Clasificación florística de los bosques y arbustales de las sierras del Uruguay

Pierre Gautreau $^{1, \, \boxtimes}$ & Felipe Lezama 2

1. Laboratoire Territoires, Ville, Environnement, Société. U.F.R. de Géographie et aménagement, Université des Sciences et Technologies de Lille, Francia.

2. Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, Treinta y Tres, Uruguay.

Resumen. Los ecosistemas de bosque y arbustal del Uruguay han sido clasificados solamente según criterios fisonómicos, y los factores que determinan su heterogeneidad todavía no se comprenden con claridad. El objetivo general del presente trabajo es describir la variación en la composición de especies de la vegetación leñosa de las sierras del este y noreste del Uruguay, e incluir, por primera vez, el análisis de los arbustales serranos. En tres predios ganaderos se seleccionaron los sitios de muestreo, que incluyeron el relevamiento de 122 parcelas. Mediante la combinación de análisis de clasificación jerárquico y análisis de especies indicadoras se identificaron cinco unidades principales de vegetación: arbustales de Myrceugenia euosma y de Baccharis dracunculifolia, y bosques de Syagrus romanzoffiana, de Myrsine coriacea y de Eugenia uniflora. El análisis de la composición florística reveló un gradiente florístico - fisonómico relacionado de forma estrecha con la profundidad del suelo y con la topografía. A su vez, parte de la variación correspondió a la geología de los sitios estudiados. A pesar de su alta uniformidad estructural, la vegetación leñosa de las sierras presenta heterogeneidad florística. Este trabajo brinda una tipología alternativa a la fisonómica; permite establecer criterios de extrapolación o de contextualización como base de experimentos, revela la heterogeneidad de las categorías fisonómicas conocidas y advierte, por lo tanto, sobre las limitaciones de su uso. Por último, este trabajo también abre perspectivas para realizar comparaciones con el sur de Brasil y para diseñar estrategias de conservación regional.

[Palabras clave: vegetación leñosa, gradiente ambiental, campos del Río de la Plata]

Abstract. Floristic classification of woodlands and shrublands of the Uruguayan sierras: The woodland ecosystems of Uruguay have been only described physiognomically, and the controls of their heterogeneity are still poorly understood. The aim of this paper is to describe the variations in species composition of the woody vegetation of the Eastern and Northeastern hills of Uruguay. In three selected areas under extensive cattle grazing, 122 vegetation samples were collected. We identified five main vegetation units: Myrceugenia euosma and Baccharis dracunculifolia shrublands, Syagrus romanzoffiana woods, Myrsine coriacea woods and Eugenia uniflora woods. Correspondence analysis was carried out to describe floristic gradients. The first axis showed a physiognomic gradient from shrub to wood formations, partly determined by water availability linked to soil depth, a factor related to geomorphology, while the second axis revealed differences among communities related to geology. It is the first floristic classification of the woody vegetation in Uruguay, and it proves that, despite the great structural uniformity, the woody vegetation of these hills is floristically heterogenous. Little importance has been given to the geological and edaphic factors responsible for the woods variation in the past, and no descriptions of the shrublands existed. The classification proposed constitutes an alternative to the physiognomic typology used in Uruguay to describe woody vegetation. It shows the limitations of this typology, offers new categories that allow for comparisons with Southern Brazil communities, and provides useful information for designing regional conservation strategies.

[Keywords: woody vegetation, environmental gradient, Río de la Plata fields]

☑ Lab. Territoires, Ville, Environnement, Société, U.F.R. de Géographie et aménagement. Univ. des Sciences et Technologies de Lille. Av. Paul Langevin. 59655, Villeneuve d'Ascq cedex. Francia. pierre.gautreau@univ-lille1.fr

Recibido: 18 de mayo de 2008; Fin de arbitraje: 24 de septiembre de 2008; Revisión recibida: 16 de febrero de 2009; Aceptado: 1 de mayo de 2009

Introducción

Si bien los ecosistemas de bosque ocupan una reducida porción del territorio uruguayo, representan una parte esencial de los paisajes de los "campos" (Soriano 1992) situados entre el sur brasilero, boscoso, y los pastizales con escasas leñosas de la Pampa de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). Los bosques en galería a lo largo de los cursos de agua o parches aislados en laderas de sierras han cumplido funciones importantes a lo largo de la historia de la región como fuente de combustible y madera. Las estimaciones de su superficie total varían entre 590000 ha (MGAP 2000) y 811000 ha (Dirección Forestal del MGAP 2004). Su función como productores de combustible ha provocado una importante destrucción entre fines del siglo XIX y mediados del siglo XX. Sin embargo, desde los años setenta ha aumentado su densidad por cierre del dosel superior de bosques abiertos y extensión de su superficie (Gautreau 2006).

El conocimiento científico sobre estos bosques es escaso y heterogéneo (Sayagués et al. 2000). Algunos autores señalan que la falta de metodologías estandarizadas para establecer conclusiones a escala nacional resulta una limitante importante para alcanzar una visión global de estos ecosistemas. En el presente, no contamos con clasificaciones florísticas sino con algunas en función de la topografía (montes ribereños, serranos, de quebrada, psamófilo o de dunas) o en función de la especie dominante del dosel superior. Por otra parte, existe cierta controversia sobre cuáles son los principales controles de su heterogeneidad. Brussa et al. (1989) relacionaron la variación florística de bosques de quebradas del norte del Uruguay con factores topográficos, mientras que Grela & Brussa (2003) no encontraron patrones de vegetación claros en relación con la topografía y la fisonomía para bosques de sierras del este. Estos autores sugieren que los factores geográficos regionales son determinantes de la variación florística, mientras que los factores locales explican cambios fisonómicos de bosques con composiciones similares. En definitiva, para poder avanzar en la comprensión de los factores responsables de la variación florística y fisonómica de estos bosques es requisito contar con descripciones

florísticas que se apoyen sobre amplios conjuntos de datos.

El objetivo general del presente trabajo es describir la variación de la composición de especies de la vegetación leñosa de las sierras del este y noreste del Uruguay. Los objetivos específicos son la clasificación y caracterización de las comunidades vegetales y la identificación de los principales gradientes florísticos, así como su interpretación en términos ambientales y geográficos.

Métodos

Área de estudio

En la región de sierras se seleccionaron tres áreas que abarcan su variación latitudinal (Figura 1). En Uruguay, esta región representa la continuación del macizo cristalino brasilero, con una topografía de colinas (localmente llamadas "sierras"), que se diferencian de las "cuchillas", que dominan el resto del país, por su alto grado de rocosidad y por pendientes mayores. Las dos primeras áreas, Villa Serrana (55°03′ O, 34°35′ S; 350 m.s.n.m.) y Sierra del Yerbal (54°47′ O, 32°92′ S; 300 m.s.n.m.), se sitúan en la región geomorfológica denominada "serranías del este" (Panario 1988). La tercera, Sierra del Carpintería (55°26′ O, 31°72′ S; 260 m.s.n.m.) se sitúa más al norte, en la región "Isla Cristalina de Rivera". El trabajo de campo se realizó en establecimientos con ganadería bovina y ovina extensiva, que representa el uso principal del suelo en la región. El manejo ganadero habitual incluye el uso de fuego localizado en áreas de pastos altos y arbustos, con el fin de favorecer el rebrote del tapiz herbáceo.

Estas tres áreas presentan rasgos geomorfológicos y topográficos semejantes. Sierra del Yerbal se asienta sobre rocas sedimentarias poco metamorfizadas; Villa Serrana se asienta sobre rocas metamórficas, y Sierra del Carpintería está formada por rocas cristalinas (granitos) en las partes altas del paisaje, mientras que en las partes bajas dominan los metamorfitos de tipo gneisses graníticos (Bossi et al. 2001). Las unidades topográficas se disponen de forma similar: las partes altas son planas y muy ro-

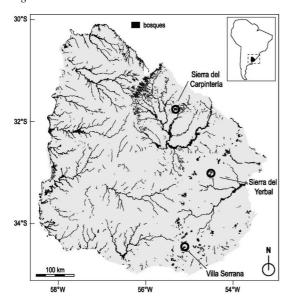


Figura 1. Localización de las áreas de estudio. Los bosques se indican en negro.

Figure 1. Location of the study areas. Woodlands are depicted in black.

cosas, por lo general con suelos superficiales; las laderas con mayor pendiente (>15%) suelen ser rocosas, con suelos superficiales; dominando brunosoles coluvionarios y litosoles, si bien se observan también brunosoles subeútricos; las laderas con pendientes menores tienen bajo o nulo grado de rocosidad y los suelos más profundos del paisaje; y los valles son generalmente estrechos, con planicies de inundación de algunas decenas de metros de ancho y terrazas en sus bordes. La precipitación media anual aumenta, de sur a norte, de 1098 mm a 1238 mm, y la temperatura media anual de 16.5 a 17 °C, con mínimas y máximas medias anuales que varían de 12.1 y 21.1 °C a 11 y 23.4 °C, respectivamente (Dirección Nacional de Meteorología, datos medidos entre 1961 y 1990).

Diseño del muestreo

El muestreo de vegetación se realizó durante los años 2003 y 2004. Los datos florísticos se obtuvieron mediante una adaptación del método de Dufour (1999), desarrollado para tipos de vegetación similares a las de las sierras uruguayas (mosaico de pastizales, arbustales y parches arbóreos). En cada una de las tres

áreas se localizaron parcelas de 10x10 m a lo largo de transectas perpendiculares a los mayores gradientes de variación fisonómica. En cada zona con fisonomía homogénea se ubicó una parcela y se determinó su posición macrotopográfica y la profundidad del suelo. Se describió la estructura de la vegetación, se estimó la cobertura del suelo de cada uno de los estratos predefinidos por encima de 1 m de altura (1-2 m; 2-4 m; 4-6 m; 6-8 m; 8-12 m; >12m), y del estrato herbáceo. Se empleó una escala de 11 clases de cobertura del suelo: cada 10%, otorgándole un valor de 1% a las especies presentes con cobertura inferior a 5%. En cada estrato se registró cada especie presente y el valor de cobertura de su proyección sobre la superficie de la parcela. La nomenclatura de especies y su distribución geográfica siguen a Brussa & Grela (2007).

Análisis de datos

Los datos de campo se reunieron en una matriz de 85 especies x 165 parcelas, donde para cada especie se registró su valor máximo de cobertura en los 6 estratos predefinidos. Se calculó la frecuencia de especies en el conjunto total de parcelas (porcentaje del total de parcelas en los que está presente cada especie), luego de transformar los datos a presenciaausencia, eliminando luego las especies con frecuencia menor a 5% (Gauch 1982). Debido a que la presencia de "outliers" afecta marcadamente a las técnicas multivariadas, se realizó un análisis de detección de "outliers". Se consideraron como "outliers" a aquellas especies o parcelas cuyos promedios de distancia se apartaron más de dos desviaciones estándar de la media de dichos promedios (McCune & Mefford 1999). En consecuencia, la matriz inicial se redujo a 68 especies y 122 parcelas.

Se realizaron análisis de clasificación aglomerativos mediante el método de Ward como algoritmo de fusión y el índice de Jaccard como medida de distancia. Se hizo un análisis de especies indicadoras para determinar los niveles más informativos del dendrograma y para detectar conjuntos de especies indicadoras de los distintos agrupamientos (Dufrêne & Legendre 1997). Sólo las especies con valores indicadores significativos y mayores a 70% se consideraron características (McGeoch et al. 2002). Las

unidades identificadas fueron caracterizadas según la altura del estrato dominante, la altura máxima del dosel, la cobertura del estrato herbáceo, y la cobertura relativa de árboles y arbustos. Se utilizó el análisis de correspondencia (AC) para detectar los ejes principales de variación florística. El porcentaje de varianza explicado por el ordenamiento se obtuvo a través del coeficiente de determinación de Pearson (r^2) entre las distancias del espacio de ordenamiento y las distancias del espacio original (McCune & Mefford 1999). Los análisis de ordenamiento y agrupamiento se llevaron a cabo con el software PC-ORD.4 (McCune & Mefford 1999).

RESULTADOS

Composición florística y de formas de vida

Se registraron 85 especies leñosas mayores a 1 m de altura (38 árboles y 47 taxa arbustivos; ver Apéndice en www.ecologiaaustral.com.ar). La familia más numerosa fue Asteraceae, con 23 especies, y luego Myrtaceae, con 11 especies. Las especies con mayor frecuencia de aparición fueron *Daphnopsis racemosa* (72%), *Blepharocalyx salicifolius* (51%), *Allophylus edulis* (48%) y *Myrsine sp.* (48%).

Análisis de clasificación

El análisis de agrupamientos en combinación con la suma de los valores indicadores significativos para los distintos niveles del dendrograma permitió reconocer una estructura jerárquica de cinco unidades de vegetación y nueve subunidades (Figura 2). Estos dos niveles correspondieron a los valores máximos de suma de valores indicadores. Fisonómicamente, dos unidades correspondieron a arbustales y tres a bosques.

Unidad 1. Arbustales de Myrceugenia euosma. Aparece principalmente en el área Sierra de Yerbal (Tabla 1). Forma una vegetación baja con dominio de arbustos (2 a 4 m de altura máxima), donde predomina el estrato de 1 a 2 m y un estrato herbáceo poco desarrollado (Tabla 2). Es un arbustal alto y relativamente denso. No presenta especies características,

evidencia de una elevada heterogeneidad interna, y las especies con mayores valores indicadores son Myrceugenia euosma y Radkolferotoma cistifolium, arbustos de baja altura, con límite sur de distribución en el departamento de Treinta y Tres. Las especies de mayor frecuencia son los arbustos Dodonaea viscosa, Daphnopsis racemosa y Heterothalamus alienus y la especie arbórea Blepharocalyx salicifolius. Ocupa suelos superficiales, principalmente en laderas con pendientes moderadas a pronunciadas. Se subdivide en la Subunidad 1.1, indicada por Myrceugenia euosma y la Subunidad 1.2, indicada por Radkolferotoma cistifolium (Figura 2). La Subunidad 1.2 ocupa el área de contacto entre los pastizales de los planos horizontales altos y las laderas boscosas que bajan hacia el valle principal de la Sierra del Yerbal.

Unidad 2. Arbustales de Baccharis dracunculifolia. Esta Unidad está representada casi en su totalidad por parcelas del área Villa Serrana. Presenta rasgos similares a la Unidad 1 en dominancia de arbustos (mediana, de cobertura total: 90%) y baja altura de la vegetación (2 a 4 metros). A diferencia de la Unidad 1, domina en el 100% de las parcelas el estrato de 1 a 2 m, y el estrato herbáceo es muy denso, conformando un arbustal bajo y abierto. Ocupa en su gran mayoría suelos superficiales, por lo general en planos horizontales no rocosos y en laderas rocosas. Baccharis dracunculifolia (especie característica) y Mimosa berroi, ambas especies arbustivas, presentan los mayores valores indicadores. Otras especies frecuentes son el arbusto Baccharis articulata y los árboles Lithraea brasiliensis y *Blepharocalyx* salicifolius.

Unidad 3. Bosques de Syagrus romanzoffiana. Esta Unidad sólo está presente en Sierra del Yerbal. Se caracteriza por la dominancia de árboles y por la baja importancia del estrato herbáceo, siendo frecuente la existencia de parcelas con menos de 20% del suelo cubierto (Tabla 2). Por lo general, el sotobosque es abierto, dominando el estrato 1 a 2 m en sólo 19% de las parcelas. Aunque predomina el estrato comprendido entre 2 y 4 m de altura, son frecuentes las parcelas con alturas superiores a los 4 m (30%). Tanto esta característica como la importancia de los arbustos en la cobertura total (mediana: 19), indican una

gran heterogeneidad fisonómica. La Unidad 3 ocupa generalmente fondos de valles (61% de las parcelas), y secundariamente laderas rocosas de fuertes pendientes (35%). La palmera *S. romanzoffiana* es indicadora, aunque también las especies arbóreas *Eugenia uruguayensis* y *Myrcianthes cisplatensis* presentan valores indicadores elevados. Además, *Daphnopsis racemosa* y *Sebastiania commersoniana* tienen ocurrencia alta. Se pueden distinguir dos subunidades (Figura 2). La Subunidad 3.1, con *Eugenia uruguayensis* como especie con mayor valor indicador, se encuentra princi-

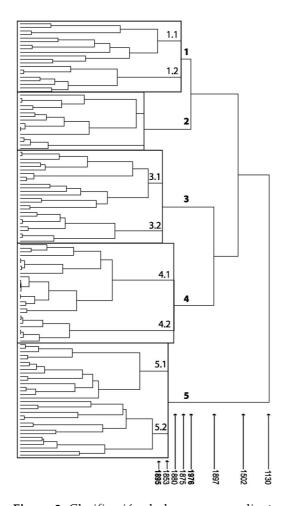


Figura 2. Clasificación de los censos mediante el algoritmo de Ward y la medida de distancia de Jaccard. La suma de los valores indicadores significativos para cada nivel se presenta debajo del dendrograma.

Figure 2. Hierarchical classification of samples based on Ward's method and Jaccard's distance. The sum of significant indicator values for each level is shown below the dendrogram.

palmente en laderas rocosas muy inclinadas y en suelos poco profundos dentro del valle principal de la Sierra del Yerbal; en menor medida, está presente en pequeñas cañadas en las partes altas del paisaje. La Subunidad 3.2 es indicada por *Zanthoxylum hyemale*. Se diferencia de la anterior por su mayor altura y por ubicarse mayormente en terrazas aluviales estrechas con suelos profundos de los valles principales.

Unidad 4. Bosques de Myrsine coriacea. Se encuentra casi exclusivamente en el área de Villa Serrana. Comparte con la Unidad 3 una heterogeneidad fisonómica fuerte (medianas de árboles y arbustos: 73% y 24%, respectivamente). Sin embargo, se distingue por su menor altura (mediana: 6 m) y por una mayor importancia del estrato herbáceo (mediana: 25%) y del estrato de 1 a 2 metros, el cual domina en un tercio de las parcelas. Forma un bosque bajo y relativamente abierto, con sotobosque denso. Ocupa preferentemente dos posiciones en el paisaje, fondos de valles y laderas rocosas, sobre los suelos más profundos estudiados. La especie arbórea indicadora es Myrsine coriacea, aunque Lithraea brasiliensis también presenta valores altos. *Blepharocalyx salicifolius* (árbol) y Daphnopsis racemosa (arbusto) presentaron las frecuencias mayores en esta Unidad. Reúne 2 subunidades (Figura 2). La Subunidad 4.1, indicada por Zanthoxylum rhoifolia, ocupa pequeñas cañadas sin terrazas aluviales. La Subunidad 4.2, con Schinus engleri con alto valor indicador, ocupa preferentemente planos horizontales rocosos con suelos superficiales, en las partes altas del paisaje. A diferencia de la Subunidad 4.1, es un bosque achaparrado y espinoso con fuerte componente arbustivo.

Unidad 5. Bosques de Eugenia uniflora. Esta Unidad es exclusiva de Sierra del Carpintería. Constituye una Unidad netamente boscosa, con alta cobertura de árboles y muy baja de arbustos (Tabla 2), dominando los estratos entre 2 y 6 m (75% de las parcelas). El sotobosque es relativamente abierto comparado con las unidades 1, 2 y 4, y se asemeja al de la Unidad 2 tanto por su estrato herbáceo como por el estrato de 1 a 2 metros. Ocupa posiciones topográficas y de profundidad del suelo muy variadas. Es indicadora la especie arbórea Eugenia uniflora, pero también con alto

Tabla 1. Valores indicadores de las especies para cada uno de los cinco unidades identificados. Sólo taxa con valores significativos (P<0.05). En la parte superior de la tabla: % de las parcelas censadas en cada área del relevamiento.

Table 1. Indicator values for species of the five vegetation units. Only taxa with significant indicator values (P<0.05). Top of the table: % of relevés in each of the study areas.

-		•			
Unidades de vegetación	1	2	3	4	5
N° de parcelas	20	16	26	28	32
Villa Serrana	5	94		96	
Sierra del Yerbal	95	6	100	4	
Sierra del Carpintería					100
Myrceugenia euosma	43		1		
Radkolferotoma cistifolium	43				
Heterothalamus alienus	36	4			
Baccharis cultrata	34				
Mimosa bifurca	19				
Heymia salicifolia	14				
Buddleja stachyoides	10				
Baccharis dracunculifolia	5	76			
Mimosa berroi Burkart		65		1	
Baccharis articulata	6	51			
Schinus lentiscifolius		27		4	3
Dodonaea viscosa	19	23	6	3	
Baccharis microdonta		13			
Syagrus romanzoffiana			80		1
Eugenia uruguayensis			65		
Myrcianthes cisplatensis	1		60		
Calliandra tweediei			57		
Zanthoxylum hyemale			48		
Sebastiania commersoniana			47		7
Myrsine parvula	2		36		
Calyptranthes concinna			35		
Chusquea sp.			30		3
Maytenus cassineformis			15		
Sebastiania brasiliensis			15		4
Myrcianthes gigantea			12		
Myrsine coriacea	1	1	7	78	
Lithraea brasiliensis	3	8	7	62	
Zanthoxylum rhoifolia				57	
Daphnopsis racemosa	6	1	23	45	14
Berberis laurina			1	41	1
Styrax leprosum			9	40	
Blepharocalyx salicifolius	15	11	5	39	1
Lantana camara				39	
Colletia paradoxa		12		35	
Celtis iguanea			2	32	6

Tabla 1. Continuación.

Table 1. Continued.

Unidades de vegetación	1	2	3	4	5
Azara uruguayensis		1		27	
Eugenia uniflora			1		73
Myrrhinium atropurpureum var. octandrum		1		3	44
Scutia buxifolia			1	42	44
Schinus longifolia					43
Lithraea molleoides					38
Ocotea acutifolia			3		34
Xylosma tweedianum	2				33
Allophylus edulis	1		19	15	30
Guettarda uruguensis				1	29
Tripodanthus acutifolius				26	28
Pouteria salicifolia			2		25
Maytenus ilicifolia	1		1	2	24
Celtis tala	1			1	21
Eupatorium buniifolium	1	1			18
Ficus luschnathiana			1		17
Myrcianthes pungens					15
Aloysia gratissima					13

valor indicador *Myrrhinium atropurpureum* var. *octandrum* y *Scutia buxifolia*. Además, frecuentemente se encuentra a *Daphnopsis racemosa* y a *Allophylus edulis*, ambas especies típicas de sotobosque. Comprende dos subunidades (Figura 2). La Subunidad 5.1, indicada por *Eugenia uniflora*, ocupa generalmente planos horizontales no rocosos, sobre suelos de perfil desarrollado pero de baja fertilidad y de poca profundidad. La Subunidad 5.2 indicada por *Schinus longifolia* ocupa generalmente planos horizontales rocosos, con suelos superficiales.

Análisis de gradientes

Los primeros dos ejes surgidos del análisis de correspondencia de la matriz de especies por parcelas explicaron el 61.3% de la varianza de los datos. En el plano de ordenamiento de las parcelas se observa una clara discriminación de las unidades principales de vegetación, con el eje florístico principal asociado a un gradiente fisonómico (Figuras 3a y c). En el extremo izquierdo del diagrama se ubican las unidades

de bosque de mayor altura (superior a 8 m), asociadas a suelos relativamente profundos. Mientras tanto, al centro y a la derecha tiene lugar un cambio gradual hacia las unidades de menor altura, con dominancia de especies arbustivas. Las especies asociadas a este extremo del eje, Heterotalamus alienus, Baccharis dracunculifolia y Baccharis articulata, son arbustos xerófilos característicos de arbustales de sitios bien drenados y suelos superficiales (Figura 3b). La amplia dispersión de las parcelas de la Unidad 1 evidencia su mayor heterogeneidad interna, tanto florística como fisonómica.

El segundo eje en importancia discrimina netamente las parcelas del área de la Sierra del Yerbal de las parcelas de las áreas restantes (Figura 3a). Las especies asociadas al extremo positivo de este eje, Myrcianthes gigantea, Myrsine parvula, Calliandra tweediei, Calyptranthes concinna, son especies típicas de bosques densos. En contraposición, las asociadas al extremo negativo, Aloysia chamaedryfolia, A. gratissima, Schinus longifolius, S. lentiscifolius, Azara uruguayensis, son típicas de los parches

Tabla 2. Frecuencia relativa del estrato leñoso con mayor cobertura (%). Valores de mediana, mínima y máxima para altura de la vegetación, cobertura del suelo del estrato herbáceo y proporción de cobertura de árboles y arbustos por parcela (%). Hábitos de crecimiento como en Apéndice 1.

Table 2. Relative frequency of the dominant woody strata (%); median, minimum and maximum values for vegetation height, cover of the herbaceous strata, and proportion cover of shrubs and trees in each relevée (%). Growth habits as in Appendix 1.

Unidad de vegetación	1	2	3	4	5
Estrato 1-2 m	65	100	19	32	19
Estrato 2-4 m	35		50	43	44
Estrato 4-6 m			15	11	31
Estratos > 6 m			15	14	6
Altura de la vegetación (m)	2 (2-4)	2 (2-4)	8 (2-12)	6 (2-12)	8 (2-12)
Cobertura relativa árboles (%)	9 (0-88)	10 (1-69)	7 2(16-99)	73 (16-96)	89 (23-100)
Cobertura relativa arbustos (%)	91 (13-100)	90 (31-99)	19 (1-83)	24 (3-83)	6 (0-77)
Cobertura estrato herbáceo (%)	35 (0-90)	80 (10-100)	20 (0-100)	25 (10-100)	25 (0-100)

arbóreos insertos en arbustales de Sierra del Carpintería y Villa Serrana. A excepción de *Maytenus cassineformis*, que es exclusiva del área de Sierra del Yerbal, las especies con mayor importancia en los ejes 1 y 2 son de distribución amplia.

Discusión

El análisis de los resultados de la clasificación y del ordenamiento florístico señalan la importancia de varios controles de la heterogeneidad de la vegetación operando a distintas escalas espaciales. Por un lado, en la escala de paisaje, la variación macrotopográfica y edáfica explica en gran medida el gradiente florístico principal. El primer eje separa por fisonomía los arbustales sobre suelos superficiales en un extremo y los bosques sobre suelos profundos en el otro. Este patrón muestra la influencia fuerte de las variaciones edáficas y topográficas, que actúan principalmente por su influencia sobre la disponibilidad de agua. En el mismo sentido, documentamos una relación estrecha entre las unidades y subunidades identificadas y las distintas posiciones en el paisaje. Por otro lado, en la escala regional, y en el plano del ordenamiento, la diferenciación de unidades corresponde a una diferenciación entre áreas de relevamiento. Las tres áreas difieren de manera simultánea en la composición de las floras locales, los tipos geológicos y los principales tipos de suelo. La variación en las

floras locales se aprecia en los valores indicadores de algunas especies de distribución restringida. La presencia exclusiva de Colletia paradoxa en Villa Serrana, se ve reflejada en valores indicadores altos para la Unidad 4. Por otra parte, Lithraea molleoides, restringida a la porción norte, tiene un valor indicador moderado para la Unidad 5. No obstante esta variación, la mayoría de las especies indicadoras son de distribución amplia o regional y han sido registradas en las otras áreas o en sus proximidades (Grela 2004). Esto se confirma en el ordenamiento, donde las especies de mayor importancia en los ejes son de distribución amplia o regional (Figura 3b y (ver Apéndice en www.ecologiaaustral.com.ar). Es decir que la variación en la composición de especies entre áreas es atribuible en gran medida a las diferencias en materiales geológicos y de suelos. Estos factores fueron poco atendidos con anterioridad en la bibliografía nacional; en cambio sí se ha reconocido su importancia en el control de la heterogeneidad florística de la vegetación leñosa en regiones próximas (Sippel & Porto 2002; Frizzo & Porto 2004) y a nivel internacional (Babalonas et al. 1997).

Un número creciente de estudios resalta la importancia de regímenes de perturbación como el fuego, la tala o el pastoreo en la distribución y la dinámica sucesional de los bosques de la región (Pillar & Quadros 1997; Pillar 2003; Müller et al. 2007; Gautreau 2006; Overbeck et al. 2007). En este marco, y considerando la

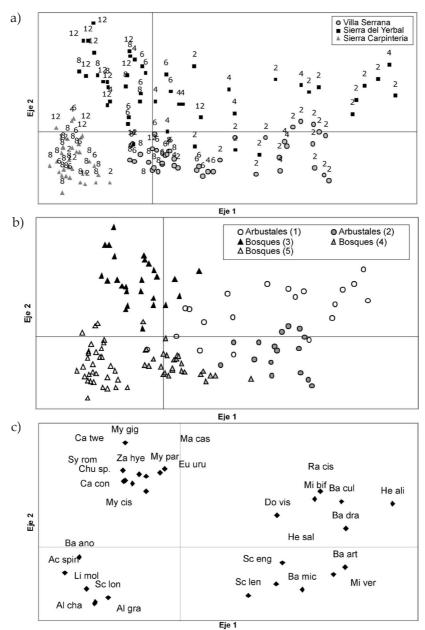


Figura 3. Diagrama de los dos primeros ejes del análisis de correspondencia de la matriz de especies x censos indicando el área al cual pertenecen los censos y la altura de la vegetación en la parcela (3a); la unidad de vegetación al cual pertenecen los censos (3b); las especies con mayor correlación con el eje 1 y 2 (3c). El eje 1 explica el 41.7 % de la varianza y el eje 2 el 19.5 %.

Figure 3. Diagram of the first two axes of the correspondence analysis of the species x relevés matrix, showing the sampling areas and vegetation height in each relevé (3a); the vegetation unit of each relevé (3b); the species correlated to the first and second axis (3c). First axis explains 41.7% of the variance, and the second 19.5%.

Códigos (codes): Ac spin - Acanthosyris spinescens; Al cha - Aloysia chamaedryfolia; Al edu - Aloysia gratissima; Ba ano - Baccharis anomala; Ba art - Baccharis articulata; Ba cul - Baccharis cultrata; Ba dra - Baccharis dracunculifolia; Ba mic - Baccharis microdonta; Ca twe - Calliandra tweediei; Ca con - Calyptranthes concinna; Chu sp. - Chusquea sp.; Do vis - Dodonaea viscosa; Eu uru - Eugenia uruguayensis; He ali - Heterothalamus alienus; Li bra - Lithraea brasiliensis; Li mol - Lithraea molleoides; Ma cas - Maytenus cassineformis; Mi ver - Mimosa berroi; Mi bif - Mimosa bifurca; My cis - Myrcianthes cisplatensis; My gig - Myrcianthes gigantea; My par - Myrsine parvula; Ra cis - Radkolferotoma cistifolium; Sc eng - Schinus engleri; Sc len - Schinus lentiscifolius; Sc lon - Schinus longifolius; Sc bux - Scutia buxifolia; Sy rom - Syagrus romanzoffiana.

tendencia nacional a aumentar la superficie de bosques nativos, cabe preguntarse: ¿qué papel y qué importancia tienen estos factores en el control de la heterogeneidad de la vegetación que estamos estudiando? y ¿cómo interactúan estos factores con los factores bióticos y abióticos estudiados? Para las áreas relevadas no disponemos de información sobre intensidad y frecuencia de estas perturbaciones; sólo hay certeza que han estado sujetas al pastoreo, al fuego y a la tala selectiva. La elevada heterogeneidad florística y fisonómica que presentaron los arbustales de Sierra del Yerbal (Unidad 1, Figura 2), así cómo la presencia de leñosas de vida larga y ejemplares aislados de alto porte en algunas de sus parcelas, sugiere que reúne stands en estados sucesionales diferentes. Este parece ser el caso para las subunidades de bosques de las zonas de transición bosquearbustal (Subunidad 3.1) o bosque-pastizal (Subunidad 4.2), sujetas a una presión de uso mayor. En resumen, este trabajo muestra de forma clara que la mayor parte de la variación florística y fisonómica de la vegetación leñosa de las Sierras del Este es interpretable en términos de la acción combinada de factores ambientales como la geología y la topografía. En el nivel fitogeográfico se confirma la continuidad florística de las formaciones de las sierras del este y las formaciones serranas del sur del Brasil, en el macizo de la "Serra do Sudeste", la cual fue evocada por Chebataroff (1942) y más recientemente por Grela (2004). Frizzo & Porto (2004) para la zona de Lavras do Sul, Müller et al. (2007) y Forneck (2007) para la región de Porto Alegre, y Dadalt (2007) para la zona de Bagé, describen formaciones de parches boscosos insertos en pastizales fisonómicamente semejantes a lo observado en este estudio, un de mosaico de vegetación serrana regional ya señalado por Lindman (1906), Rambo (1956) y Leite (2002). Gran parte de las especies serranas identificadas en nuestro estudio encuentran en el Uruguay el límite sur de su área de distribución y pertenecerían a la Provincia Fitogeográfica Paranaense (Brussa & Grela 2007), definida por Prado (2000).

Este trabajo aporta la primera clasificación florística de la vegetación leñosa del Uruguay, y proporciona una tipología alternativa a la tradicional, de índole principalmente fisonómica. Los resultados obtenidos muestran

que si bien la vegetación leñosa de las sierras presenta una uniformidad estructural elevada, existe una variación florística manifiesta en la identificación de varias unidades. En el "bosque serrano", se distinguieron tres unidades, cada una compuesta, a su vez, por dos subunidades. Además, se caracterizaron dos unidades arbustivas de las cuales se contaba con escasos antecedentes (Del Puerto 1987; Bonifacino et al. 1998). Este aspecto del trabajo tiene consecuencias prácticas al menos en dos ámbitos: 1) permite establecer criterios de extrapolación o de contextualización como base para experimentos posteriores al revelar la heterogeneidad que existe dentro de las unidades fisonómicas ya conocidas, y advierte -por lo tanto- sobre las limitaciones del uso de estas unidades; 2) brinda información básica esencial para seleccionar áreas valiosas para la conservación y para realizar evaluaciones de biodiversidad, hasta el momento guiadas sólo por clasificaciones fisonómicas-topográficas.

AGRADECIMIENTOS

A B. Sosa, E. Cabrera, W. Barbosa y J. Silvera, por el apoyo en el trabajo de campo de Sierra del Yerbal y Villa Serrana. A las familias Fleitas, Curbelo, Demicheli y Fagundez por autorizarnos a trabajar en sus propiedades. A.E. Alonso Paz, M.J. Bassagoda y E. Marchesi por su valiosa ayuda en la identificación botánica.

BIBLIOGRAFIA

Babalonas, D; AP Mamolos & M Konstantinou. 1997. Spatial variation in a grassland on soil rich in heavy metals. *Journal of Vegetation Science* 8:601-604.

Backes, A & M Nardino. 2003. Arvores, arbustos e algumas lianas nativas no Rio Grande do Sul. Editora Unisinos, São Leopoldo. Rio Grande. Brasil.

Bonifacino, M; M Cattaneo & L Profumo. 1998. Caracterización fitosociológica de un bosque de quebrada sobre el Arroyo del Potrero, Cuchilla Negra, Dpto. de Rivera. Tesina de grado. Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Montevideo. Uruguay.

Bossi J; L Ferrando; J Montaña; N Campal; H Morales et al. 2001. *Carta geológica del Uruguay*. 1/500000. Versión digital.

- Brussa, CA & IA Grela. 2007. Flora arbórea del Uruguay. Con énfasis en las especies de Rivera y Tacuarembó. Cofusa, Montevideo. Uruguay.
- Brussa, CA; B Majo; C Sans & A Sorrentino. 1993. Estudio fitosociólogico del monte nativo en las nacientes del arroyo Lunarejo. Departamento de Rivera. Facultad de Agronomía, Montevideo. Uruguay. *Boletín de Investigación* 38. Pp. 32.
- CHEBATAROFF, J. 1942. La vegetación del Uruguay y sus relaciones fitogeográficas con el resto de América del Sur. *Revista del Instituto Panamericano de Geografía e Historia* **2**:49-90.
- CONEAT. Sitio internet del PRENADER, Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Montevideo (www.prenader.gub.uy/coneat/, consultado el 10/09/2007).
- DADALT, LP. 2007. Composição e riqueza de espécies em manchas de vegetação lenhosa na Serra do Sudeste, RS, Brasil. Tesina de grado. Universidad Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Biociências. Departamento de Ecología.
- DEL PUERTO, O. 1987. *La extensión de las formaciones arbóreas primitivas en el Uruguay*. Notas técnicas. Facultad de Agronomía, Montevideo. Uruguay.
- Direccion Nacional de Meteorología del Uruguay. Sitio web: www.meteorologia.com.uy/, consultado el 20/08/2007.
- Dufour, JM. 1999. Potentialités et dynamiques végétales en Méditérranée Orientale: la région du Carmel, Israël. Tesis de doctorado, Universidad de Paris-IV Sorbonne, Francia.
- Dufrene, M & P Legendre. 1997. Species assemblage and indicator species: the need for a flexible asymetrical approach. *Ecol. Mongr.* **67(3)**:345-366.
- Forneck, ED. 2007. Estrutura e dinâmica da expansão orestal em mosaico natural de oresta-savana no morro Santana, Porto Alegre, RS, Brasil: da ecologia de grupos de espécies lenhosas à ecologia de população de plântulas de Myrcia palustris DC. (Myrtaceae). Tesis de doctorado. Departamento de Ecologia, Universidad Federal de Rio Grande do Sul.
- Frizzo, TCE & ML Porto. 2004. Zoneamento da vegetação e sua relação com a ocorrência de estruturas mineralizadas na mina Volta Grande, Lavras do Sul, RS, Brasil. *Iheringia*, *Sér. Bot., Porto Alegre*, **59(1)**:5-12.
- GAUCH JR, HG. 1982. *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge Univ. Press. New York. USA.
- Gautreau, P. 2006. Géographies d'une «destruction» des forêts dans un territoire d'herbages. Récits de crise et résilience forestière dans les campos uruguayens du XVIIIe au XXe siècle. Tesis de doctorado, Universidad de Lille 1, Francia.
- Grela, I. 2004. Geografía florística de especies

- arbóreas de Uruguay: propuesta para la delimitación de dendrofloras. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Opción Botánica. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo. Uruguay.
- Grela, I. 2003. Evaluación del estado sucesional de un bosque subtropical de quebradas en el norte de Uruguay. *Acta Botanica Brasilica* **17(2)**:315-324.
- Grela, I & C Brussa. 2003. Relevamiento florístico y análisis comparativo de formaciones arbóreas de Sierra de Ríos (Cerro Largo Uruguay). *Agrociencia* **7(2)**:11-26.
- Leite, PF. 2002. Contribuição ao conhecimento fitogeográfico do sul do Brasil. *Ciência e Ambiente* **24**:51-73.
- LINDMAN, CAM. 1906. A vegetação do Rio Grande do Sul (Brasil Austral). Typographia da "Livraria Universal" de Echenique Irmãos & Cia, Porto Alegre. Edición facsímil en portugués.
- McCune, B & MJ Mefford. 1999. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 4.0. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon. USA.
- McGeoch, MA; BJ Van Resnbburg & A Botes. 2002. The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. *J. Appl. Ecol.* **39**:661-672.
- MGAP. 2004. Cartografía forestal 2004. Información brindada por el sitio web del Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca de Uruguay. Dirección General Forestal (www.mgap.gub.uy/Forestal/DGF.htm).
- MGAP. 2000. Censo agropecuario. Montevideo. Uruguay.
- MÜLLER, SC; GE OVERBECK; J PFADENHAUER & VD PILLAR. 2007. Plant Functional Types of Woody Species Related to Fire Disturbance in Forest–Grassland Ecotones. *Plant Ecology* 1:1-14.
- Overbeck, GE; SC Müller; A Fidelis; J Pfadenhauer; VD Pillar et al. 2007. Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **9**:101-116.
- Panario, D. 1988. *Geomorfología del Uruguay*. Montevideo. Uruguay.
- PILLAR, VD & FL QUADROS. 1997. Grassland-Forest boundaries in southern Brazil. *Coenosis* 12:119-126.
- Pillar, VD. 2003. Dinâmica da expansão florestal em mosaicos de floresta e campos no sul do Brasil. Pp. 209-216 en: Claudino-Sales, V. (org.) *Ecossistemas Brasileiros: Manejo e Conservação*. Expressão Gráfica e Editora, Fortaleza, Brasil.
- Prado, DE. 2000. Seasonally dry forest of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany* **57**(3):437-461.

Rambo, B. 1956. *A Fisionomia do Rio Grande do Sul.* Selbach, Porto Alegre.

Sayagués Laso, L; E Graf & L Delfino. 2000. Análisis de la información publicada sobre composición florística de montes naturales del Uruguay. *Agrociencias* **4(1)**:96-107.

SIPPEL, C & ML PORTO. 2002. Landscape patterns: finding the links between functional types and

soils. Symposium of the International Association for Vegetation Science **45**. Porto Alegre. Anais. Porto Alegre: Gráfica UFRGS. Pp. 96.

SORIANO, A. 1992. The Río de la Plata Grasslands. Pp. 367-407 en Coupland, RT (ed.). *Natural grasslands. Introduction and Western hemisphere*. Elsevier, Amsterdam.

Apéndice. Familia, distribución y hábito de crecimiento de las 85 especies citadas. Hábito de crecimiento según Brussa & Grela (2007) y Backes & Nardino (2003). a: árbol; ab: arbusto. Distribución amplia: especie común en todo el Uruguay; regional: especie restringida a una porción del territorio uruguayo (según Grela 2004).

Appendix. Family, distribution and growth habit of 85 species. Growth habit according to Brussa & Grela (2007) and Backes & Nardino (2003). a: tree; ab: shrub. Species distribution "amplia": present in the entire country; "regional": restricted to a region of Uruguay (according to Grela 2004).

Especie	Familia	Distribución	Hábito
Acanthosyris spinescens (Mart. & Eichler) Griseb.	Santalaceae	amplia	a
Acca sellowiana (O. Berg) Burrett	Myrtaceae	regional	ab
Aegiphila hassleri Briq.	Verbenaceae	regional	ab
Allophylus edulis (A. StHil) Radlk.	Sapindaceae	amplia	a
Aloysia chamaedryfolia Cham.	Verbenaceae	regional	ab
Aloysia gratissima (Gillies & Hook.) Tronc.	Verbenaceae	amplia	ab
Azara uruguayensis (Speg.) Sleumer	Flacourtiaceae	regional	ab
Baccharidastrum triplinervium (Less.) Cabrera	Asteraceae	amplia	ab
Baccharis anomala DC.	Asteraceae	amplia	ab
Baccharis articulata (Lam.) Pers.	Asteraceae	amplia	ab
Baccharis caprariaefolia DC.	Asteraceae	regional	a
Baccharis cultrata Baker	Asteraceae	amplia	ab
Baccharis dracunculifolia DC.	Asteraceae	amplia	ab
Baccharis microdonta DC.	Asteraceae	regional	a
Baccharis pseudotridentata Heering.	Asteraceae	regional	a
Baccharis punctulata DC.	Asteraceae	amplia	ab
Baccharis spicata (Lam.) Baill.	Asteraceae	amplia	ab
Berberis laurina Billberg	Berberidaceae	regional	ab
Blepharocalyx salicifolius (Humb.; Bonp. & Kunth) O.Berg	Myrtaceae	amplia	a
Buddleja grandiflora Cham. & Schltdl.	Buddlejaceae	regional	ab
Buddleja stachyoides Cham. & Schltdl.	Buddlejaceae	regional	a
Buddleja thyrsoides Lam. subsp. angusticarpa E.M. Norman & L.B. Smith	Buddlejaceae	amplia	ab
Calliandra tweediei Bentham	Fabaceae	regional	ab
Calyptranthes concinna De Candolle	Myrtaceae	regional	ab
Celtis iguanea (Jacquin) Sargent	Ulmaceae	amplia	ab
Celtis tala Gilli Planchon	Ulmaceae	amplia	a
Cephalanthus glabratus (Spreng.) K. Schum.	Rubiaceae	amplia	ab
Chusquea sp.	Poaceae	regional	ab
Cestrum parquii L'Her.	Solanaceae	amplia	ab
Citharexylum montevidense (Spreng.) Moldenke	Verbenaceae	amplia	a
Colletia paradoxa (Sprengel) Escalante	Rhamnaceae	regional	ab
Condalia buxifolia Reissek	Rhamnaceae	regional	ab
Daphnopsis racemosa Grisebach	Thymelaceae	amplia	ab
Dodonaea viscosa (Linnaeus) Jacquin	Sapindaceae	regional	ab
Escallonia bifida Link & Otto	Saxifragaceae	regional	a
Eugenia uniflora Linnaeus	Myrtaceae	regional	ab

Apéndice. Continuación. **Appendix**. Continued.

Especie	Familia	Distribución	Hábito
Eugenia uruguayensis Cambessèdes	Myrtaceae	amplia	a
Eupatorium buniifolium Hook. & Arn.	Asteraceae	amplia	ab
Eupatorium serratum Spreng.	Asteraceae	regional	a
Eupatorium squamulosum	Asteraceae	amplia	ab
Ficus luschnathiana (Miqel) Miqel	Moraceae	amplia	a
Gochnatia polymorpha subsp. Ceanothifolia (Less.) Cabrera	Asteraceae	regional	ab
Guettarda uruguensis Chamisso & Schlechtendal	Rubiaceae	amplia	ab
Heterothalamus alienus (Sprengel) Kuntze	Asteraceae	regional	ab
Ilex paraguariensis A. StHill.	Aquifoliaceae	regional	a
Jodina rhombifolia (Hook & Arn.) Reissek	Santalaceae	amplia	a
Lantana camara L.	Verbenaceae	amplia	ab
Lithraea brasiliensis Marchand	Anacardiaceae	regional	a
Lithraea molleoides (Velloso) Engler	Anacardiaceae	amplia	a
Maytenus cassineformis Reissek	Celastraceae	restringida	ab
Maytenus ilicifolia Reissek	Celastraceae	amplia	ab
Mimosa berroi Burkart	Fabaceae	amplia	ab
Mimosa bifurca Benth.	Fabaceae	restringida	ab
Myrceugenia euosma (Berg) D.Legrand	Myrtaceae	regional	ab
Myrceugenia glaucescens (Cambess.) D. Legrand & Kausel	Myrtaceae	amplia	ab
Myrcianthes cisplatensis (Cambessèdes.) O.Berg	Myrtaceae	amplia	a
Myrcianthes gigantea (D.Legrand) D.Legrand	Myrtaceae	restringida	ab
Myrcianthes pungens (Berg) D.Legrand	Myrtaceae	regional	a
Myrrhinium atropurpureum var. octandrum Bentham	Myrtaceae	amplia	a
Myrsine coriacea (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult.	Myrsinaceae	amplia	a
Myrsine parvula (Mez) Otegui	Myrsinaceae	amplia	a
Ocotea acutifolia (Nees) Mez	Lauraceae	amplia	a
Ocotea puberula (Rich.) Nees	Lauraceae	regional	a
Phytolacca dioica L.	Phytolaccaceae	regional	a
Pouteria salicifolia (Sprengel) Radlkofer	Sapotaceae	amplia	a
Prunus subcoriacea (Chod. & Hassl.) Koehne	Rosaceae	regional	a
Radlkoferotoma cistifolium Kuntze	Asteraceae	restringida	ab
Sapium glandulosum (L.) Morong	Euphorbiaceae	regional	a
Schinus engleri F.A.Barkley	Anacardiaceae	amplia	ab
Schinus lentiscifolius Marchand	Anacardiaceae	regional	ab
Schinus longifolia (Hassler) F.A.Barkley	Anacardiaceae	amplia	a
Scutia buxifolia Reissek	Rhamnaceae	amplia	a
Sebastiania brasiliensis Sprengel	Euphorbiaceae	amplia	a
Sebastiania commersoniana (Baill.) L.B.Sm. & B.J.Downs	Euphorbiaceae	amplia	a

Agosto de 2009

Apéndice. Continuación. **Appendix**. Continued.

Especie	Familia	Distribución	Hábito
Senecio brasiliensis (Spreng.) Less.	Asteraceae	amplia	ab
Solanum mauritianum (Scop.)	Solanaceae	amplia	ab
Styrax leprosus Hooker & Arnott	Styracaceae	regional	a
Syagrus romanzoffiana (Cham.) Glassman	Arecaceae	amplia	a
Tripodanthus acutifolius (Ruiz et Pav.) Tiegh.	Loranthaceae	amplia	ab
Trixis praestans (Vell.) Cabr.	Asteraceae	amplia	ab
Vitex megapotamica (Spreng.) Mold.	Verbenaceae	regional	a
Xylosma schroederi Sleumer ex Herter	Flacourtiaceae	regional	ab
Xylosma tweediana (Clos.) Eichler	Flacourtiaceae	amplia	a
Zanthoxylum hyemale A. StHil.	Rutaceae	amplia	a
Zanthoxylum rhoifolium Lam.	Rutaceae	amplia	a