

EFECTOS DE LA GANADERÍA EN LAS DINÁMICAS DEL BOSQUE NATIVO EN URUGUAY

Rafael Bernardi¹, Pablo Raftópulos², Mauro Berazategui³, Verónica Etchebarne⁴

RESUMEN

Recientes avances en la comprensión de la distribución de los bosques, sabanas y pastizales a nivel global han puesto de relevancia el rol de la ganadería como determinante de las dinámicas de cambio de estos ecosistemas. En efecto, tanto los fuegos frecuentes como el pastoreo generan una retroalimentación con el estrato del pastizal al limitar el crecimiento de árboles y la expansión de los bosques. Las densidades ganaderas en Uruguay están entre las más altas de la región, lo cual podría explicar la baja cobertura de bosques pese a que los niveles de precipitación en el presente serían suficientes para mantener mayor cobertura arbórea. La reducción de la presión ganadera resulta en el crecimiento de árboles y arbustos en los pastizales en diversos sitios del Uruguay. Estos procesos son mediados por factores locales como el tipo de suelo y la disponibilidad de agua. Este trabajo pretende analizar el rol del ganado sobre los sistemas de leñosas en Uruguay, considerando el conocimiento actual sobre las dinámicas de cambio. Se plantean asimismo algunas consideraciones con respecto a la investigación futura y al manejo de estos ecosistemas productivos, buscando generar estados más deseables desde el punto de vista ambiental y social.

Palabras clave: Campos, estados alternativos, fuego, herbivoría, transiciones bosque-pastizal.

INTRODUCCIÓN

Trabajos recientes muestran que la ganadería tiene efectos muy significativos sobre los ecosistemas a nivel global y es un fuerte determinante de la distribución de bosques, pastizales y sabanas (Anadón *et al.*, 2014; Dantas *et al.*, 2016; Staal *et al.*, 2016; Bernardi *et al.*, 2019a; 2019b). Las densidades ganaderas en Uruguay están entre las más altas de la región, y en los últimos años se ha ampliado la evidencia que muestra que el ganado afecta significativamente las dinámicas de cambio de los bosques nativos y las

leñosas en los Campos Uruguayos (Gautreau, 2006; Etchebarne y Brazeiro, 2016; Brazeiro *et al.*, 2018; Bernardi *et al.*, 2016b, 2019a). En este trabajo se busca presentar una síntesis para comprender mejor estos efectos y plantear algunas reflexiones para una mejor comprensión y gestión de estos sistemas.

En Uruguay, los bosques nativos se sitúan en general a lo largo de cursos de agua o en sierras rocosas, mientras que la presencia de árboles en las planicies alejadas de los cursos de agua es extremadamente infrecuente. En efecto, Uruguay presenta valores notablemente bajos de cobertura de bosque

¹ Ing. PhD. Depto. de Ecología y Gestión Ambiental. CURE, UDELAR.

² Bach. Licenciatura en Diseño de Paisaje, CURE, UDELAR.

³ MSc. Depto. de Ecología y Gestión Ambiental. CURE, UDELAR.

⁴ Lic.Cs. Bs. Mag., Proyecto REDD+ Uruguay, MGAP-MA.

(4,7%, MGAP, 2018) a pesar de contar con una precipitación anual que podría sostener una cobertura mucho más abundante. La baja superficie de bosques ha sorprendido a los científicos desde hace décadas, incluyendo al propio Darwin en su visita a la región, que durante el viaje del Beagle, notó la «ausencia general, casi completa», «notable» de árboles en Uruguay a pesar del nivel relativamente alto de lluvias (Darwin, 1890).

A pesar de su importancia para orientar el manejo ecosistémico, las razones que explican la distribución y dinámicas de cambio de bosques nativos y leñosas en la matriz de pastizales del Uruguay no son todavía bien comprendidas. Existen varias razones para esto. En primer lugar, las dinámicas propias de los sistemas mixtos pastizal-arbóreos son todavía objeto de debate y de descubrimientos recientes a nivel global (Hirota *et al.*, 2011; Staver *et al.*, 2011; Van nes *et al.*, 2018). Estos muestran que las dinámicas de fuego y herbivoría pueden jugar un rol de importancia en la distribución actual de pastizales y sabanas. Estos factores pueden mantener pastizales y sabanas aún en condiciones climáticas conducentes para sostener bosques. y pueden contribuir a explicar la poca presencia de bosque en Uruguay (Etchebarne y Brazeiro, 2016; Brazeiro *et al.*, 2018; Bernardi *et al.*, 2016b, 2019a). En segundo lugar, no se dispone de suficiente información sobre la distribución de bosques y sabanas en épocas pre-hispánicas. Finalmente, contamos con poca información sobre deforestación y cambios de uso del suelo (ej. agricultura) en épocas recientes (Westoby *et al.*, 1989; Gatreau, 2006; Traversa y Reyes, 2013; Rusch *et al.*, 2017; Brazeiro *et al.*, 2018; Bernardi *et al.*, 2019a). A continuación se brinda una perspectiva global sobre las dinámicas en los sistemas mixtos de leñosas y pastizales y se revisa la génesis histórica de los ecosistemas de la región, con énfasis en los efectos de la ganadería. En segundo lugar, analizamos los principales procesos y mecanismos que podrían estar actuando en Uruguay y finalmente se describen potenciales implicancias del conocimiento sobre estas dinámicas para el manejo de nuestros bosques y de los sistemas ganaderos.

CONTEXTO GLOBAL Y GÉNESIS HISTÓRICA DE LOS PASTIZALES Y BOSQUES DE LA REGIÓN

La distribución global de bosques, sabanas y pastizales es objeto de estudio desde las observaciones de los primeros naturalistas que evidenciaron una relación entre la vegetación y el clima de una región (Darwin, 1890; Von Humboldt y Bonpland, 1807). La cobertura del suelo varía de pastizales a bosques a medida que los climas se vuelven más húmedos y cálidos al facilitar el crecimiento de plantas leñosas. A su vez, estos procesos están mediados por condiciones locales como la existencia de cursos de agua, la posición en la topografía, la profundidad y textura del suelo y la rocosidad, la dispersión de propágulos, entre otros (Stevens, 1992; Turner *et al.*, 2004 House *et al.*, 2003; Mills *et al.*, 2013; Brown, 1994; Carlucci *et al.*, 2011; Fujita y Mizuno, 2015; Fujita, 2016). Sin embargo, existen discrepancias observadas a nivel global entre las condiciones climáticas y la cobertura arbórea, particularmente en el rango de precipitación entre 1.000 y 1.500 mm/año (Hirota *et al.*, 2011; Staver *et al.*, 2011), donde se sitúa Uruguay (aprox. 1.300 mm/año) que no pueden explicarse por condiciones climáticas o ambientales.

Recientemente se han evidenciado no-linealidades en los factores que determinan la cobertura arbórea, principalmente a través de una retroalimentación positiva entre la presencia de pastizales y los incendios frecuentes. Los incendios generan mortalidad en especies leñosas y limitan la expansión de los bosques, resultando en paisajes abiertos con una cobertura relativamente continua de vegetación herbácea y especies leñosas dispersas adaptadas al fuego. Estas dinámicas implican que sitios con las mismas condiciones climáticas y ambientales pueden presentar “estados alternativos” de bosques y sabanas (Hoffmann *et al.*, 2000; Hirota *et al.*, 2011; Staver *et al.*, 2011; Van Nes *et al.*, 2018). La herbivoría puede también mantener estados de baja cobertura arbórea (como los pastizales) y limitar la expansión de los bosques, a la vez que reemplaza al fuego como consumidor de biomasa (Archer, 1994; Bond *et al.*, 2003; Asner *et al.*, 2004; Archibald y

Hempson, 2016; Dantas *et al.*, 2016; Bernardi *et al.*, 2019b).

Los patrones originarios de la distribución de bosques y sabanas de esta región, particularmente dispuestos en zonas de mayor escorrentía, pueden estar asociados a un clima pasado más seco. Los Campos y Pampas del Sudeste de Sudamérica son pastizales muy antiguos, y han sido recientemente considerados primarios u originarios («*old-growth*») (Veldman, 2015), en un paralelismo con los bosques "primarios" por su composición y biodiversidad. Tienen su génesis en una época considerablemente más seca y fría, con períodos secos y fríos extremos que se manifestaron desde al menos hace 13.000 años (Piovano *et al.*, 2009). En estos períodos la precipitación era insuficiente para mantener bosques. Existe evidencia fósil de una abundante megafauna sostenida por estos extensos pastizales (Bakker *et al.*, 2016), y es probable que tuvieran regímenes de fuego más frecuentes que en la actualidad.

Más recientemente, existe evidencia sobre un incremento de los regímenes de fuego, posiblemente asociados a la presencia humana ~7.000 años atrás (Behling *et al.*, 2007), junto con el declive de la megafauna local. Más recientemente, el ganado fue introducido durante la primera mitad del siglo XVII (Moraes, 2007). En la actualidad, la frecuencia de incendios en Uruguay es particularmente baja (Di Bella *et al.*, 2006; Bernardi *et al.*, 2016b), posiblemente debido a las altas cargas ganaderas y a prácticas de control, aunque existen algunas zonas del Uruguay con fuegos recurrentes, como es el caso de las zonas periódicamente inundables o zonas temporalmente abandonadas, donde el fuego suele utilizarse para mejorar la palatabilidad del pastizal.

En la actualidad los niveles de precipitación son favorables para la formación de estructuras boscosas. El clima se ha vuelto más húmedo y cálido, tendencia que se ha acentuado durante el siglo pasado (Haylock *et al.*, 2006), y que se espera continúe con el calentamiento global (Marengo *et al.*, 2010; Stocker *et al.*, 2013). Sin embargo, los grandes rasgos paisajísticos originados en los períodos climáticos más secos probablemente se han

mantenido asociados a los regímenes actuales de manejo de pastizales, donde la ganadería aparece como un factor determinante en la limitación de la expansión arbórea en los pastizales (Cingolani *et al.*, 2014; Bernardi *et al.*, 2016b; Etchebarne y Brazeiro, 2016; Brazeiro *et al.*, 2018).

El efecto de la ganadería sobre los bosques y árboles desde su introducción es difícil de cuantificar, ya que estos sistemas han sufrido cambios producto del corte para alambrados, leña y combustible y la tala rasa para la agricultura cuya magnitud no es plenamente conocida (Carrere, 1990; Alonso-Paz y Bassagoda, 1999; Alonso-Paz, 2005, Delfino *et al.*, 2005; Gautreau, 2006; Ríos *et al.*, 2011). Sin embargo, es razonable pensar que su rol en la magnitud del impacto humano sobre la extensión de los bosques es significativo.

EL ROL DE LA GANADERÍA EN LAS TRANSICIONES ENTRE BOSQUES Y PASTIZALES

Diversos trabajos han abordado los efectos de las prácticas ganaderas sobre los pastizales (e.g. Altesor *et al.*, 2005; 2006; 2010; Haretche y Rodríguez, 2006; Lezama *et al.*, 2014). En cuanto al efecto sobre los árboles y bosques, existen estudios para el sudeste de Sudamérica (Pillar y Quadros, 1997; Müller *et al.*, 2012; Blanco y Alabama, 2014; Bernardi *et al.*, 2016b) y Uruguay (Baez y Jaurena, 2000; Rivas 2005; Brazeiro *et al.*, 2018; Etchebarne y Brazeiro, 2016; Bernardi *et al.*, 2019a; Gallego, 2020). Estos trabajos reflejan diferentes efectos y variables que pueden influir en la dinámica bosque pastizal. La ganadería puede afectar la distribución, estructura y composición de las leñosas a través de efectos directos e indirectamente. La ganadería puede limitar la regeneración y expansión del bosque sobre el pastizal a través del pisoteo y el ramoneo de las plántulas y juveniles (Kauffman y Krueger, 1984; Fleischer, 1994; Yates *et al.*, 2000; Allock y Hick, 2004; Altesor *et al.*, 2006; Macias *et al.*, 2014; Etchebarne y Brazeiro, 2016; Brazeiro *et al.*, 2018). Por otra parte, la ganadería afecta los regímenes de fuego a través de la reducción de la materia combustible y la conectividad

del estrato herbáceo (Pillar y Quadros, 1997; Langevelde *et al.*, 2002), reduciendo su efecto negativo sobre el crecimiento de árboles. El resultado neto de estos efectos dependerá de las frecuencias e intensidades de las presiones de fuego y herbivoría y de condiciones locales. La supresión del fuego y sustitución por la herbivoría como perturbación dominante puede resultar en la alteración de la composición, distribución y estructura de las leñosas (Hoffmann y Moreira, 2002; Silva y Batalha, 2010; Bernardi, 2019b). La ganadería afecta la estructura de las leñosas, reduciendo la altura y generando una estructura de tipo arbustiva, por la aparición de brotes laterales y daño apical debido al ramoneo (Bernardi *et al.*, 2019b). Estas interacciones a nivel tropical y subtropical global han sido analizadas empíricamente (Figura 1).

Varios estudios muestran que es frecuente la transición de pastizal a bosque en zonas de exclusión del ganado y de supresión de los incendios o al evitar la remoción directa de la vegetación (ej. por chirquera) (Oliveira y Pillar, 2004; Ratajczak *et al.*, 2011; Gallego *et al.*,

2020; Etchebarne-Palla *et al.*, sometido). Por ejemplo, manejos de exclusión ganadera en zonas de sierras apoyan la hipótesis de que el pastoreo del ganado reduce el avance del bosque sobre el pastizal (~75%) (Brazeiro *et al.*, 2018). La expansión de bosques en las sierras es una tendencia asociada a períodos de reducción del pastoreo ovino (Bernardi *et al.*, 2019b).

En cuanto a las dinámicas de transición entre los pastizales y bosques, existen múltiples trayectorias a través de las que un pastizal puede transformarse en un bosque; frecuentemente se da a través de un estado de arbustal. Estos tres estados se consideran "estables", en el sentido en que son estados relativamente bien definidos en los que existe una nueva cobertura dominante y son mantenidos por mecanismos de retroalimentación. Una vez establecidos, estos estados tienden a mantenerse, aún si cambian las condiciones ambientales o de manejo (por ejemplo, si los árboles han crecido lo suficiente para escapar de la herbivoría o si la conectividad del estrato herbáceo se interrumpió por el sombreado de

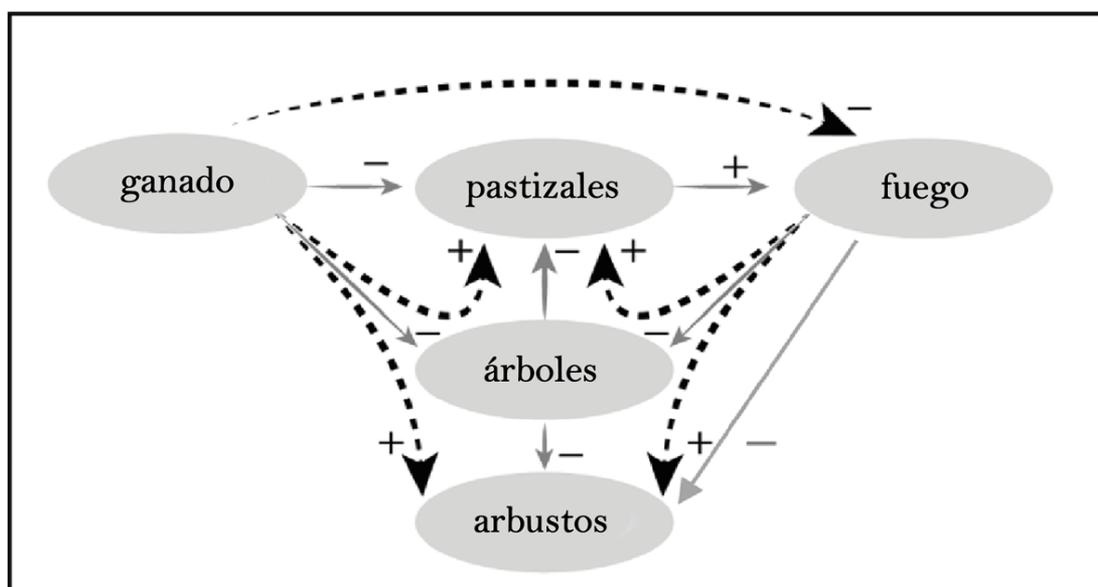


Figura 1. Modelo de efectos de las relaciones entre el ganado, el estrato herbáceo, la frecuencia de incendios, y la cobertura de árboles y arbustos en trópicos y subtropicales. Se indican los efectos positivos y negativos, mientras que las líneas punteadas indican los efectos indirectos. El ganado reduce la cobertura herbácea y el combustible para los incendios, lo que favorece la expansión de leñosas. Sin embargo, el pisoteo y ramoneo del ganado también reduce el crecimiento de los árboles, favoreciendo a los arbustos de rápido crecimiento y árboles pequeños que serían altamente susceptibles a los fuegos. (Adaptado de Bernardi *et al.*, 2019b.)

las leñosas). Sin embargo, nuevos regímenes de fuego o ganado pueden hacer variar la estructura o composición en lo que lo llaman fases. Por ejemplo, pueden tener variaciones estructurales (ej. pastizal con dos estratos, pastizal con tres estratos) o de composición (ej. arbustal dominado por una u otra especie) (Gallego *et al.*, 2020). Es importante destacar entonces que simplemente con revertir el manejo (ej. exclusión que pasa a pastoreo) no se pueden revertir necesariamente los cambios. Por ende, para pensar en sistemas en que se quiera conservar o recuperar sistemas con leñosas, es necesario incluir en la planificación y gestión estos procesos, incluyendo los diferentes estados por los que pueden transicionar, como el de arbustal. En la Figura 2 se

plantea un esquema conceptual sobre estas transiciones.

En este contexto, dependiendo de las condiciones ambientales locales (suelo, disponibilidad de agua, topografía, etc.) y de las cargas ganaderas, existen situaciones que facilitan la colonización de especies leñosas, sea arbustos o árboles, en la matriz de pastizal. Brazeiro *et al.* (2018) propone que este avance del bosque, en un sitio de Sierras del Este, se da principalmente asociado a la distancia al bosque y a la presencia de rocas como sitios de protección frente al ganado, permitiendo regeneración de leñosas incluso en los sitios pastoreados. Esto es coincidente con lo expuesto por Carlucci *et al.* (2011) para la región del Sur de Brasil. Otros mecanismos

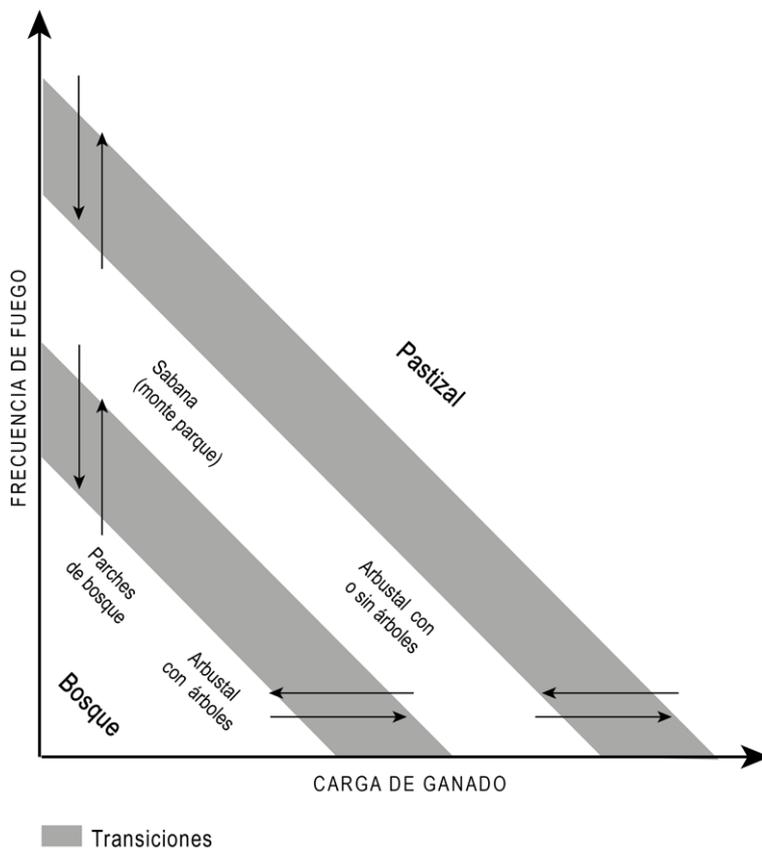


Figura 2. Modelo de efectos del pastoreo y el fuego en la transición entre pastizales y bosques. Las diferentes condiciones del ecosistema en cuanto a cobertura de leñosas pueden considerarse estados «estables» con dinámicas de retroalimentación y suceden en escalas temporales diferentes según el sentido en que se produzcan. Estas dinámicas y el estado en que esté el sistema dependen de las condiciones locales para el establecimiento de leñosas y del manejo de estos sistemas.

que pueden actuar en la colonización de especies leñosas es la presencia de especies nodrizas, en general leñosas, que facilitan la colonización de otras especies de árboles o arbustos (Callaway y Walker, 1997; Holmgren *et al.*, 1997; Gómez-Aparicio *et al.*, 2004; Muhamed *et al.*, 2013; Guido *et al.*, 2017). Estas pueden ser especies que se establecen en un pastizal de forma aislada y dispersa, quizá porque crecieron en las llamadas «ventanas de oportunidad» de condiciones climáticas favorables (Holmgren *et al.*, 2006) y que escaparon al “cuello de botella” impuesto por el ganado en un período de baja presión de pastoreo, o por características que las hacen más resistentes. Por ejemplo, las tasas de supervivencia de leñosas en campos pastoreados estarían asociadas a la presencia de espinas como defensas ante el ganado (Bernardi *et al.*, 2015). Las especies nodrizas pueden servir de percha para que aves se posen y depositen semillas, servir para dar protección a plántulas frente al pastoreo y condiciones adversas, o generar condiciones positivas de humedad y nutrientes (Callaway y Walker, 1997; Holmgren *et al.*, 1997). Esto puede resultar en la formación de núcleos de expansión del bosque, que asociados a una disminución de la carga ganadera, pueden resultar en una cobertura forestal continua.

Un ejemplo de esto son los avances de *Vachellia caven*, espinillo, sobre todo el litoral Oeste del país. Brazeiro *et al.* (2018), identifica algunas especies que podrán estar sirviendo como nodrizas en las sierras del este, destacando a *Daphnopsis racemosa* y *Colletia paradoxa*. Otras especies que se pueden destacar en estos sistemas de arbustales en Sierras del Este, que son aquellas que colonizan pastizales, son la Chirca de monte o Candela (*Dodonaea viscosa*), la Envira (*Daphnopsis racemosa*) y la Aruera (*Lithraea brasiliensis*) (Etchebarne-Palla *et al.*, sometido). Estas especies parecen ser importantes en la colonización de pastizales, tanto en sitios pastoreados como sin pastoreo. Pero, al disminuir el ganado, entran en juego otras especies, sobretodo asteráceas, Romerillo *Heterothalamus alienus*, u otras chircas como *Baccharis cognata*, *B. cultrata*, *B. microdonata* (Etchebarne-Palla *et al.*, sometido). A la inversa ocurre con las especies que parecen

poder establecerse en sectores con ganado ovino, como *Scutia buxifolia*, *Xylosma tweediana*, *Zanthoxylum* sp. o *Baccharis articulata* (Etchebarne-Palla *et al.*, sometido), aunque en estos casos, el ganado ovino limitaría el reclutamiento de nuevas especies leñosas.

Según lo mencionado anteriormente podemos tener avances de bosque asociados al pasaje pastizal-arbustal-bosque, pero también asociado a nucleación de especies en sitios seguros (rocas), o árboles o arbustos que tienen la oportunidad de establecerse y funcionan como percha de aves y efecto nodriza, sería un modelo más de pastizal-pastizal con árboles aislados-islas de bosque-bosque. Las condiciones ambientales locales podrían determinar que, en determinado sitio, los estados de la vegetación se mantengan por ejemplo en pastizal, o solo transcurran hasta arbustal, y no llegar necesariamente a una formación boscosa (ej. Pereira Machín, 2013; Altesor *et al.*, 2019; Etchebarne-Palla *et al.*, sometido).

Debe destacarse que en los sistemas de pastizal y bosque estudiados en Uruguay no siempre es posible diferenciar el efecto del ganado del fuego, ya que pueden ser prácticas muy unidas. Es necesario entender cómo afectan diferencialmente estas variables, y qué sucede con manejos intermedios (ej. bajar carga ganadera pero no excluir), y aquellos que podrían ser complementados con prácticas como plantación o manejo forestal sostenible (ej. raleo, etc.). En definitiva, existe la necesidad de continuar profundizando el conocimiento de cómo responden los diferentes sistemas mixtos de pastizales y leñosas a diferentes cargas ganaderas y tipos de ganado, y a la interacción con otras perturbaciones, como el fuego o la remoción mecánica.

IMPLICANCIAS Y APLICACIONES DEL CONOCIMIENTO DE LAS DINÁMICAS BOSQUE-PASTIZAL

Como se ha visto, el manejo ganadero puede afectar significativamente la dinámica de los pastizales, arbustales, sabanas y bosques. A su vez, las dinámicas de cambio entre pastizales y bosques pueden afectar la ganadería y otras actividades en el territorio. Los ecosistemas determinan la forma de vida de

las sociedades, sostienen las actividades de la población y están directamente relacionados con la salud humana (Folke *et al.*, 2011). Además de la importancia de contar con conocimiento básico sobre nuestros ecosistemas, entender estas dinámicas tiene aplicaciones de manejo, ya que se necesita información para poder gestionar los bosques y las leñosas considerando la potencial distribución de estas formaciones vegetales en el clima actual y futuro. Esto permite planificar estrategias de conservación con una mirada integral, que mantengan la integridad y biodiversidad de los ecosistemas de pastizal, los bosques y los sistemas acuáticos, así como sus servicios, como la provisión de agua, el sustento de la producción ganadera, el secuestro de carbono y valores culturales y materiales entre otros aspectos (Ojeda y Aguirre, 2012; Bernardi *et al.*, 2016; Brazeiro, 2014; 2018). Además, también permitirá informar políticas de restauración o de «renaturalización» (Perino *et al.*, 2019) de los paisajes productivos. Por ejemplo, se pueden aplicar para incrementar la captura de carbono en biomasa forestal, o utilizar para estimar las zonas de amortiguación ribereña con condiciones adecuadas para el crecimiento del bosque ripario, así como generar acciones de manejo en áreas protegidas o de relevancia ecológica, a la vez que permitan cumplir con las políticas nacionales, por ejemplo, las de cambio climático. Uruguay, en el marco de su Contribución Determinada a Nivel Nacional (CDN), plantea el aumento de stocks de carbono con un objetivo condicional del aumento del 5% de bosque nativo para el 2025. En este contexto, la síntesis de información que hoy se encuentra dispersa es esencial para poder avanzar en la planificación de intervenciones para la expansión y manejo del bosque nativo y es necesario trabajar con el sector agropecuario para poder buscar alternativas de compatibilizar producción y conservación.

Esta discusión es también relevante para la controversia actual a nivel internacional sobre los bosques y arbustales en pastizales (White *et al.*, 2000; Bond, 2008; Bond y Parr, 2009; Veldman y Putz, 2011; Luza *et al.*, 2014; Carlucci *et al.*, 2016; Overbeck *et al.*, 2016). Esta preocupación se ha acentuado en los últimos años debido a procesos de invasión

de arbustos en pastizales ganaderos (Puyravaud *et al.*, 2003; Banfai y Bowman, 2006; Gautreau, 2006; Silva *et al.*, 2008; Wigley *et al.*, 2009; Garibotto *et al.*, 2017; Brussa, 2018). Esto se ha asociado, globalmente, a cambios de temperatura y composición atmosférica por efecto antrópico (Whittaker, 1975; Drake *et al.*, 1997; Bond *et al.*, 2003; Woodward *et al.*, 2004; Sankaran *et al.*, 2005) y localmente a sobrepastoreo (Pillar y Quadros, 1997; Müller *et al.*, 2012; Blanco y Alabama, 2014) e introducción de especies arbustivas y arbóreas invasoras (Nebel y Porcile, 2006; Brugnoli *et al.*, 2009; de Abreu *et al.*, 2011; ver Blumetto y Brazeiro en esta serie). Las leñosas, sea como bosques o sabanas, pueden verse como una amenaza para los pastizales desde ámbitos productivos y científicos (Veldman y Putz, 2011; Grau *et al.*, 2014; Overbeck *et al.*, 2016). Sin embargo, forman parte de la integridad ecosistémica de estas regiones y contribuyen a sus servicios ecosistémicos, como por ejemplo producción de gramíneas de alto valor forrajero, hábitat para las aves de pastizal, secuestro de carbono en suelo, y también aspectos culturales y sociales.

Esta breve revisión dista mucho de ser exhaustiva, aunque pretendió abordar algunas de las cuestiones más relevantes para la comprensión de las dinámicas y abrir algunas interrogantes sobre cómo se insertan los bosques y leñosas en la matriz y paisajes de pastizal y sobre la ganadería como uno de sus determinantes principales. Profundizar la investigación en estos temas y en la aplicación de prácticas en el sector ganadero y de manejo forestal puede permitir alcanzar estados más deseables para nuestros ecosistemas desde el punto de vista ambiental, social y productivo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALONSO-PAZ, E.** 2005. Desarrollo urbano-turístico y monte psamófilo. Seminario Compartiendo Conocimientos sobre el Monte Indígena. Intendencia Municipal de Montevideo.
- ALONSO-PAZ, E.; BASSAGODA, M. J.** 1999. Los bosques y los matorrales psamófilos en el litoral platense y atlántico del Uruguay. Comunicaciones Botánicas del Museo de Historia Natural de Montevideo.

- ALTESOR, A.; OESTERHELD, M. et al.** 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology* 179(1): 83-91.
- ALTESOR, A.; PIÑEIRO, G. et al.** 2006. Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science* 17(3): 323-332.
- ALTESOR, A.; AYALA, W.; PARUELO, J.M.** (Eds.) 2011. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Montevideo (UY): INIA. 234 p. (Serie FPTA-INIA; 26)..
- ALTESOR, A.; GALLEGO, F. et al.** 2019. Determinación de transiciones entre estados y/o fases en pastizales de Uruguay: una aproximación basada en la valoración participativa. In: Altesor A.; López-Mársico, L.; Paruelo J.M. (Eds.). Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales II. Montevideo: INIA. p. 73-84. (Serie FPTA-INIA; 69).
- ANADÓN, J.D.; SALA, O.E. et al.** 2014. Effect of woody-plant encroachment on livestock production in North and South America. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(35): 12948-12953.
- ARCHER, S.** 1994. Woody plant encroachment into southwestern grasslands and savannas: rates, patterns and proximate causes. *Ecological implications of livestock herbivory in the West*.
- ARCHIBALD, S.; HEMPSON, G.P.** 2016. Competing consumers: contrasting the patterns and impacts of fire and mammalian herbivory in Africa. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 371(1703): 20150309.
- ASNER, G.P.; ELMORE, A.J. et al.** 2004. Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 29: 261-299.
- BAEZ, F.; JAURENA, M.** 2000. Regeneración del palmar de butiá (*Butia capitata*) en condiciones de pastoreo: Relevamiento de establecimientos rurales de Rocha. PROBIDES, Rocha, Uruguay.
- BAKKER, E.S.; GILL, J.L. et al.** 2016. Combining paleo-data and modern exclosure experiments to assess the impact of megafauna extinctions on woody vegetation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113(4): 847-855.
- BANFAI, D.S.; BOWMAN, D.M.J.S.** 2006. Forty years of lowland monsoon rainforest expansion in Kakadu National Park, Northern Australia. *Biological Conservation* 131(4): 553-565.
- BEHLING, H.; PILLAR, V.D. et al.** 2007. Late-Holocene fire history in a forest-grassland mosaic in southern Brasil: Implications for conservation. *Applied Vegetation Science* 10(1): 81-90.
- BERNARDI, R.E.; DE JONGE, I.; HOLMGREN, M.** 2015. Tree cover effects on grasslands productivity in subtropical South America. *Resilience of Tropical Ecosystems. Proceedings of the Annual Conference of the Society for Tropical Ecology*. Zurich.
- BERNARDI, R.E.; DE JONGE, I.K.; HOLMGREN, M.** 2016a. Trees improve forage quality and abundance in South American subtropical grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 232, 227-231.
- BERNARDI, R.E.; HOLMGREN, M. et al.** 2016b. Why are forests so scarce in subtropical South America? The shaping roles of climate, fire and livestock. *Forest Ecology and Management* 363.
- BERNARDI, R.E.; BUDEBERG, M. et al.** 2019a. Forests expand as livestock pressure declines in subtropical South America.
- BERNARDI, R.E.; STAAL, A. et al.** 2019b. Livestock Herbivory Shapes Fire Regimes and Vegetation Structure Across the Global Tropics.
- BOND, W.J.** 2008. What limits trees in C4 grasslands and savannas?. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: 641-659.
- BOND, W.J.; MIDGLEY, G.F. et al.** 2003. The importance of low atmospheric CO2 and fire in promoting the spread of grasslands and savannas. *Global Change Biology* 9(7): 973-982.
- BOND, W.J.; PARR, C.L.** 2010. Beyond the forest edge: Ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. *Biological Conservation* 143(10): 2395-2404.
- BRAZEIRO, A.; BRUSSA, P.; TORANZA, C.** 2018. Interacciones complejas mediadas por el ganado controlan la dinámica del ecotono bosque-pastizal en paisajes serranos de Uruguay.

- BRAZEIRO, A. (Ed.)** 2018 Recientes avances en investigación para la gestión y conservación del bosque nativo de Uruguay. Facultad de Ciencias, MGAP, BMEL. Montevideo.
- BROWN, D.G.** 1994. COMPARISON OF VEGETATION-TOPOGRAPHY RELATIONSHIPS AT THE ALPINE TREELINE ECOTONE. *Physical Geography* 15(2): 125-145.
- BRUGNOLI, E.; MASCIADRI, S.; MUNIZ, P.** 2009. BASE de DATOS de ESPECIES EXÓTICAS e INVASORAS en URUGUAY, un INSTRUMENTO para la GESTION AMBIENTAL y COSTERA. Sección Oceanología. Facultad de Ciencias.
- BRUSSA, P.** 2018. Ecotono bosque-pastizal serrano: Efectos del ganado en la expansión del bosque. BEC. Facultad de Ciencias. Universidad de la República.
- CALLAWAY, R.M.; WALKER, L.R.** 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78(7), 1958-1965.
- CARLUCCI, M.B.; DUARTE, L.D.S. et al.** 2011. Nurse rocks influence forest expansion over native grassland in southern Brazil. *Journal of Vegetation Science* 22(1): 111-119.
- CARLUCCI, M.; LUZA, A.; HARTZ, S.; DUARTE, L.** 2016. Forests, shrublands and grasslands in southern Brazil are neglected and have specific needs for their conservation. Reply to Overbeck et al. *Natureza & Conservação*, 14(2): 155-157.
- CARRERE, R.** 1990. Desarrollo forestal y medio ambiente en el Uruguay. 2. El bosque natural uruguayo: caracterización general y estudios de caso. Serie Investigaciones 72, CIEDUR, Montevideo.
- CINGOLANI, A.M.; VAIERETTI, M.V. et al.** 2014. Can livestock grazing maintain landscape diversity and stability in an ecosystem that evolved with wild herbivores? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 16(4): 143-153.
- DANTAS, V.D.L.; HIROTA, M. et al.** 2016. Disturbance maintains alternative biome states. *Ecology Letters* 19(1): 12-19.
- DARWIN, C.** 1890. *The voyage of the Beagle*. London, John Murray.
- DE ABREU, R.C.R.; DURIGAN, G.** 2011. Changes in the plant community of a Brazilian grassland savannah after 22 years of invasion by *Pinus elliottii* Engelm. *Plant Ecology & Diversity*, 4(2-3): 269-278. <https://doi.org/10.1080/17550874.2011.594101>
- DELFINO, L.; MASCIADRI, S.; FIGUEREDO, E.** 2005. Registros de *Syderoxylon obtusifolium* (Roem. & Schult.) T.D. Penn. (Sapotaceae) en bosques psamófilos de la costa atlántica de Rocha, Uruguay.
- DI BELLA, C.M.; JOBBÁGY, E.G. et al.** 2006. Continental fire density patterns in South America. *Global Ecology and Biogeography* 15(2): 192-199.
- DRAKE, B.; GONZÁLEZ-MELER, M.; LONG, S.** 1997. More efficient plants: A consequence of rising atmospheric CO₂? *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 48.
- ETCHEBARNE, V.; BRAZEIRO, A.** 2016. Effects of livestock exclusion in forests of Uruguay: Soil condition and tree regeneration. *Forest Ecology and Management* 362: 120-129.
- ETCHEBARNE-PALLA, V.; BLUMETTO, O.; SEGURA, A.M.; CAPUCCIO, L., SOUTULLO, A.** Submitted. Two types of forest-grassland transitions under different grazing practices in rangelands of the Uruguayan Savanna ecoregion.
- FLEICHNER, T.L.** 1994. Ecological cost of livestock grazing in Western North America. *Conservation Biology*, 8: 629-644. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1994.08030629.x>
- FOLKE, C.; JANSSON, Å. et al.** 2011. Reconnecting to the biosphere. *Ambio* 40(7): 719-738.
- FUJITA, T.; MIZUNO K.** 2015. Role of nurse rocks on woody plant establishment in a South African grassland. *Tropics* 24(2): 57-64.
- GALLEGO, F.; PARUELO, J.M. ET AL.** 2020. Distinct ecosystem types respond differentially to grazing enclosure. *Austral Ecology* 45(5): 548-556.
- GARIBOTTO, G.; CABALLERO, N.; PEREIRA MACHÍN.** 2017. Arbustización del Campo Natural. Un análisis de productores y técnicos. *Revista Plan Agropecuario*, diciembre 2017, N 164, 36-38.

- 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. Résumé de thèse. Territoire en mouvement. *Revue de géographie et d'aménagement*(3): 74-79.
- GUIDO, A.; SALENGUE, E.; DRESSENO, A.** 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>.
- GÓMEZ-APARICIO, L.; ZAMORA, R. et al.** 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*, 14(4): 1128-1138.
- GRAU, H.; MACCHI, L. et al.** 2014. Natural grasslands in the Chaco. A neglected ecosystem under threat by agriculture expansion and forest-oriented conservation policies. *Journal of Arid Environments*, 30 Nov 2015, 123:40-46.
- HARETCHE, F.; RODRIGUEZ, C.** 2006. Banco de semillas de un pastizal uruguayo bajo diferentes condiciones de pastoreo. *Ecología Austral* 16.
- HAYLOCK, M.; PETERSON, T. et al.** 2006. Trends in total and extreme South American rainfall in 1960-2000 and links with sea surface temperature. *Journal of Climate* 19(8): 1490-1512.
- HIROTA, M.; HOLMGREN, M. et al.** 2011. Global resilience of tropical forest and savanna to critical transitions. *Science* 334(6053): 232-235.
- HOFFMANN, W.; MOREIRA, A.** 2002. The role of fire in population dynamics of woody plants. The Cerrados of Brazil. *Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*
- HOFFMANN, W.A.; BAZZAZ, F.A. et al.** 2000. Elevated CO₂ enhances resprouting of a tropical savanna tree. *Oecologia* 123(3): 312-317.
- HOLMGREN, M., BERNAT C. LOPEZ, B.C., GUTIERREZ, J.R., SQUEO, F.A.** 2006. Herbivory and plant growth rate determine the success of El Niño Southern Oscillation-driven tree establishment in semiarid South America. *Global Change Biology* (2006) 12, 2263-2271. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01261.x>
- HOUSE, J.I.; ARCHER, S. et al.** 2003. Conundrums in mixed woody-herbaceous plant systems. *J. Biogeogr.* 30, 1763-1777.
- KAUFFMAN, J.B.; KRUGER, W.C.** 1984. Livestock impacts on riparian ecosystems and stream-side management implications. *Journal of range management*, 37(5): 430-438.
- LEZAMA, F.; BAEZA, S. et al.** 2014. Variation of grazing induced vegetation changes across a large scale productivity gradient. *Journal of Vegetation Science* 25(1): 8-21.
- LUZA, A.; CARLUCCI, M.; HARTZ, S.; DUARTE, L.** 2014. Moving from forest vs. grassland perspectives to an integrated view towards the conservation of forest-grassland mosaics. *Natureza & Conservação*, 12(2): 166-169.
- MACIAS, D.; MAZÍA, N.; JACOBO, E.** 2014. Grazing and neighborhood interactions limit woody encroachment in wet subtropical savanna. *Basic and Applied Ecology*, 15(8): 661-668. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.09.008>
- MUHAMED, H.; TOUZARD, B. et al.** 2013. The role of biotic interactions for the early establishment of oak seedlings in coastal dune forest communities. *Forest Ecology and Management*, 297: 67-74.
- MARENKO, J.A.; AMBRIZZI, T. et al.** 2010. Future change of climate in South America in the late twenty-first century: intercomparison of scenarios from three regional climate models. *Climate Dynamics* 35(6): 1073-1097.
- MGAP.** 2018. Cartografía Nacional de Bosque Nativo 2016 (CNBN) Elaborada por el Proyecto REDD+ Uruguay (MGAP - MVOTMA).
- MGAP-DIEA.** 2016. Anuario estadístico agropecuario 2016.
- MILLS, A.J.; MILEWSKI, A.V. et al.** 2013. Constraint on woody cover in relation to nutrient content of soils in western southern Africa. *Oikos* 122, 136-148.
- MORAES, V.M.I.** 2007. Crecimiento del Litoral rioplatense colonial y decadencia de la economía misionera: un análisis desde la ganadería. *Investigaciones de Historia Económica* 3(9): 11-44.
- MÜLLER, S.C.; OVERBECK, G.E. et al.** 2012. South Brazilian Forest-Grassland Ecotones: Dynamics Affected by Climate, Disturbance, and Woody Species Traits. *Ecotones between forest and grassland*. R. W. Myster. New York, Springer: 167-187.

- NEBEL, J.P.; PORCILE, J.F.** 2006. La contaminación del bosque nativo por especies arbóreas y arbustivas exóticas. Montevideo, MGAP.
- OJEDA, T.; AGUIRRE, N.** 2012. Los bosques como aliados a la mitigación del cambio climático en el contexto de REDD+ en el Ecuador. *CEDAMAZ* 2(1).
- OLIVEIRA, J.M.; PILLAR, V.D.** 2004. Vegetation dynamics on mosaics of Campos and Araucaria Forest between 1974 and 1999 Southern Brazil. *Comm.Ecol.* 5, 197–202
- OVERBECK, G.; FERREIRA, P.; PILLAR, V.** 2016. Conservation of mosaics calls for a perspective that considers all types of mosaic-patches. Reply to Luza et al. *Natureza & Conservação*, 14 (2). <http://dx.doi.org/10.1016/j.ncon.2016.05.002>.
- PEREIRA MACHÍN, M.** 2013. Using participatory research, remote sensing and field surveys to build a state and transition model for the native pastures of northern Uruguay. Proceedings of the 22nd International Grassland Congress.
- PERINO, A.; PEREIRA, H.M. et al.** 2019. Rewilding complex ecosystems. *Science* 364(6438): eaav5570.
- PILLAR, V.P.; QUADROS, F.** 1997. Grassland-forest boundaries in southern Brazil. *Coenoses* 12(2-3): 119-126.
- PIOVANO, E.L.; ARIZTEGUI, D. et al.** 2009. Hydrological variability in South America below the Tropic of Capricorn (Pampas and Patagonia, Argentina) during the last 13.0 Ka. Past Climate Variability in South America and Surrounding Regions. F. Vimeux, F. Sylvestre and M. Khodri. New York, Springer: 323-351.
- PUYRAVAUD, J.P.; DUFOUR, C. et al.** 2003. Rain forest expansion mediated by successional processes in vegetation thickets in the Western Ghats of India. *Journal of Biogeography* 30(7): 1067-1080.
- RATAJCZAK, Z.; NIPPERT, J.B. et al.** 2014. Fire dynamics distinguish grasslands, shrublands and woodlands as alternative attractors in the Central Great Plains of North America. GRASS-WOODLAND TRANSITIONS. SPECIAL FEATURE – ESSAY REVIEW. *Journal of Ecology* 2014, 102, 1374–1385.
- RÍOS, M.; ALONSO-PAZ, E. et al.** 2011. Caracterización y distribución espacial del bosque y matorral psamófilo.
- RIVAS, M.** 2005. Desafíos y alternativas para la conservación in situ de los palmares de *Butia capitata* (Mart.) Becc. *Agrociencia Uruguay* 9.
- RUSCH, V.; LÓPEZ, D. et al.** 2017. Modelo de estados y transiciones de los firrantaes del NO de la Patagonia como herramienta para el uso silvopastoril sustentable. *Ecología Austral. Asociación Argentina de Ecología.*
- SANKARAN, M.; HANAN, N.P. et al.** 2005. Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* 438(7069): 846-849.
- SILVA, I.A.; BATALHA, M.A.** 2010. Woody plant species co-occurrence in Brazilian savannas under different fire frequencies. *Acta Oecologica* 36(1): 85-91.
- SILVA, L.C.R.; STERNBERG, L. et al.** 2008. Expansion of gallery forests into central Brazilian savannas. *Global Change Biology* 14(9): 2108-2118.
- STAAL, A.; DEKKER, S.C. et al.** 2016. Bistability, spatial interaction and the distribution of tropical forests and savannas. *Ecosystems* Accepted.
- STAVER, A.C.; ARCHIBALD, S. et al.** 2011. The global extent and determinants of savanna and forest as alternative biome states. *Science* 334(6053): 230-232.
- STEVENS, G.C.** 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *Am. Nat.* 140, 893–911.
- STOCKER, T.; QIN, D. et al.** 2013. IPCC, 2013: climate change 2013: the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge, Cambridge University Press.
- TRAVERSA, T.I.P.; REYES, A.M.M.** 2013. Caracterización, distribución y manejo de los bosques nativos en el norte de Uruguay. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84(1): 249-262.
- TURNER, M.G.; GERGEL, S.E. et al.** 2004. Distribution and abundance of trees in floodplain forests of the Wisconsin River: environmental influences at different scales. *J. Veg. Sci.* 15, 729–738.

- VAN LANGEVELDE, F.; VAN DE VIJVER, C. *et al.*** 2003. Effects of fire and herbivory on the stability of savanna ecosystems. *Ecology* 84, 337–350.
- VAN NES, E.H.; STAAL, A. *et al.*** 2018. Fire Forbids Fifty-Fifty Forest. *PLoS One* 13:e01910272016.
- VELDMAN, J.W.; BUISSON, E. *et al.*** 2015. Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13(3): 154-162.
- VELDMAN, J.W.; PUTZ, F.E.** 2011. Grass-dominated vegetation, not species-diverse natural savanna, replaces degraded tropical forests on the southern edge of the Amazon Basin. *Biological Conservation* 144(5): 1419-1429.
- VON HUMBOLDT A.; BONPLAND A.** 2009/1807. Essay on the geography of plants. [Original work published in 1807.] University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- WESTOBY, M.; WALKER, B. *et al.*** 1989. Opportunistic Management for Rangelands Not at Equilibrium. *Journal of Range Management* 42(4): 266-274.
- WHITE, R.P.; MURRAY, S. *et al.*** 2000. Grassland ecosystems, World Resources Institute Washington, DC.
- WHITTAKER, R.** 1975. Communities and ecosystems. The Macmillan Company, Nueva York, USA.
- WIGLEY, B.; CRAMER, M.; BOND, W.** 2009. Sapling survival in a frequently burnt savanna: mobilization of carbon reserves in Acacia karroo. *Plant Ecology* 2003.
- WOODWARD, F.; LOMAS, M. *et al.*** 2004. Global climate and the distribution of plant biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 359(1450): 1465-1476.
- YATES, C.J.; NORTON, D.A.; Hobb, R.J.** 2000. Grazing effects on plant cover, soil and microclimate in fragmented woodlands in south-western Australia: implications for restoration. *Austral Ecology*, 25: 36-47. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2000.01030.x>