneider, R. Trevisan, G. E. Overbeck, and I. I. Boldrini. 2018. Vascular plant species richness and distribution in the Río de la Plata grasslands. *Botanical Journal of the Linnean Society* 188:250-256. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy063>.
- Baeza, S., and J. M. Paruelo. 2018. Spatial and temporal variation of human appropriation of net primary production in the Río de la Plata grasslands. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* 145:238-249. <https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2018.07.014>.
- Baeza, S., and J. M. Paruelo. 2020. Land use/land cover change (2000-2014) in the Río de la Plata grasslands: An analysis based on MODIS NDVI time series. *Remote Sensing* 12:1-22. <https://doi.org/10.3390/rs12030381>.
- Baldi, G., and J. M. Paruelo. 2008. Land-use and land cover dynamics in South American Temperate grasslands. *Ecology and Society* 13. <http://doi.org/10.5751/ES-02481-130206>.
- Bates, D., M. Mächler, B. M. Bolker, and S. C. Walker. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>.
- Behling, H., and V. D. Pillar. 2007. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland

- ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 362:243-251. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1984>.
- Behling, H., V. D. Pillar, and S. G. Bauermann. 2005. Late Quaternary grassland (Campos), gallery forest, fire and climate dynamics, studied by pollen, charcoal and multivariate analysis of the São Francisco de Assis core in western Rio Grande do Sul (southern Brazil). *Review of Palaeobotany and Palynology* 133:235-248. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2004.10.004>.
- Behling, H., V. D. Pillar, S. C. Müller, and G. E. Overbeck. 2007. Late-Holocene fire history in a forest-grassland mosaic in southern Brasil: Implications for conservation. *Applied Vegetation Science* 10:81-90. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2007.tb00506.x>.
- Bengtsson, J., J. M. Bullock, B. Egoh, C. Everson, T. Everson, T. O'Connor, P. J. O'Farrell, H. G. Smith, and R. Lindborg. 2019. Grasslands—more important for ecosystem services than you might think. *Ecosphere* 10. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2582>.
- Bernardi, R. E., M. Holmgren, M. Arim, and M. Scheffer. 2016. Why are forests so scarce in subtropical South America? The shaping roles of climate, fire and livestock. *Forest Ecology and Management* 363:212-217. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.032>.
- Bernardi, R. E., M. Buddeberg, M. Arim, and M. Holmgren. 2019a. Forests expand as livestock pressure declines in subtropical South America. *Ecology and Society* 24. <https://doi.org/10.5751/ES-10688-240219>.
- Bernardi, R. E., A. Staal, C. Xu, M. Scheffer, and M. Holmgren. 2019b. Livestock Herbivory Shapes Fire Regimes and Vegetation Structure Across the Global Tropics. *Ecosystems* 22:1457-1465. <https://doi.org/10.1007/s10021-019-00349-x>.
- Bond, W. J. 2005. Large parts of the world are brown or black: A different view on the "Green World" hypothesis. *Journal of Vegetation Science* 16: 261-266. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02364.x>.
- Bond, W. J. 2019. *Open Ecosystems ecology and evolution beyond the forest edge*. Oxford, Oxford, UK. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198812456.001.0001>.
- Brazeiro, A., P. Brussa, and C. Toranza. 2018. Efectos del ganado en el ecotono bosque-pastizal en paisajes serranos de Uruguay. *Ecosistemas* 27:14-23. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1470>.
- Carlucci, M. B., L. da S. Duarte, and V. D. Pillar. 2011. Nurse rocks influence forest expansion over native grassland in southern Brazil. *Journal of Vegetation Science* 22:111-119. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01229.x>.
- Carlucci, M. B., A. L. Luza, S. M. Hartz, and L. D. S. Duarte. 2016. Forests, shrublands and grasslands in southern Brazil are neglected and have specific needs for the in conservation. Reply to Overbeck et al. *Natureza e Conservação* 14: 155-157. <https://doi.org/10.1016/j.ncon.2016.08.001>.
- Celaya, R., M. Oliván, L. M. M. Ferreira, A. Martínez, U. García, and K. Osoro. 2007. Comparison of grazing behaviour, dietary overlap and performance in non-lactating domestic ruminants grazing on marginal heathland areas. *Livestock Science* 106:271-281. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2006.08.013>.
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18:117-143. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>.
- Cuello, N., L. López-Mársico, and C. Rodríguez. 2020. Field burn versus fire-related cues: germination from the soil seed bank of a South American temperate grassland. *Seed Science Research* 30:206-214. <https://doi.org/10.1017/S0960258520000288>.
- Dantas, V. de L., M. Hirota, R. S. Oliveira, and J. G. Pausas. 2016. Disturbance maintains alternative biome states. *Ecology Letters* 19:12-19. <https://doi.org/10.1111/ele.12537>.
- De Cáceres, M., and P. Legendre. 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology* 90(12): 3566-3574. <https://doi.org/10.1890/08-1823.1>.
- Decreto Nº 60/020. 2020. URL: impo.com.uy/bases/decretos/60-2020.
- Dinama-Mvotma. 2019. Proceso de ingreso de Quebrada de los Cuervos y Sierras del Yerbai al Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas Proyecto de Selección y delimitación del área. URL: tinyurl.com/yc378f3w.
- Dufrène, M., and P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67:345-366. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAIST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAIST]2.0.CO;2).
- Durán, A., A. Califra, and J. H. Molfino. 1999. Suelos del Uruguay según Soil Taxonomy.
- Eldridge, D. J., M. A. Bowker, F. T. Maestre, E. Roger, J. F. Reynolds, and W. G. Whitford. 2011. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: Towards a global synthesis. *Ecology Letters* 14:709-722. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01630.x>.
- Ellis, E. C. 2011. Anthropogenic transformation of the terrestrial biosphere. *Philosophical Transactions of the Royal Society A* 369:1010-1035. <https://doi.org/10.1098/rsta.2010.0331>.
- Epstein, H. E., R. A. Gill, J. M. Paruelo, W. K. Lauenroth, G. J. Jia, and I. C. Burke. 2002. The relative abundance of three plant functional types in temperate grasslands and shrublands of North and South America: Effects of projected climate change. *Journal of Biogeography* 29:875-888. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2002.00701.x>.
- Etchebarne, V., and A. Brazeiro. 2016. Effects of livestock exclusion in forests of Uruguay: Soil condition and tree regeneration. *Forest Ecology and Management* 362:120-129. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.11.042>.
- Fan, Y., G. Miguez-Macho, E. G. Jobbágy, R. B. Jackson, and C. Otero-Casal. 2017. Hydrologic regulation of plant rooting depth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 114:10572-10577. <https://doi.org/10.1073/pnas.1712381114>.
- Fisher, N. I. 1983. *Graphical Methods in Nonparametric Statistics: A Review and Annotated Bibliography*. *International Statistical Review* 51:25-58. <https://doi.org/10.2307/1402730>.

- Gallego, F. 2013. Servicios ecosistémicos del pastizal: el seguimiento de un área protegida como sistema de referencia. Tesis Maestría en Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad de la República.
- Gallego, F., J. M. Paruelo, S. Baeza, and A. Altesor. 2020. Distinct ecosystem types respond differentially to grazing exclosure. *Austral Ecology* 45:548-556. <https://doi.org/10.1111/aec.12870>.
- Gang, C., W. Zhou, Y. Chen, Z. Wang, Z. Sun, J. Li, J. Qi, and I. Odeh. 2014. Quantitative assessment of the contributions of climate change and human activities on global grassland degradation. *Environmental Earth Sciences* 72:4273-4282. <https://doi.org/10.1007/s12665-014-3322-6>.
- Gautreau, P., and F. Lezama. 2009. Clasificación florística de los bosques y arbustales de las sierras del Uruguay. *Ecología Austral* 19:81-92.
- Gibson, D. J., and J. A. Newman. 2019. Grasslands and Climate Change an overview. Pp. 3-18 *en* D. J. Gibson and J. A. Newman (eds.). *Grasslands and Climate Change*. Cambridge University Press, UK. <https://doi.org/10.1017/9781108163941.003>.
- Graesser, J., T. M. Aide, H. R. Grau, and N. Ramankutty. 2015. Cropland/pastureland dynamics and the slowdown of deforestation in Latin America. *Environmental Research Letters* 10. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/3/034017>.
- Guido, A., E. Salengue, and A. Dresseno. 2017. Effect of shrub encroachment on vegetation communities in Brazilian forest-grassland mosaics. *Perspectives in Ecology and Conservation* 15:52-55. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2016.11.002>.
- Haretche, F., P. Mai, and A. Brazeiro. 2012. Flora lenhosa do Uruguai: Inventário e implicação na região Pampeana. *Acta Botanica Brasílica* 26:537-552. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062012000300004>.
- Hayes, G. F., and K. D. Holl. 2003. Cattle Grazing Impacts on Annual Forbs and Vegetation Composition of Mesic Grasslands in California. *Conservation Biology* 17:1694-1702. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2003.00281.x>.
- Hirota, M., M. Holmgren, E. H. van Nes, and M. Scheffer. 2011. Global Resilience of Tropical Forest and Savanna to Critical Transitions. *Science* 334:232-235. <https://doi.org/10.1126/science.1210657>.
- Hofmann, R. R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78:443-457. <https://doi.org/10.1007/BF00378733>.
- Holdridge, L. R. 1947. Determination of World Plant Formations From Simple Climatic Data. *Science* 105:367-368. <https://doi.org/10.1126/science.105.2727.367>.
- Holmgren, M., C. Y. Lin, J. E. Murillo, A. Nieuwenhuis, J. Penninkhof, N. Sanders, T. van Bart, H. van Veen, H. Vasander, M. E. Vollebregt, and J. Limpens. 2015. Positive shrub-tree interactions facilitate woody encroachment in boreal peatlands. *Journal of Ecology* 103:58-66. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12331>.
- IPBES. 2018. The IPBES regional assessment report on biodiversity and ecosystem services for the Americas. Rice, J., C. S. Seixas, M. E. Zaccagnini, M. Bedoya-Gaitán, and N. Valderrama (eds.). Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Bonn, DK.
- InuMet. 2020. Tablas estadísticas. URL: tinyurl.com/2p8tt7ze.
- IUCN. 2000. Guidelines for the Prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species.
- Kark, S. 2013. Encyclopedia of Sustainability Science and Technology. Pp. 147-160 *en* R. Leemans (ed.). *Encyclopedia of Sustainability Science and Technology*. Springer, New York, USA.
- Kuznetsova, A., P. B. Brockhoff, and R. H. B. Christensen. 2017. lmerTest Package: Tests in Linear MixedEffects Models. *Journal of Statistical Software* 82(13):1-26. <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>.
- Lapetina, J. 2012. Guía de buenas prácticas ganaderas para el manejo y conservación de pastizales naturales en áreas protegidas. Sistema Nacional de Áreas Protegidas - Ministerio de Vivienda, Ordenamiento territorial y Medio Ambiente. URL: tinyurl.com/4v4k4sc3.
- Legendre, P., and L. Legendre. 2012. *Numerical Ecology*. Third Engl. Elsevier, Oxford, UK.
- Leite, M. B., R. O. Xavier, P. T. S. Oliveira, F. K. G. Silva, and D. M. Silva Matos. 2018. Groundwater depth as a constraint on the woody cover in a Neotropical Savanna. *Plant and Soil* 426. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3599-4>.
- Lesica, P. 2015. Monitoring Plants at Ecotones for Effects of Environmental Change. *Natural Areas Journal* 35:485-487. <https://doi.org/10.3375/043.035.0315>.
- Lezama, F., S. Baeza, A. Altesor, A. Cesa, E. J. Chaneton, and J. M. Paruelo. 2014. Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *Journal of Vegetation Science* 25:8-21. <https://doi.org/10.1111/jvs.12053>.
- Lezama, F., and J. M. Paruelo. 2016. Disentangling grazing effects: trampling, defoliation and urine deposition. *Applied Vegetation Science* 19:557-566. <https://doi.org/10.1111/avsc.12250>.
- Lezama, F., M. Pereira, A. Altesor, and J. M. Paruelo. 2019. Grasslands of Uruguay: Classification based on vegetation plots. *Phytocoenologia* 49:211-229. <https://doi.org/10.1127/phyto/2019/0215>.
- Lloyd, K. M., A. A. M. McQueen, B. J. Lee, R. C. B. Wilson, S. Walker, and J. B. Wilson. 2000. Evidence on ecotone concepts from switch, environmental and anthropogenic ecotones. *Journal of Vegetation Science* 11:903-910. <https://doi.org/10.2307/3236560>.
- López-Mársico, L., F. Lezama, and A. Altesor. 2020. Heterogeneity decreases as time since fire increases in a South American grassland. *Applied Vegetation Science* 24:e12521. <https://doi.org/10.1111/avsc.12521>.
- López-Mársico, L., L. Fariás-Moreira, F. Lezama, A. Altesor, and C. Rodríguez. 2019. Light intensity triggers different germination responses to fire-related cues in temperate grassland species. *Folia Geobotanica* 54:53-63. <https://doi.org/10.1007/s12224-019-09336-5>.
- Luza, A. L., M. B. Carlucci, S. M. Hartz, and L. D. S. Duarte. 2014. Moving from forest vs. grassland perspectives to an

- integrated view towards the conservation of forest-grassland mosaics. *Natureza and Conservação* 12:166-169. <https://doi.org/10.1016/j.ncon.2014.09.005>.
- van der Maarel, E. 2007. Transformation of cover-abundance values for appropriate numerical treatment - Alternatives to the proposals by Podani. *Journal of Vegetation Science* 18:767. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02592.x>.
- Mantyka-Pringle, C. S., T. G. Martin, and J. R. Rhodes. 2012. Interactions between climate and habitat loss effects on biodiversity: A systematic review and meta-analysis. *Global Change Biology* 18:1239-1252. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02593.x>.
- Martínez, M., and M. Pereira. 2011. Pautas para el manejo del campo natural. Instituto Plan Agropecuario, Uruguay. URL: tinyurl.com/2r67nysb.
- Mesa de Ganadería sobre Campo Natural. 2016. Curso Producción animal sostenible en pastoreo sobre campo natural. Uy. URL: tinyurl.com/bdsnxy76.
- Modernel, P., W. A. H. Rossing, M. Corbeels, S. Dogliotti, V. Picasso, and P. Tittonell. 2016. Land use change and ecosystem service provision in Pampas and Campos grasslands of southern South America. *Environmental Research Letters* 11:113002. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/11/113002>.
- Moncrieff, G. R., W. J. Bond, and S. I. Higgins. 2016. Revising the biome concept for understanding and predicting global change impacts. *Journal of Biogeography* 43:863-873. <https://doi.org/10.1111/jbi.12701>.
- Müller, S. C., G. E. Overbeck, J. Pfadenhauer, and V. D. Pillar. 2007. Plant functional types of woody species related to fire disturbance in forest-grassland ecotones. *Plant Ecology* 189:1-14. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9162-z>.
- Müller, S. C., G. E. Overbeck, J. Pfadenhauer, and V. D. Pillar. 2012. Woody species patterns at forest - grassland boundaries in southern Brazil. *Flora* 207:586-598. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2012.06.012>.
- Murphy, B. P., A. N. Andersen, and C. L. Parr. 2016. The underestimated biodiversity of tropical grassy biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 371. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0319>.
- Murphy, B. P., and D. M. J. S. Bowman. 2012. What controls the distribution of tropical forest and savanna? *Ecology Letters* 15:748-758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01771.x>.
- Newbold, T. 2018. Future effects of climate and land-use change on terrestrial vertebrate community diversity under different scenarios. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0792>.
- Newton, A. C. 2007. *Forest Ecology and Conservation*. First edition. Oxford University Press, New York, USA.
- Oksanen, J., F. Guillaume Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlenn, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, E. Szoecs, and H. Wagner 2019. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-5. URL: CRAN.R-project.org/package=vegan.
- Oliveira-Filho, A. T., J. C. Budke, J. A. Jarenkow, P. V. Eisenlohr, and D. R. M. Neves. 2015. Delving into the variations in tree species composition and richness across South American subtropical Atlantic and Pampean forests. *Journal of Plant Ecology* 8:242-260. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtt058>.
- Oliveira, J. M., and V. D. Pillar. 2004. Vegetation dynamics on mosaics of Campos and Araucaria forest between 1974 and 1999 in Southern Brazil. *Community Ecology* 5:197-202. <https://doi.org/10.1556/ComEc.5.2004.2.8>.
- O'Mara, F. P. 2012. The role of grasslands in food security and climate change. *Annals of Botany* 110:1263-1270. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs209>.
- Overbeck, G. E., P. M. A. Ferreira, and V. D. Pillar. 2016. Conservation of mosaics calls for a perspective that considers all types of mosaic-patches. Reply to Luza et al. *Natureza e Conservação* 14:152-154. <https://doi.org/10.1016/j.ncon.2016.05.002>.
- Overbeck, G. E., S. C. Müller, A. Fidelis, J. Pfadenhauer, V. D. Pillar, C. C. Blanco, I. I. Boldrini, R. Both, and E. D. Forneck. 2007. Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9:101-116. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.07.005>.
- Overbeck, G. E., and J. Pfadenhauer. 2007. Adaptive strategies in burned subtropical grassland in southern Brazil. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 202:27-49. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2005.11.004>.
- Oyarzabal, M., B. Andrade, V. D. Pillar, and J. Paruelo. 2020. Temperate Subhumid Grasslands of Southern South America. *En M. Goldstein and D. Della Sala (eds.). Encyclopedia of the World's Biomes*. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.12132-3>.
- Panario, D., O. Gutiérrez, L. S. Bettucci, E. Peel, P. Oyhançabal, and J. Rabassa. 2015. Ancient landscapes of Uruguay. Pp. 161-199 *en J. Rabassa and C. Ollier (eds.). Gondwana Landscapes in southern South America*. Springer, New York, USA. https://doi.org/10.1007/978-94-007-7702-6_8.
- Paradis E., and K. Schliep. 2019. ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics* 35: 526-528 <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>.
- Paruelo, J. M., E. G. Jobbágy, M. Oesterheld, R. A. Golluscio, and M. R. Aguiar. 2007. The Grasslands and Steppes of Patagonia and the Río de la Plata Plains. Pp. 232-249 *en T. Veblen, K. Young and A. Orme (eds.). The Physical Geography of South America*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780195313413.003.0022>.
- Pausas, J. G., and W. J. Bond. 2020. Alternative Biome States in Terrestrial Ecosystems. *Trends in Plant Science* 25:250-263. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.11.003>.
- Peters, D. P. C., J. R. Gosz, W. T. Pockman, E. E. Small, R. R. Parmenter, S. L. Collins, and E. Muldavin. 2006. Integrating patch and boundary dynamics to understand and predict biotic transitions at multiple scales. *Landscape Ecology* 21: 19-33. <https://doi.org/10.1007/s10980-005-1063-3>.
- Pillar De Patta, V., and F. de Quadros. 1997. Grassland-forest boundaries in Southern Brazil. *COENOSIS* 12:119-126.

- Prache, S., I. J. Gordon, and A. J. Rook. 1998. Foraging behaviour and diet selection in domestic herbivores. *Animal Research* 47:335-345. <https://doi.org/10.1051/animres:19980502>.
- R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: [R-project.org](https://www.R-project.org).
- Ratajczak, Z., J. B. Nippert, J. M. Briggs, and J. M. Blair. 2014. Fire dynamics distinguish grasslands, shrublands and woodlands as alternative attractors in the Central Great Plains of North America 102:1374-1385. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12311>.
- Rodríguez, C., E. Leoni, F. Lezama, and A. Altesor. 2003. Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *Journal of Vegetation Science* 14:433-440. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02169.x>.
- Rolhauser, A. G., and W. B. Batista. 2014. From pattern to process: estimating expansion rates of a forest tree species in a protected palm savanna. *Landscape Ecology* 29:919-931. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-0029-8>.
- RStudio Team. 2016. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA. URL: [rstudio.com](https://www.rstudio.com).
- Sankey, T. T. 2012. Woody-Herbaceous-livestock Species Interactions. Pp. 89-114 *en* R. W. Myster (ed.). *Ecotones Between Forest and Grassland*. Springer Science+Business Media, New York, USA. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-3797-0_4.
- Scheffer, M., S. Carpenter, J. A. Foley, C. Folke, and B. Walker. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413: 591-596. <https://doi.org/10.1038/35098000>.
- Schinestzck, C. F., S. C. Müller, and V. D. Pillar. 2019. Woody species patterns linked to the process of araucaria forest expansion over native grasslands excluded from management. *Neotropical Biology and Conservation* 14:411-429. <https://doi.org/10.3897/neotropical.14.e47885>.
- Seddon, A. W. R., M. Macias-Fauria, P. R. Long, D. Benz, and K. J. Willis. 2016. Sensitivity of global terrestrial ecosystems to climate variability. *Nature* 531: 229-232. <https://doi.org/10.1038/nature16986>.
- Silveira, F. A. O., A. J. Arruda, W. Bond, G. Durigan, A. Fidelis, K. Kirkman, R. S. Oliveira, G. E. Overbeck, J. B. B. Sansevero, F. Siebert, S. J. Siebert, T. P. Young, and E. Buisson. 2020. Myth-busting tropical grassy biome restoration. *Restoration Ecology* 28:1067-1073. <https://doi.org/10.1111/rec.13202>.
- Silveira, F. A. O., C. A. Ordóñez-Parra, L. C. Moura, I. B. Schmidt, A. N. Andersen, W. Bond, E. Buisson, G. Durigan, A. Fidelis, R. S. Oliveira, C. Parr, L. Rowland, J. W. Veldman, and R. T. Pennington. 2021. Biome Awareness Disparity is BAD for tropical ecosystem conservation and restoration. *Journal of Applied Ecology* 00:1-9. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14060>.
- Song, X. P., M. C. Hansen, S. V. Stehman, P. V. Potapov, A. Tyukavina, E. F. Vermote, and J. R. Townshend. 2018. Global land change from 1982 to 2016. *Nature* 560:639-643. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0411-9>.
- Soriano, A. 1991. Rio de la Plata Grasslands. Pp. 367-407 *en* R. T. Coupland (ed.). *Natural Grasslands: introduction and Western Hemisphere*. Elsevier, Amsterdam, NL.
- Soutullo, A., C. Clavijo, and J. A. Martínez-Lafranco (eds.). 2013. *Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. snap/dinam/mvotma y dicyt/mec*, Montevideo, Uy.
- Staver, A. C., S. Archibald, and S. A. Levin. 2011. The global extent and determinants of savanna and forest as alternative biome states. *Science* 334:230-232. <https://doi.org/10.1126/science.1210465>.
- The World Bank Environment Department. 2010. *Convenient Solutions to an Inconvenient Truth: Approaches to Climate Change*. Page World. The World Bank, Washington, USA.
- Tiscornia, G., M. Jaurena, and W. Baethgen. 2019. Drivers, process, and consequences of native grassland degradation: Insights from a literature review and a survey in Río de la Plata grasslands. *Agronomy* 9:8-12. <https://doi.org/10.3390/agronomy9050239>.
- United States Department of Agriculture. 1999. *Soil Taxonomy A Basic System of Soil Classification for Making and Interpreting Soil Surveys*. Second edition. Washington, USA.
- Veldman, J. W., E. Buisson, G. Durigan, G. W. Fernandes, S. Le Stradic, G. Mahy, D. Negreiros, G. E. Overbeck, R. G. Veldman, N. P. Zaloumis, F. E. Putz, and W. J. Bond. 2015. Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13:154-162. <https://doi.org/10.1890/140270>.
- Venables, W. N., and B. D Ripley. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Springer, New York, USA. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-21706-2>.
- Volante, J., J. Mosciaro, M. Morales Poclava, L. Vale, S. Castrillo, J. Sawchik, G. Tiscornia, M. Fuente, I. Maldonado, A. Vega, R. Trujillo, L. Cort'z, and J. Paruelo. 2015. Expansión agrícola en Argentina, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Chile entre 2000-2010. Caracterización espacial mediante series temporales de índices de vegetación. *Revista de Investigaciones Agropecuarias* 41:179-191.
- Watt, A. S. 1947. Pattern and process on the Plant community. *The Journal of Ecology* 35:1-22. <https://doi.org/10.2307/2256497>.
- Whittaker, R. H. 1975. *Communities and ecosystems*. Page Environmental Biology. Second edition. MacMillan Publishing Co., INC, New York, US.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. Walker, A. A. Saveliev, and G. M. Smith. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York, USA. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>.