

**Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas  
(PEDECIBA)**

**Ministerio de Educación y Cultura - Universidad de la República**

**Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Opción Botánica**

**GEOGRAFÍA FLORÍSTICA DE LAS ESPECIES ARBÓREAS  
DE URUGUAY: PROPUESTA PARA LA DELIMITACIÓN DE  
DENDROFLORAS**

**por**

**Iván A. Grela**

**Orientador: Prof. Eduardo Marchesi**

**Tribunal evaluador:**

**Prof. Carlos Carbonell (Presidente)  
Prof. Primavera Izaguirre; Dr. Alejandro Brazeiro (Vocales)**

**Montevideo, Uruguay**

**2004**

*A María y Rafael, mis padres queridos que siempre me dieron lo mejor de sí*  
*A Daniel y Carlos, mis otros padres, los que la vida me dio cuando me quitó a Rafael*  
*A Diana y María Victoria, mis amores*

# TABLA DE CONTENIDOS

<b>INDICE DE MAPAS Y FIGURAS</b> .....	<b>II</b>
<b>INDICE DE TABLAS</b> .....	<b>III</b>
<b>INDICE DE TABLAS</b> .....	<b>III</b>
<b>RESUMEN</b> .....	<b>IV</b>
<b>INTRODUCCION</b> .....	<b>1</b>
<b>ANTECEDENTES GENERALES</b> .....	<b>4</b>
ASPECTOS GEOLÓGICOS Y GEOMORFOLÓGICOS DEL URUGUAY .....	4
ASPECTOS CLIMÁTICOS .....	8
<i>Factores geográficos y astronómicos</i> .....	9
<i>Factores atmosféricos</i> .....	9
<i>Elementos del clima</i> .....	10
Precipitaciones .....	10
Temperatura .....	10
Evaporación y transpiración.....	11
<i>Resumen de las características climáticas del Uruguay</i> .....	11
FLORA Y VEGETACIÓN DEL URUGUAY .....	12
RASGOS FITOGEOGRÁFICOS DEL URUGUAY .....	14
<i>Los vínculos de la flora arbórea uruguaya con la región</i> .....	18
<b>CONTEXTUALIZACION DE LOS TERMINOS</b> .....	<b>25</b>
<b>OBJETIVOS</b> .....	<b>25</b>
<b>METODOLOGIA</b> .....	<b>34</b>
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>36</b>
RANGOS .....	36
PATRONES DE DISTRIBUCIÓN .....	36
Flora occidental .....	43
Flora oriental.....	44
Patrones superpuestos .....	46
Especies con raras o escasamente registradas.....	47
<b>DISCUSION</b> .....	<b>50</b>
VÍNCULOS FLORÍSTICOS A NIVEL CONTINENTAL.....	52
<i>Flora Occidental</i> .....	52
Componente del Arco Pleistocénico (o Amazónico <i>sensu</i> Cabrera y Willink).....	54
Componente Chaqueño.....	54
Caracterización de los <i>hotspots</i> .....	55
<i>Flora Oriental</i> .....	56
Caracterización de los <i>hotspots</i> .....	58
<i>Especies comunes a las floras Oriental y Occidental</i> .....	59
COMENTARIOS FINALES .....	59
<b>CONCLUSIONES</b> .....	<b>63</b>
<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	<b>64</b>
<b>LITERATURA CITADA</b> .....	<b>65</b>
<b>ANEXOS</b> .....	<b>72</b>

## INDICE DE MAPAS Y FIGURAS

Figura 1: esquema geológico de Uruguay y Río Grande do Sul .....	5
Figura 2: esquema geológico de Brasil.....	6
Figura 3: sectores geomorfológicos del Uruguay según Chebataroff y Zavala de Alcuri .....	8
Figura 4: formaciones vegetales del Uruguay según Chebataroff (1942). .....	16
Figura 5: distribución geográfica de <i>Anadenanthera colubrina</i> .....	20
Figura 6: rediseño de las cuadrículas utilizadas en el PAE .....	38
Figura 7: cladograma de consenso estricto resultado del PAE basado en cuadrículas.....	39
Figura 8: análisis de Correspondencia (AC) para 118 especies, basado en las cuadrículas originales. ....	40
Figura 9: análisis de correspondencia (AC) para 74 sitios (cuadrículas), basado en las cuadrículas originales. ....	41
Figura 10: análisis de Correspondencia (AC), detalle de las especies comunes a las Floras Oriental y Occidental. ....	41
Figura 11: regiones dendroflorísticas del Uruguay. ....	42
Figura 12: patrón formado por especies comunes a las floras Oriental y Occidental. ....	47
Figura 13: propuesta preliminar de redefinición fitogeográfica del Uruguay. ....	62
Figura 14: mapas de distribución de las especies arbóreas y arbustivas de la Flora Occidental. ...	80
Figura 15: distribución geográfica de las especies arbóreas y arbustivas de la Flora Oriental.....	85
Figura 16: distribución geográfica de las especies comunes a las floras Oriental y Occidental .....	91
Figura 17: distribución geográfica de especies arbustivas raras o pobremente representadas en las colecciones.....	95

## INDICE DE TABLAS

Tabla 1: Especies con distribución amplia en Uruguay. ....	37
Tabla 2. Especies exclusivas de la Flora Occidental.....	44
Tabla 3. Especies exclusivas de la Flora oriental .....	45
Tabla 4. Lista de especies que forman patrón superpuesto a las dos floras principales. ....	46
Tabla 5. Especies raras, poco representadas o con distribuciones ambiguas.....	49
Tabla 6. Agrupamiento de las especies de la Flora occidental de acuerdo al tipo de vegetación del que forman parte en Uruguay y dominio florístico al que pertenecen .....	53
Tabla 7. Listado de especies arbóreas y arbustivas consideradas en el estudio.....	72
Tabla 8. Otras especies mencionadas en el cuerpo del texto .....	76
Tabla 9. Matriz especies x sitios para la realización del PAE con la cuadrícula rediseñada (Mapa N° 6) .....	77

## RESUMEN

Se propone un nuevo esquema fitogeográfico parcial para Uruguay basado en la distribución geográfica de especies arbóreas y arbustivas, con la incorporación de parte del territorio a la provincia fitogeográfica Paranense y otra parte a la zona de transición entre las provincias Paranense y Chaqueña. Esta regionalización contrasta con la propuesta clásica de Cabrera y Willink de 1973, que incluye todo el Uruguay en la misma provincia que las “pampas” argentinas, caracterizadas por ausencia de árboles y predominancia de gramíneas de los géneros *Stipa*, *Piptochaetium*, *Aristida*, etc. Se establecieron por primera vez los rangos de distribución geográfica en Uruguay de 185 especies nativas arbóreas y arbustivas a partir de 3091 muestras conservadas en herbarios (principalmente MVFA) además de 4397 registros tomados en relevamientos de campo y revisión bibliográfica. Los rangos geográficos se analizaron mediante análisis de simplicidad (*Parsimony Analysis of Endemicity*) y de correspondencia (*Correspondence Analysis*) que permitieron reconocer dos patrones o floras principales disyuntas: la Flora Occidental, que ocupa una franja estrecha al este del río Uruguay (incluyendo su margen), predominantemente caducifolia y mixta desde el punto de vista fitogeográfico, con varias especies paradigmáticas del Dominio de Bosques Estacionales Tropicales y especies características de la provincia Chaqueña. El posicionamiento fitogeográfico de esta flora debe discutirse conjuntamente con la redefinición del propio Espinal y la delimitación de la provincia Chaqueña. La Flora Oriental, en el noreste y este del país, dividida a su vez en dos sectores disyuntos: uno en el noroeste de los departamentos Tacuarembó y Rivera, y otro a lo largo de la zona de serranías que une el norte de Cerro Largo (en el límite con Brasil) con Maldonado (sobre el océano Atlántico), a través de Treinta y Tres, Lavalleja y Rocha. Predominan las especies perennifolias pertenecientes a la provincia fitogeográfica Paranense en una evidente continuidad de la flora del sur de Brasil, flora que escasamente llega al noreste de Buenos Aires por los ríos Paraná y Uruguay. También forman parte de esta flora especies características de formaciones abiertas, probablemente similares al Cerrado, estos vínculos deberán estudiarse con más detalle. En cada una de las dos Floras principales se delimitaron dos puntos de alta riqueza específica y concentración de endemismos o *hotspots*, denominados zonas núcleos, que se proponen como áreas prioritarias para la conservación ya que albergan una gran proporción de la flora arbórea del Uruguay. Se determinó un tercer patrón conformado por especies cuyos rangos se superponen a los dos anteriores conecta ambas floras a través de los ríos Cuareim y Arapey, y en menor medida el Negro.

## INTRODUCCION

Desde la propuesta de Cabrera y Willink (1973) de regionalización biogeográfica de América Latina se ha aceptado, casi sin discusiones, el hecho de que todo el territorio uruguayo pertenece a la denominada provincia Pampeana, que abarca además casi la totalidad de la provincia (política) de Buenos Aires, sur de Entre Ríos, noreste de La Pampa, sur de Córdoba y Santa Fe, y la mitad sur del estado de Río Grande do Sul (Brasil).

Dichos autores definieron a esta provincia en función de las características fisonómicas de la vegetación predominante (considerada entonces como “*climax*”), la que describieron como estepa o pseudo estepa dominada por gramíneas (*Poaceae*) entre las que crecen otras especies herbáceas, y algunos sufrútices y arbustos. Las especies dominantes pertenecen a los géneros *Stipa*, *Piptochaetium*, *Aristida*, *Melica*, *Briza*, *Bromus*, *Eragrostis*, *Poa* entre otros; también destacan la presencia, en las zonas norteñas, de especies de los géneros *Paspalum*, *Panicum*, *Bothriochloa*, y *Schizachyrium*.

Reconocieron la existencia de lo que denominaron “comunidades edáficas”, en alusión a bosques ribereños, bosques xerófitos, comunidades hidrófilas, *psammofilas*, etc. En algunas de estas comunidades edáficas predominan elementos de otras provincias fitogeográficas como la Paranense y Espinal (principalmente en el denominado Distrito Uruguayense que comprende Uruguay, sur de Río Grande do Sul y sur de Entre Ríos y Santa Fe).

El tipo de vegetación predominante recibe diversos nombres, algunos de origen local como “pampas” o “campos”, y otros asignados por su similitud con otros tipos de vegetación como “estepas”, “sabanas”, “praderas”, “*grasslands*”, etc. que a su vez provienen de los nombres asignados localmente a las mismas en las zonas de donde son originarias.

En definitiva vincularon claramente la flora y vegetación del Uruguay con las de la región de las Pampas (en sentido amplio), hecho que no cambia en otras propuestas más recientes (Morrone, 2001a; Morrone, 2002).

Sin embargo, esta región de predominio de las formaciones herbáceas está muy lejos de ser homogénea tanto en su fisonomía (vegetación) como en su composición florística, donde la ausencia de barreras importantes (excepción hecha del río De la Plata y tal vez la laguna Merín) es un factor que sin dudas está jugando un rol importante en la definición de los límites fitogeográficos, que determina un cambio gradual en la composición florística de toda la región, por lo tanto, también es razonable concebir a la misma como una gran zona de transición.

Por otra parte, es posible que los diferentes criterios y metodologías aplicadas para la definición y en consecuencia la delimitación de las regiones también estén introduciendo confusión, ya que las mismas van desde un enfoque evidentemente ecológico como el utilizado por Castellanos y Pérez-Moreau (1944) hasta los estrictamente florísticos como el utilizado por Prado (1993), Morrone (2001), en éste último caso incluyendo también criterios zoológicos, pasando por una situación que puede considerarse intermedia, como la propuesta de Cabrera y Willink (1973).

Desde el punto de vista fisonómico resulta indudable que en Uruguay predominan las formaciones herbáceas, en particular las praderas, definidas como una vegetación densa, más bien baja, eventualmente con presencia de algunos elementos arbustivos, con alguna estacionalidad en su productividad dada por las temperaturas y/o precipitaciones, dominadas por especies de gramíneas de bajo y mediano porte, estoloníferas, rizomatosas y cespitosas. No obstante este predominio es más notorio en el suroeste y centro del país, ya que en otras zonas la presencia de vegetación leñosa es mucho más notoria.

Hay que tener presente también que al menos desde la introducción de los vacunos en la primera mitad del siglo XVII<sup>1</sup> (Machado, 1984) pero fundamentalmente en el siglo XIX con la incorporación definitiva de los ovinos en la producción pecuaria (a partir de 1860) y de la extensión del uso de los alambrados incorporados a partir del año 1862 (aunque no está claro quién y cuando comenzó con esta mejora en la producción agropecuaria)<sup>2</sup> (Barrán y Nahum, 1111), la actividad ganadera ha influido grandemente en esta fisonomía, probablemente acentuando las características pratenses.

Por otra parte, es obvia la presencia en casi todo el territorio uruguayo de elementos arbóreos y arbustivos, que en muchos casos logran conformar densas comunidades (bosques) a lo largo de las márgenes de cursos de agua, en serranías o aún en planicies, y que no deberían considerarse como marginales, o restringidas a determinadas condiciones edáficas, habida cuenta de la agresividad y capacidad de regeneración que demuestran en determinadas condiciones.

Entonces, algunas de las preguntas que surgen tanto de la revisión bibliográfica como de la propia observación y experiencia de campo son las siguientes: ¿son realmente similares desde el punto de vista florístico (e incluso fisonómico) estas formaciones con las características “pampas” de Argentina?; ¿cómo se distribuyen los endemismos en esta región? (cuestión clave a la hora de delimitar regiones fitogeográficas); ¿las características de la flora y vegetación del Uruguay son similares en todo el territorio?, o por el contrario, existen zonas o regiones florísticas que puedan ser delimitadas y en este caso, ¿cuáles son sus vínculos con otras regiones fitogeográficas diferentes a la clásica provincia Pampeana?; ¿cuáles son los orígenes de la flora arbórea presente en Uruguay?, que siendo relativamente importante en el total de la flora, contrasta con la casi total ausencia de la misma en gran parte de la porción argentina de la provincia Pampeana.

Jorge Chebataroff<sup>3</sup> haciendo uso de una gran capacidad de observación y de síntesis ya desde la década de los '40 ha cuestionado la inclusión del Uruguay y las “pampas” argentinas en una misma provincia fitogeográfica, pero su trabajo en este aspecto no fue continuado, ni por él ni por nadie más, y tal vez por las características de sus publicaciones, tampoco fue reconocido por otros colegas fuera del Uruguay.

---

<sup>1</sup> Primero por Hernandarias infructuosamente y luego por los Jesuitas

<sup>2</sup> No obstante el auge del alambramiento se dio a partir de 1874, fecha en que se comenzó a importar regularmente el alambre, y para el año 1882 ya se había cercado casi todo el país (Barrán & Nahum, 1967)

<sup>3</sup> Geógrafo y botánico uruguayo (nacido en Rusia)

Para contestar alguna de las interrogantes planteadas anteriormente, en el presente trabajo se determinaron los rangos de distribución geográfica en el territorio uruguayo de las especies arbóreas que integran las diferentes formaciones boscosas, y se analizaron los mismos a los efectos de detectar la existencia de patrones recurrentes que permitan en primer lugar la delimitación de diferentes dendrofloras, y posteriormente la determinación de vínculos entre la flora uruguaya y la de las regiones vecinas.

# **ANTECEDENTES GENERALES**

## **ASPECTOS GEOLÓGICOS Y GEOMORFOLÓGICOS DEL URUGUAY**

El mapa expuesto en la Figura 1, si bien antiguo y con poco detalle, muestra en forma clara las grandes zonas geológicas del Uruguay y las relaciones con el sur de Brasil, relaciones que obviamente condicionan la distribución de las especies vegetales. Las propuestas más modernas para la geología del Uruguay (Bossi *et al.*, 1998) y de Brasil (BRASIL, 1997) obviamente aportan una visión mucho más detallada, pero los límites de los grandes grupos de rocas son muy aproximados al mapa de Chebataroff.

De esta forma pueden considerarse 5 grandes zonas:

- I- área de predominio de sedimentos paleozoicos y mesozoicos (Cerro Largo, parte de Durazno, Tacuarembó y Rivera);
- II- área cubierta por rocas basálticas cretácicas (parte de Artigas, Salto, Paysandú, Río Negro y Durazno);
- III- área cubierta por sedimentos cretácicos y cenozoicos (pequeñas porciones de Artigas y Salto, Soriano y Colonia, más extensas en Paysandú, Río Negro);
- IV- sedimentos del cenozoico en Canelones, San José, Rocha, Treinta y Tres y Cerro Largo;
- V- una extensa región de rocas graníticas y metamórficas que ocupa gran parte de Flores, Colonia, Soriano, Florida, Maldonado y Lavalleja, con algunas partes de Rocha, Treinta y Tres, y Rivera.

Cada una de las zonas mencionadas tiene asociada una morfología particular, por lo que imprime al paisaje características diferenciales. Esto obviamente determina que los mapas geomorfológicos de la región coincidan *grosso modo* con las zonas antes mencionadas.

Por otra parte, la consideración de estas características más allá del territorio uruguayo resultan fundamentales para explicar la presencia de muchas especies arbóreas en el Uruguay.

En primer lugar, es clara y notoria la continuidad geológica entre el sur de Brasil y Uruguay, que se manifiesta luego obviamente en las características geomorfológicas, fisiográficas y edáficas del territorio. Particularmente el conjunto de "quebradas" en el extremo noroeste de Tacuarembó y Rivera es el final de todo un vasto y complicado sistema producido a partir del contacto entre areniscas triásicas y jurásicas con el basalto cretácico, que comienza en el norte del estado de São Paulo extendiéndose primero en sentido norte-sur hasta Torres (en el límite entre los estados de Santa Catarina y Río Grande do Sul), y luego hacia el oeste formando un arco que finaliza en Uruguay en las zonas mencionadas (Figura 2) (BRASIL, 1997).

Las partes más altas de este sistema, formadas por depósitos de basalto, conocidos como Planaltos, en algunos casos pueden llegar a los 2000 m de altura sobre el nivel del mar (msnm), con profundas gargantas formadas por desniveles de hasta 1000 m en forma casi vertical, que proporcionan ambientes extremadamente ricos y diversos florísticamente.

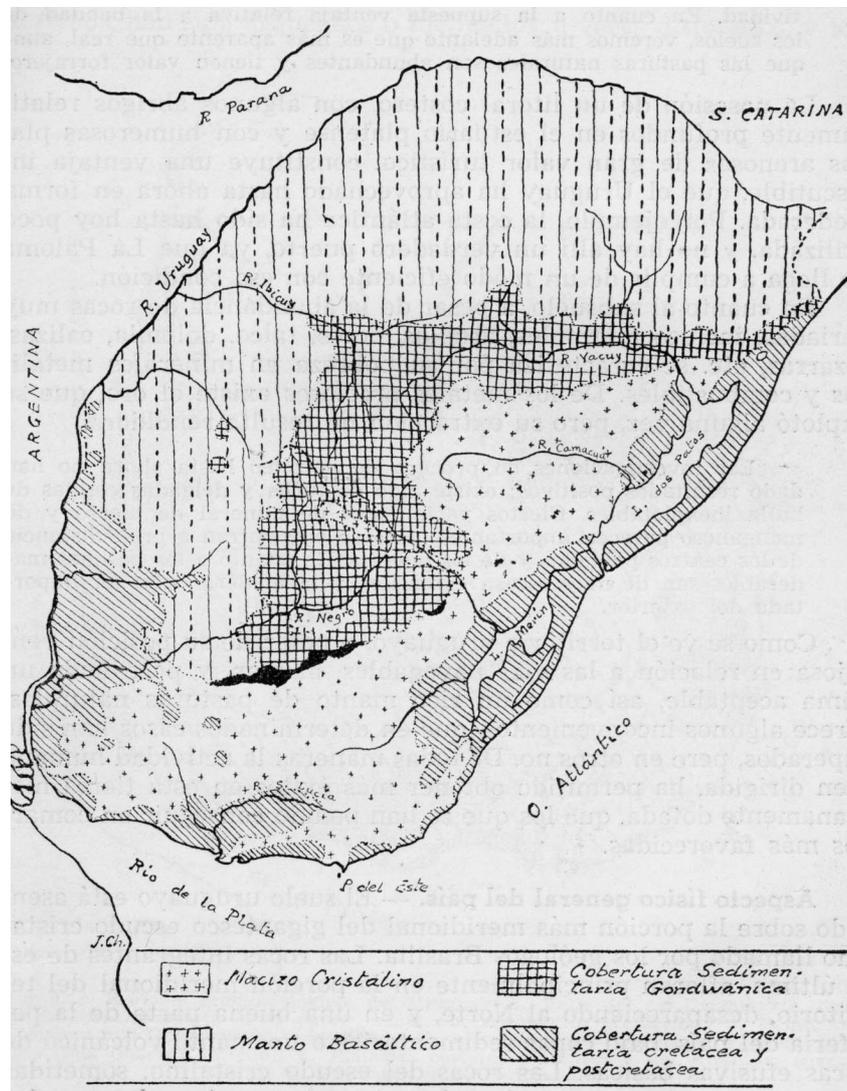


Figura 1: esquema geológico de Uruguay y Río Grande do Sul (extraído de Chebataroff, 1960a)

El mencionado arco formado entre Torres y el noreste de Uruguay da lugar a la *Depressão Central Gaucha*, la cual evidentemente posibilita una conexión entre los diferentes tipos de flora del sur de Brasil, particularmente los bosques subtropicales Paranenses, los bosques de los planaltos de las Araucarias y de las Misiones, y los bosques Atlánticos con la flora uruguaya.

En Uruguay este sistema se expresa a través de las quebradas formadas en el frente oriental de la cuesta basáltica en su contacto con las areniscas (Figura 3), que discurre en sentido norte-sur desde la Cuchilla Negra hasta el centro de Tacuarembó, y en los cerros y cuchillas tabulares o mesetiformes (Chebataroff y Zavala de Alcuri, 1975) o “cerros chatos” como se los conoce popularmente, formados a partir de la cementación de ciertos sectores de los depósitos sedimentarios jurásicos y posterior erosión de los sectores no cementados, característicos del centro y noroeste de Tacuarembó y Rivera.

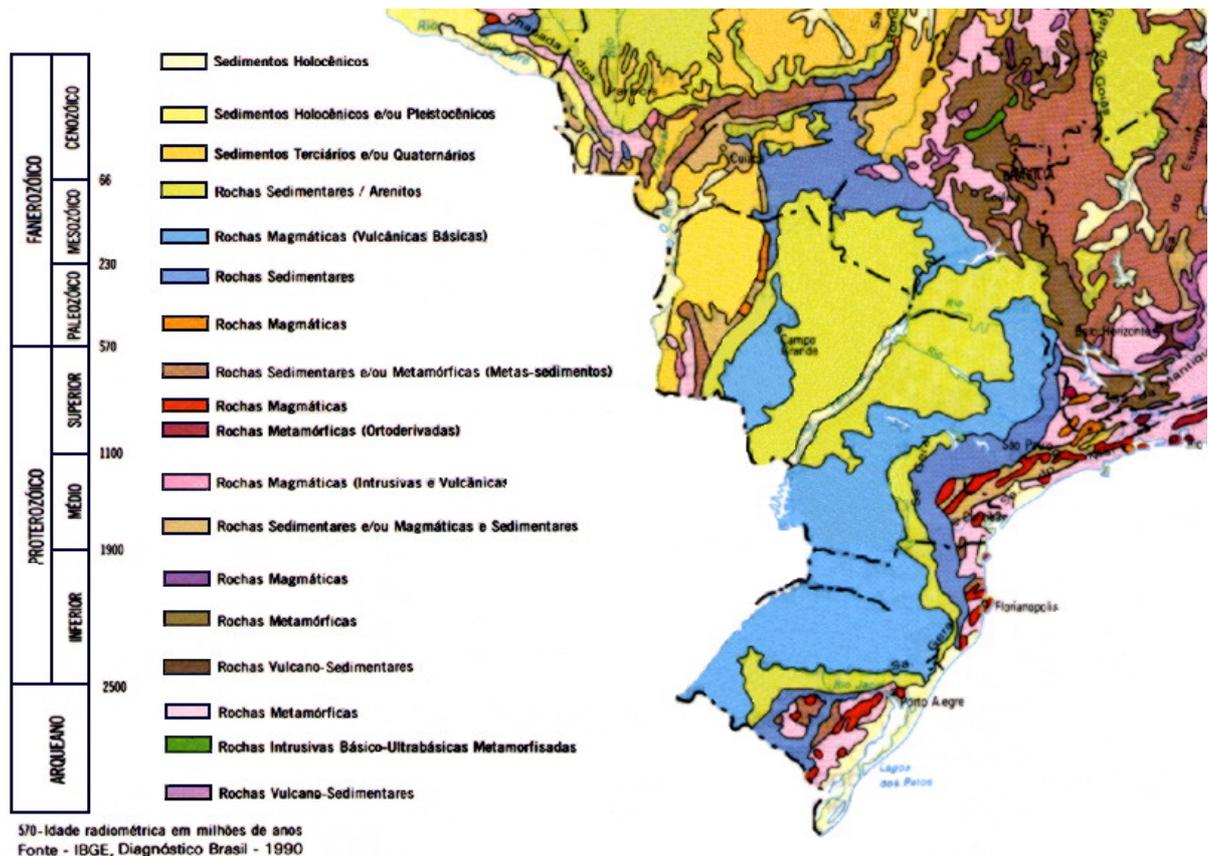


Figura 2: esquema geológico de Brasil. Reproducido con permiso del Instituto Brasileiro de Geografia e Estadística (IBGE). [http://www2.ibge.gov.br/pub/Cartas\\_e\\_Mapas/Mapas\\_Tematicos/geologia.zip](http://www2.ibge.gov.br/pub/Cartas_e_Mapas/Mapas_Tematicos/geologia.zip) (13/10/2003), o (BRASIL, 1997).

En menor medida, el denominado *Planalto Sul-Riograndense* (BRASIL, 1997) proporciona una continuidad geomorfológica entre gran parte de la mitad sur de Rio Grande do Sul (al sur del río Jacuí) y el sureste de Uruguay, en este caso a través de las serranías que en forma de arco se extienden desde Aceguá y Centurión (noroeste del departamento de Cerro Largo) hasta Punta Ballena y Sierra de las Animas en el océano Atlántico y Río de la Plata (departamento de Maldonado). Geológicamente se trata de afloramientos de rocas ígneas efusivas e intrusivas y/o metamórficas del Proterozoico superior que proporcionan un relieve relativamente accidentado con alturas que pueden alcanzar los 500 m sobre el nivel del mar (Bossi *et al.*, 1998; BRASIL, 1997).

En segundo lugar, hacia el oeste y suroeste de los ríos Uruguay y La Plata extensas y muy potentes capas de depósitos Pliocénicos y Pleistocénicos (*loess*) cubren la mayoría de las rocas cristalinas y determinan un paisaje muy aplanado, a veces por debajo del nivel del mar (Depresión del Salado) o a veces con algunas colinas o pequeñas elevaciones (Mesopotamia), con una red hidrográfica relativamente pobre (excepto en la Mesopotamia), marcada por la presencia de algunos pocos grandes ríos (como el Paraná y el Salado).

Los únicos afloramientos rocosos en el sur de las Pampas son las sierras de Tandil (de edad Proterozoica) y La Ventana (de edad Paleozoica), luego los otros afloramientos importantes se dan en las Sierras Pampeanas de Córdoba y San Luis, que determinan el límite oeste de estas planicies pampeanas (Crisci *et al.*, 2001; Soriano, 1991), y que pueden superar en todos los casos los 1000 msnm.

Excepto en estas zonas montañosas, en los márgenes de los principales ríos y en las zonas de colinas mesopotámicas, toda la región es carente de vegetación arbórea, y la flora es dominada ampliamente por las familias *Poaceae* y *Asteraceae* (en este último caso con muchas especies subleñosas) (Soriano, 1991).

Hacia el noroeste, las planicies y depresiones continúan hasta llegar a la región geográfica del Chaco, carente totalmente de afloramientos rocosos los que están cubiertos en este caso por sedimentos Devónicos, que comprende el centro norte de Argentina, oeste de Paraguay y sureste de Bolivia.

De esta forma, hacia el oeste del Uruguay existe una importante discontinuidad geológica, que implica un cambio en las condiciones fisiográficas y edáficas, que aunque no necesariamente implica la existencia de una barrera para la distribución de las especies arbóreas contrasta con lo descrito anteriormente hacia el territorio brasileño.

Aunque a una escala regional puede considerarse que toda la zona de “pastizales del río De la Plata” en el sentido amplio y clásico es una gran llanura donde los afloramientos rocosos, las colinas o terrenos escarpados no superan un máximo de 500 msnm., debe tenerse en cuenta que estos últimos se encuentran exclusivamente en Uruguay y sur de Río Grande do Sul (Soriano, 1991), y son casi inexistentes en el resto.

La influencia que tienen estos accidentes geográficos en aspectos tales como la formación de una densa y complicada red hidrográfica compuesta por cursos de agua de diferente orden, la variabilidad en los tipos de suelos, la formación de micro ambientes diferentes al del entorno, etc. es muy notoria, siendo otros de los aspectos claramente diferenciales de esta parte de la región. Esta variabilidad se ve reflejada en las diferentes propuestas de zonificación geomorfológicas (Chebataroff y Zavala de Alcuri, 1975) ((Duran, 1991)Figura 3).

Chebataroff (1960) resaltó las evidentes diferencias físicas que existen entre Uruguay y la zona “pampeana” correspondiente al territorio argentino. Las más relevantes son las siguientes: el subsuelo de Uruguay es extremadamente variable, con rocas aflorantes que poseen edades que van desde el proterozoico hasta el cuaternario. Esto determina a su vez una alta variabilidad de tipos de suelos (derivados de rocas basálticas, graníticas, areniscas, limos, etc.), y de formas de

relieve, ya que aún cuando no hay grandes accidentes geográficos existen planicies, serranías de hasta 500 msnm, quebradas, zonas de colinas, asperezas, mares de piedra, “cerros chatos”, etc. Concomitantemente con lo anterior también existe una red hidrográfica sumamente densa con gran cantidad de cursos de agua de diferente orden, generalmente de tipo dendrítico.

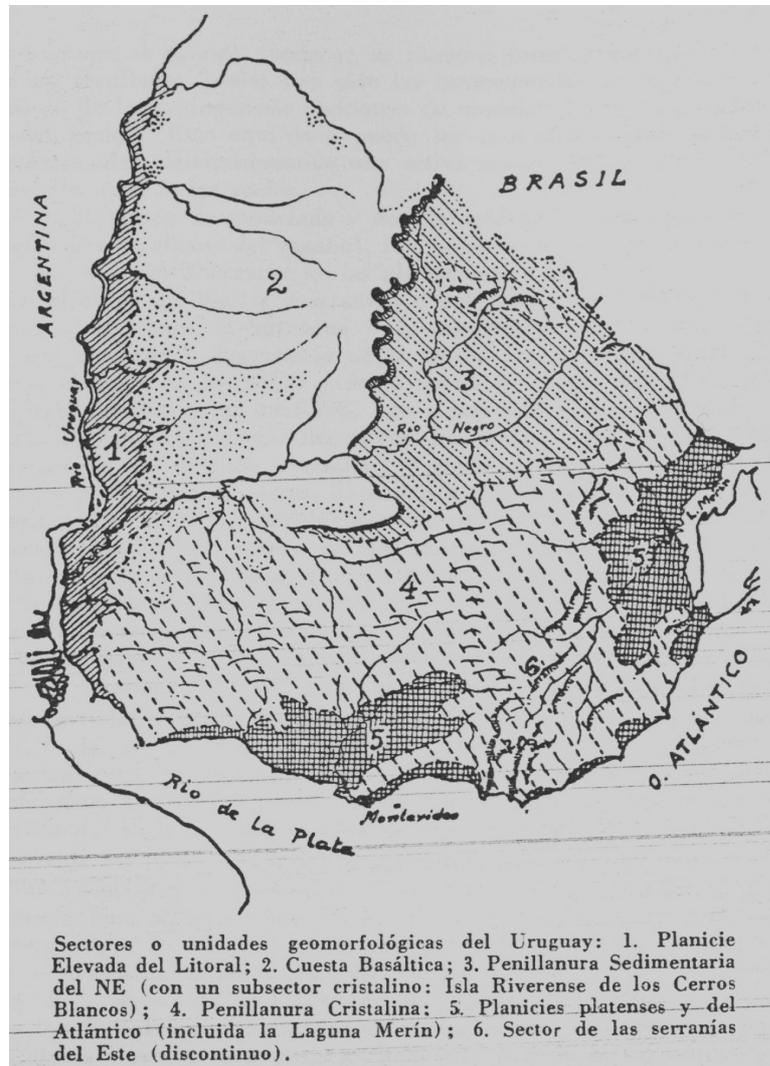


Figura 3: sectores geomorfológicos del Uruguay según Chebataroff y Zavala de Alcuri (1975)

## **ASPECTOS CLIMÁTICOS**

Las características del clima de una región son el resultado de la integración de las situaciones atmosféricas que se dan a lo largo de un año, teniendo en cuenta a su vez un período de varios años.

Estas características dependen de los denominados factores del clima que son las condiciones astronómicas y geográficas de la región (latitud y longitud, posición geográfica respecto al Sol, topografía, distancia de los mares, etc.), y de

características atmosféricas, como los centros de acción béricos, la circulación general atmosférica, las masas de aire, los frentes.

### **Factores geográficos y astronómicos**

El Uruguay se ubica aproximadamente entre los 30 y 35 ° de latitud sur; y entre los 53.5 y 58.5 ° de longitud oeste. Esta posición determina por ejemplo la inclinación con que se recibe la radiación solar, la duración relativa del día y la noche, etc., quienes a su vez tienen una variación periódica y regular a lo largo de un año debido a los movimientos de traslación y rotación de la Tierra.

Dadas las características del relieve mencionadas anteriormente, prácticamente no existen barreras que afecten en forma drástica el desplazamiento del aire en todo el territorio.

Posee alrededor de 800 Km. de litoral marítimo (Río de la Plata y Océano Atlántico). La importante masa de agua vecina, a lo que debe sumarse el efecto de la corriente cálida del Brasil y en menor medida de la corriente fría de Malvinas, ejerce una notable influencia en los principales parámetros climáticos. La primera produce inestabilidad de las capas bajas de la atmósfera con un aporte importante de temperatura y humedad en las zonas costeras, mientras que la segunda genera una estabilización y un enfriamiento de las masas de aire que circulan sobre ella (Dirección Nacional de Meteorología: [www.meteorología.com.uy](http://www.meteorología.com.uy), visitada el 27/01/2004).

### **Factores atmosféricos**

Los centros de altas o bajas presiones (anticiclones y ciclones respectivamente) que afectan el clima del Uruguay son los anticiclones del Atlántico y del Pacífico (que forman parte de la faja de anticiclones subtropicales), el centro de baja presión llamado Baja Térmica que se forma al este de los Andes en el noroeste argentino, y en alguna medida la faja de bajas presiones polares. Estos sistemas varían de ubicación e intensidad en las diferentes épocas del año (Durán, 1991; O.E.A. 1969).

El anticiclón Atlántico determina que la dirección predominante de los vientos sea del noreste al este, con aportes de aire húmedo tropical. El anticiclón del Pacífico provoca vientos de origen polar (frío y seco debido además a la presencia de Los Andes) con dirección predominante del suroeste (Dirección Nacional de Meteorología: [www.meteorología.com.uy](http://www.meteorología.com.uy), visitada el 27/01/2004).

Otro factor atmosférico son las masas de aire, grandes cuerpos de aire que pueden llegar a abarcar varios miles de kilómetros, y en las cuales la temperatura y la humedad no tienen cambios significativos en el plano horizontal.

Las principales masas de aire que afectan el clima del Uruguay son las polares (marítimas o continentales y frías dado su origen en la corriente Subantártica) generalmente con bajo contenido de agua; tropicales marítimas, formada en el anticiclón Atlántico; tropicales continentales, formada al este de Los Andes y al sur del Trópico de Capricornio, muy inestable pero con bajo contenido de humedad.

## **Elementos del clima**

### **Precipitaciones**

La precipitación es uno de los elementos que caracterizan el clima de una región, y generalmente es la principal fuente de agua. Desde el punto de vista agroclimático, interesan además de los valores totales anuales aspectos tales como distribución anual y regional, intensidad, variación anual.

A nivel regional son muy contrastantes, desde menos de 100 mm anuales en algunas zonas de las provincias andinas argentinas (Catamarca, Salta, Jujuy y Tucumán) y del oeste paraguayo; hasta los 4000 mm en las sierras costeras del Brasil, cerca de Sao Paulo y Santos. Las isoyetas están orientadas meridionalmente aumentando desde la cordillera (menos de 100 mm) hasta la provincia de Misiones y el curso medio del río Uruguay (1800-2000 mm). En la provincia de Buenos Aires y casi todo el territorio uruguayo las isoyetas se curvan hacia una dirección más zonal con disminución de precipitaciones hacia el mar (O.E.A. 1969).

La distribución de las lluvias, dato esencial además del volumen total, presenta también diferencias a nivel regional. Debido a las características del anticiclón Atlántico, en la mayor parte de la cuenca del Río de la Plata se da una escasez de precipitaciones durante los meses invernales.

A nivel regional, los valores de variabilidad van desde e menos de 10 % en la Serra do Mar (Santa Catarina), en las nacientes del río Grande (Minas Gerais), en las nacientes del río Paraguay, y algunas zonas del sur de la provincia de Buenos Aires; hasta más de 25 % en las zonas secas del Chaco.

En Uruguay se estima una variabilidad del 20 % en la mayor parte del territorio, integrando una amplia franja que abarca además las provincias de Entre Ríos y Santa Fe. Esta variabilidad disminuye hacia el suroeste, llegando a menos de 15 % en la zona costera del Río de la Plata (principalmente San José y Colonia) (O.E.A., 1969).

### **Temperatura**

El régimen térmico de una región se caracteriza mediante la distribución de las temperaturas medias anuales, temperatura del mes mas cálido y del mes más frío, y por las amplitudes térmicas anuales. Las variaciones térmicas juegan un papel muy importante en el régimen térmico.

La temperatura del aire depende de la posición geográfica, de los demás factores climáticos y de las características del suelo y la vegetación (O.E.A., 1969).

En la cuenca del Río de la Plata, las isotermas de valores medios anuales aumentan desde menos de 20 °C en la desembocadura del río, hasta más de 30 °C en su límite noroeste.

La variación media anual entre el mes más cálido y el mes más fresco disminuye en la cuenca del río de la Plata en sentido suroeste-noreste (entre 15 °C y 5 °C respectivamente) (O.E.A., 1969).

## **Evaporación y transpiración**

Estos parámetros, comúnmente considerados en conjunto como evapotranspiración (ET), miden la pérdida de agua desde la superficie terrestre hacia la atmósfera, ya sea directamente desde el suelo o a través de las plantas.

Los valores reales de ET son difíciles de obtener, por lo que en general se recurre a estimaciones de la evapotranspiración potencial (ETp), es decir la máxima demanda atmosférica de agua que puede darse en determinadas situaciones consideradas *standard*. La ETp es función de la temperatura, mientras que en la ETr interviene además el contenido de agua del suelo (Durán, 1991), y por lo tanto interviene otro factor: el tipo de suelo.

De acuerdo a datos de Burgos y Corsi (1978), las isolíneas de ETp de Uruguay siguen un patrón similar al de las temperaturas, aumentando desde los 800 mm en el sureste hasta los 1000 en el noroeste.

Debido a la influencia del tipo de suelo, las isolíneas de ETr son más irregulares, aún cuando muestran un patrón similar a las de la ETp (Duran, 1991). En muchos casos se da una compensación entre mayores demandas atmosféricas y mayor capacidad de almacenamiento de agua en el suelo y viceversa.

## **Resumen de las características climáticas del Uruguay**

Los siguientes datos son aportados por la Dirección Nacional de Meteorología a través de su página en Internet ([www.meteorologia.com.uy](http://www.meteorologia.com.uy), revisada el 27/01/2004) y corresponden a la serie histórica 1961-1990.

La temperatura media del Uruguay es de 17.5°C, en tanto que las isotermas medias anuales varían de sureste a noroeste con una mínima de 16.0°C sobre la costa atlántica en Rocha y una máxima de 19.0°C sobre Artigas. Las temperaturas medias del mes más cálido varían entre los 22 °C y los 27 °C, y los del mes más fresco entre 11 °C y 14 °C (Corsi, 1975, citado por Duran, 1991). Las amplitudes térmicas también aumentan en el mismo sentido.

La precipitación media anual del Uruguay es de 1300 mm. Las isoyetas aumentan desde el suroeste al noreste, con un mínimo de 1100 en el sur (faja costera desde la ciudad de Colonia hasta el límite entre Maldonado y Rocha) y un máximo de 1600 en el noreste (Rivera).

Uruguay tiene un clima lluvioso, sin estación seca, pero con alta variabilidad interanual, estimada entre un 20 y un 30 %, con mínimos de 15 % en la faja costera (Durán, 1991; O.E.A., 1969).

Los vientos son predominantemente del sector noreste al este, con velocidades del orden de 4 m/s, con un máximo medio sobre la costa suroeste de 7 m/s. Son relativamente frecuentes los vientos superiores a 30 m/s.

De acuerdo a la clasificación climática de Köppen, Uruguay está dentro de la zona Subtropical húmeda con veranos cálidos (KFc), ya que posee precipitaciones durante todo el año y una temperatura promedio del mes más cálido superior a 22 °C, y aunque no se reconocen regiones climáticas internas, son evidentes los gradientes en los parámetros climáticos, con una diferencia de 2.5 °C en la temperatura media anual entre el sureste y el noroeste, y 600 mm de precipitación entre el sur y el norte.

## **FLORA Y VEGETACIÓN DEL URUGUAY**

La flora vascular del Uruguay cuenta con 2457 especies de vegetales superiores, agrupadas en 140 familias y 811 géneros (Marchesi, datos no publicados)<sup>4</sup>. De estas familias solo una veintena cuentan con un número de especies superior a 20, lo cual de alguna forma indica una alta diversidad, ya que existen relativamente pocos géneros por familia y pocas especies por géneros.

Las familias más numerosas, en orden decreciente, son: *Asteraceae*, *Poaceae*, *Fabaceae*, *Cyperaceae*, *Euphorbiaceae*, *Solanaceae*, *Apiaceae*, *Verbenaceae*, *Scrophulariaceae*, *Rubiaceae*, *Malvaceae*, *Orchidaceae*, *Oxalidaceae*, *Cactaceae*, etc.

De las 140 familias presentes, 27 (19,3 %) están integradas totalmente por especies arbóreas con una relación especies/familia de 2.89, mientras que las familias totalmente herbáceas son 89 (63.5 %) con una relación especies/familia de 11.51. Existen además 3 familias predominantemente arbóreas (relación especies/familia de 10.33) y 20 familias predominantemente herbáceas (relación especies/familia de 66.2)

Por otro lado, el número de especies arbóreas es de 170 (6.9 %), número que se eleva a alrededor de 260 si se consideran especies arbustivas.

A pesar de la notoria predominancia de las especies herbáceas con respecto a las leñosas arbóreas, es de hacer notar que el número de éstas últimas es sensiblemente mayor que las presentes en la provincia de Buenos Aires, típicamente "pampeana".

Existen diferencias en cuanto a la terminología y la clasificación adecuada para los diferentes tipos de vegetación herbácea del Uruguay. Algunos de los términos utilizados son "campos", "praderas", "estepas", "sabanas estépicas", "pastizales". (BRASIL, 1997; Chebataroff, 1942; Del Puerto, 1987; Teixeira *et al.*, 1982).

De todas las diferentes propuestas de clasificación de las formaciones predominantemente herbáceas tal vez la mas completa y aceptada sea la de Rosengurt (1944), basada tanto en distintos atributos propios de la vegetación como en otros del medio físico, productividad de las pasturas y uso por parte de los ganaderos.

---

<sup>4</sup> Estos datos están en revisión actualmente, aunque las tendencias son similares. Los datos subsiguientes sobre porcentajes, proporciones etc. fueron aportados por el Prof. E. Marchesi.

Rosengurtt definió los “campos” como “...lomas y laderas de suelo mediano, o con insignificante cantidad de piedra, arena, árboles, etc., y donde las aguas no se estancan, están poblados por plantas campestres y faltan las especies arvenses, silvestres, rupestres, uliginosas, halófilas, psamófilas, antropófilas, etc...”

Pero también definió y describió numerosas variantes, algunas relacionadas con la transición hacia otro tipo de vegetación (campos de bañado, bajos, de rastrojo, de monte, pedregosos, arenosos, salados), y otras relacionadas con el manejo y la productividad (campos sucios o limpios, de invernada, cría, etc.).

Los trabajos del Prof. Rosengurtt sobre los “campos” (descripción, composición florística, productividad, posibilidades de manejo, etc.) siguen siendo referencia obligatoria tanto para los Agrónomos dedicados a la producción ganadera como para los Biólogos o Ecólogos que continúan con el trabajo iniciado por él.

Lamentablemente sin embargo, Rosengurtt no llegó a publicar un mapa con la distribución de las distintas formaciones herbáceas del Uruguay, excusándose en la poca utilidad de un mapa esquemático y en la dificultad de obtener uno que contemplara toda la complejidad de estos campos.

Para las formaciones arbóreas también existen varias propuestas pero hay un mayor consenso en cuanto a la denominación de los diferentes tipos de “monte”: ribereño o de galería, serrano, de quebrada, costero o *psammófilo* y de parque, pudiéndose adicionar los palmares como un tipo particular de los últimos.

La principal diferencia entre ellos tiene que ver con la fisonomía y en las características fisiográficas de las áreas que ocupan ya que en general resulta difícil efectuar una tipificación o separación en función de especies características o con mayor importancia ecológica, ya sea que se mida ésta a través de índices como el Valor de Importancia (IVI) (Curtis, 1950; Curtis y McIntosh, 1951), o a través de las clásicas tablas fitosociológicas (Braun-Blanquet, 1979). Es decir que hay especies que son características de más de una formación, y hay formaciones similares con composiciones florísticas diferentes (Grela y Brussa, 2003b, en prensa)

Salvo en casos puntuales como el de los “palmares”, los bosques costeros o “*psammófilos*” y los bosques “de cerros chatos y cornisas” que se encuentran muy localizados, ha sido difícil la confección de un mapa de distribución de las formaciones arbóreas debido a problemas de escala, ya que ocupan un área reducida y distribuida (fragmentada) en todo el territorio, y muchas veces con superposición entre ellas.

Este tipo de enfoque por otra parte, no refleja la diversidad de especies arbóreas ni las particularidades de su distribución geográfica. Por lo tanto se hace necesario profundizar en estos aspectos lo que además de aportar nueva información permitirá la elaboración de mapas de zonas fitogeográficas basadas en la distribución de las especies independientemente de la fisonomía de las comunidades.

## **RASGOS FITOGEOGRÁFICOS DEL URUGUAY**

Grisebach (1872) fue el primero en reconocer la existencia de esta región como una zona diferente a las “pampas” y que denominó “Formación Uruguaya” incluyendo todo Uruguay, sur de Río Grande do Sul, Entre Ríos y sur de Corrientes (citado por Castellanos y Perez-Moreau, 1944). Por su parte Hauman (1931) denominó a esta misma zona como “Provincia (de transición) de sabanas uruguayas” citado por Chebataroff (1942).

Posteriormente se comenzaron a remarcar las diferencias internas que presenta esta región, reconociéndose por ejemplo la existencia de dos subregiones: la Mesopotámica, que abarca la zona comprendida entre los ríos Uruguay y Paraná, a la que se agrega la franja adyacente a este último hacia el oeste; y la Uruguaya propiamente dicha (Castellanos y Perez-Moreau, 1944), denominando al conjunto Provincia Uruguaya.

Castellanos y Pérez-Moreau (1944) diferenciaron la vegetación de las provincias Bonariense y Uruguaya. La primera (que ocupa Buenos Aires casi en su totalidad y solo una pequeña porción oriental de La Pampa) está dominada en forma casi absoluta por gramíneas de alto porte, duras, con estacionalidad en el crecimiento, adaptados a condiciones de continentalidad, con ausencia casi total del componente arbóreo (los autores rehuyen usar el vocablo “estepas” para este tipo de vegetación con una serie de argumentos de distinta índole); mientras que en la segunda existen además otros tipos de vegetación incluyendo comunidades arbóreas xerofíticas, selvas ribereñas, sabanas arboladas, acuáticas, etc.

Por su parte Chebataroff a través de múltiples publicaciones describió las características fitogeográficas del Uruguay y de la región, aunque lamentablemente su trabajo parece no haber tenido continuidad y ha sido casi desconocido tanto por autores actuales como contemporáneos a él.

Chebataroff (1942) también propuso la designación de Provincia Uruguaya a la que subdividió en dos formaciones<sup>5</sup>: la Mesopotámica y la Rioplatense.

La Formación Mesopotámica abarcaría Entre Ríos y sur de Corrientes, Santa Fe (exclusivamente en las adyacencias del río Paraná) y Uruguay (exclusivamente en las planicies adyacentes al río Uruguay); mientras que la Formación Rioplatense comprendería Buenos Aires (exclusivamente en las adyacencias del río De la Plata y parte de la desembocadura del Paraná) en Argentina, y la porción centro occidental del Uruguay.

Excluyó de la Provincia Uruguaya una importante faja limítrofe de Uruguay con Río Grande do Sul (Brasil) adjudicada a la “formación Riograndense”, que a diferencia de las anteriores (típicamente templadas) presenta características subtropicales (Figura 4).

---

<sup>5</sup> En un sentido diferente al usado hoy día para este término, que se refiere al aspecto fisonómico de las comunidades vegetales

Según Chebataroff aún cuando puede considerarse una zona de transición, Uruguay no es un mera mezcla de diferentes tipos de vegetación (principalmente pampeana o bonariense y mesopotámica como se planteaba en ese entonces), ni tampoco se trata de sabanas en sentido estricto como lo proponía Hauman, sino que se pueden diferenciar con bastante claridad al menos tres zonas fitogeográficas (que denominó formaciones o subformaciones), las que pueden considerarse como prolongaciones de otras tantas zonas características de los países vecinos.

En su trabajo de 1942 Chebataroff se maneja con cierta ambigüedad y dualidad de criterios, considerando en algunos casos los límites políticos para designar las formaciones vegetales y en otros no, a veces utilizando criterios vegetacionales (en la mayoría de los casos) y en otros criterios florísticos (aunque generalmente en forma indirecta).

No obstante merece destacarse que ya desde entonces Chebataroff comprendía claramente que por un lado existen notorias diferencias entre las “pampas” argentinas y la vegetación y flora uruguayas; y por otro que una parte importante del territorio uruguayo probablemente deba considerarse como perteneciente a una “formación” o “provincia” subtropical húmeda, como pueden ser las provincias Paranense (Cabrera y Willink, 1973; Prado, 2000), o Del Bosque Paranense (Morrone, 2001a).

Las tres zonas fitogeográficas del Uruguay definidas en ese trabajo fueron:

Formación Rioplatense, con ciertas características que recuerdan a las “pampas” típicas, las que se van perdiendo “rápidamente... a medida que marchamos hacia el noroeste. El carácter estepario está atenuado por la presencia de plantas perennes, arbustivas, numerosas cactáceas, y en general por la vegetación de los lugares pedregosos determinados por los afloramientos de los componentes del Fundamento Cristalino...”.

Subformación del Litoral (porción uruguaya de la formación Mesopotámica) caracterizada por la presencia de numerosos elementos arbóreos espinosos que no crecen en el resto del país formando un bosque abierto aunque con abundancia de arbustos (también espinosos) y cactáceas; palmares ralos de *Butia yatay*<sup>6</sup> y *Trithrinax campestris*; abundancia de especies calcícolas; sustitución del “flechillar” por el “andropogonal” en las zonas campestres . También destaca la mayor diversidad en la composición del bosque ribereño debido al aporte de especies tropicales, en referencia sin dudas al ingreso de especies Paranenses a través del río Uruguay.

Subformación del Noreste (porción uruguaya de la formación Riograndense), de carácter subtropical y con características totalmente diferentes a las del resto de la vegetación del Uruguay (pero muy similares a la de Río Grande do Sul), las cuales adjudican a una mayor precipitación anual y los aspectos edáficos y topográficos de la región. Esta vegetación se interna en el país debido a la existencia de un sistema de serranías que llegan prácticamente hasta la costa del río De la Plata. Se excluyen expresamente las planicies del este, aunque esto no se refleja en el mapa presentado por el autor.

---

<sup>6</sup> Al hacer mención a la composición de los palmares Chebataroff menciona que se trata de *B. capitata*, pero esta especie no crece en el oeste uruguayo.

En posteriores publicaciones Chebataroff modificó su propuesta, la que finalmente resultó prácticamente coincidente con la de Castellanos y Pérez-Moreau (1944) salvo por el hecho de que consideró más apropiada la denominación de provincia Uruguayense en virtud de que la misma excede los límites políticos del Uruguay (Chebataroff, 1960; Chebataroff, 1980).

Chebataroff defendió con mucha fuerza la idea de que tanto la flora como la vegetación del Uruguay son lo suficientemente diferentes de las “pampas” como para considerar este territorio como una provincia fitogeográfica separada. Propuso que en función de la menor edad de los sedimentos que conforman el sustrato geológico de las “pampas”, es probable que su flora haya llegado desde zonas vecinas como el Monte, las Sierras Pampeanas y la provincia Uruguayense, a lo que debería sumarse la intrusión de elementos subtropicales a través de los ríos Paraná y Uruguay y no al revés como propone Cabrera (Chebataroff, 1960).

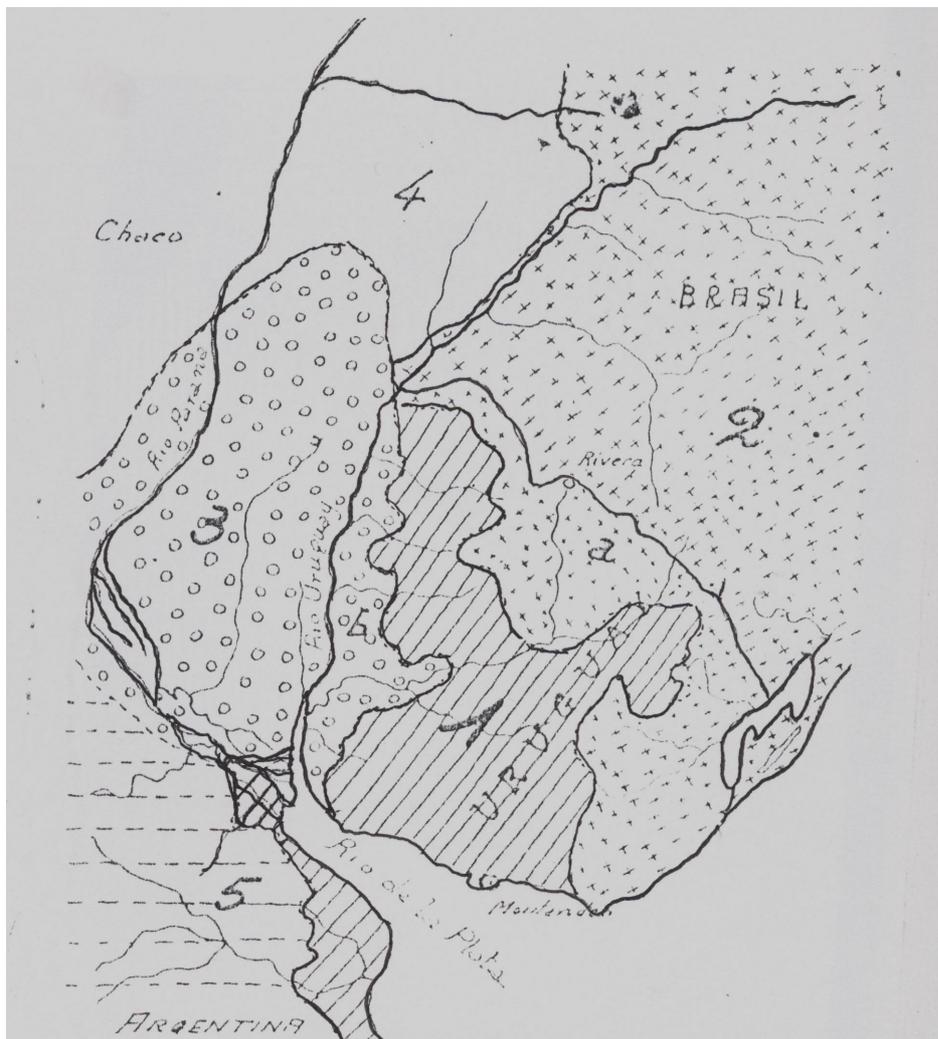


Figura 4: formaciones vegetales del Uruguay según Chebataroff (1942). 1: Formación Rioplatense, 1a: Subformación del Noreste, 1b: Subformación del Litoral; 2: Formación Riograndense; 3: Formación Mesopotámica; 4: Formación de las Misiones; 5: Formación Pampeana.

Un cambio significativo en la propuesta de Chebataroff de 1960 respecto a la de 1942 es que incluyó su antigua Subformación Noreste así como la parte sur de Río Grande do Sul, dentro de la provincia Uruguayense, con lo cual al menos en mi interpretación pierde una parte importante de la originalidad del primer enfoque.

Además Chebataroff tampoco acordó en que la vegetación espinosa del oeste de Uruguay pueda considerarse como Espinal (*sensu* Cabrera, 1953 y trabajos posteriores), sino que prefiere llamarlo Parque Mesopotámico, en virtud de una menor riqueza de especies.

No obstante las consideraciones anteriores, desde la publicación de la Biogeografía de América Latina (Cabrera y Willink, 1973) se ha impuesto con mucha fuerza la idea de la provincia Pampeana, en la que a pesar de reconocerse la existencia de cuatro Distritos, y de caracterizar al distrito Uruguayense por la presencia de la “pradera de flechillas o flechillar” (en contraposición con la “estepa o pseudoestepa” del resto) y de admitir la mayor presencia de elementos subtropicales, ha permitido que se de un tratamiento simplista a la fitogeografía del Uruguay, asumiéndose una semejanza con la flora y vegetación de Buenos Aires, mucho más estudiada y conocida que la del Uruguay.

Un matiz interesante se expone en la descripción detallada de los pastizales del río De la Plata (Soriano, 1991), en el que se diferencian claramente las subregiones de “las pampas” y de “los campos”, siendo uno de los criterios principales para ello precisamente la abundancia de elementos arbóreos y arbustivos en estos últimos.

Además en la región de los “campos”, que comprenden todo Uruguay y sur de Río Grande do Sul, diferencian la zona al sur de los ríos Negro y Yí y luego hasta el extremo norte de la laguna Merin, del resto de la subregión. La principal diferencia radica según los autores en la predominancia de elementos florísticos subtropicales de la zona norte, los que son sustituidos más o menos gradualmente por elementos característicos de zonas más frías y secas como las “pampas” y la “patagonia”.

Por lo expuesto anteriormente, no debiera aceptarse en forma acrítica la inclusión del Uruguay íntegramente en la Provincia Pampeana, aunque sí deben tenerse en cuenta aquellos factores relacionados con la escala continental de la mayoría de los trabajos mencionados.

De cualquier forma, resulta llamativa la ausencia de investigación acerca de la geografía florística de las especies de la flora uruguaya, la que permitiría aclarar las vinculaciones florísticas entre las diferentes regiones involucradas. Este tipo de trabajo también permitiría establecer con mayor precisión la posición fitogeográfica del Uruguay, la que como se ha visto ha resultado compleja y aún permanece confusa, sobre todo cuando se mezclan criterios vegetacionales y florísticos.

En consecuencia con lo anterior, prácticamente no existen propuestas consistentes de delimitación de zonas o regiones florísticas en función de la detección de rangos de distribución coincidentes. Pueden existir apreciaciones más o menos ambiguas, a veces subjetivas o a veces basadas en el estudio de material de herbario cuando se efectúa el tratamiento taxonómico de algún grupo, o de la experiencia de los investigadores, acerca de la existencia de algunas de estas regiones. En todo caso los límites de las mismas son muy difusos.

Quizás el trabajo más importante fue el realizado por Diego Legrand para las especies de Mirtáceas, en el que se diferencian cuatro regiones en función de la presencia de 30 especies señalándose en cada caso las especies exclusivas de cada zona (Legrand, 1968). Este autor destaca la conexión existente entre la flora del sur de Brasil (incluyendo estados como San Pablo, Goias, Minas Gerais, Paraná, Santa Catarina y obviamente Río Grande do Sul) y la del norte de Uruguay, considerando a éste como un apéndice empobrecido de aquellos, principalmente de Santa Catarina, donde las mirtáceas son particularmente diversas. También destaca la conexión con algunas zonas “correntino-paraguayas”, que pueden considerarse como de influencia chaqueña, aunque mucho menos fuerte.

En forma más general existe una propuesta de Chebataroff de 1951 en que esquematiza las regiones naturales de Uruguay y Río Grande do Sul. El mapa presentado muestra una vez más en forma muy clara las conexiones con Brasil, pero la caracterización de las regiones resulta algo vaga (Chebataroff, 1951) y se basa más bien en criterios geomorfológicos, los que por otra parte son de gran importancia en la distribución de las especies.

Tal como lo muestra el trabajo de Legrand para el caso de las Mirtáceas, las especies arbóreas que crecen en Uruguay no se distribuyen en forma homogénea ni aleatoria en el territorio, ni tampoco forman parte de un único tipo de formación vegetal. Muy por el contrario resulta sumamente interesante desentrañar los patrones que presentan los rangos de distribución geográfica de las mismas y su relación con el medio físico, así como las vinculaciones con las floras regionales.

Este aspecto ha estado extrañamente relegado en los estudios de los bosques autóctonos, los que han apuntado fundamentalmente a resolver cuestiones taxonómicas y a la clasificación y descripción de las formaciones leñosas teniendo en cuenta principalmente su fisonomía y su estructura ecológica.

### **Los vínculos de la flora arbórea uruguaya con la región**

Evidentemente las especies arbóreas y arbustivas que conforman alrededor del 10 % de la flora uruguaya no provienen de las “pampas”. Cuáles son entonces las unidades fitogeográficas a las que pertenecen estas especies?

*A priori* pueden mencionarse las siguientes unidades fitogeográficas (y sus unidades menores si correspondiere) con las que la flora arbórea uruguaya presenta sus principales vínculos: Dominios de los Bosques Estacionales Tropicales (Prado, 2000) o Dominio Amazónico (Cabrera y Willink, 1973), Provincia del Chaco (Cabrera y Willink, 1973; Morrone, 2001a; Morrone, 2002; Prado, 1991; Prado, 1993a; Prado, 1993b).

En menor medida pueden existir vínculos con la Provincia Atlántica (Cabrera y Willink, 1973; Morrone, 2001a) (como Bosque Atlántico Brasileño); el Bosque de *Araucaria angustifolia* (Morrone, 2001a; Rambo, 1980) y el Cerrado (Marchesi, 1997; Spichiger *et al.*, 1995)

Los interesantes trabajos de Prado (Pennington *et al.*, 2000; Prado, 1991; Prado y Gibbs, 1993; Prado, 1993a; Prado, 1993b; Prado, 2000) proporcionan un excelente marco para comprender mejor los vínculos florísticos a nivel del continente sudamericano, particularmente en aquellos aspectos en que el trabajo pionero de Cabrera y Willink (1973) no logra resolver satisfactoriamente. Otros aportes relacionados con la flora y vegetación del Paraguay y del Brasil permiten completar el panorama (Spichiger *et al.*, 1995; Teixeira *et al.*, 1982)

La reciente propuesta de una nueva entidad fitogeográfica a nivel de Región o Dominio, denominada Región de los Bosques Tropicales Estacionales (RBET), o también Arco Pleistocénico (debido a la forma de su actual expresión geográfica y de la época en que hubieron predominado) (Prado y Gibbs, 1993; Prado, 2000), permite interpretar más claramente las particularidades de la distribución geográfica de numerosas especies arbóreas, muchas de las cuales pertenecen a la flora uruguaya.

Las diferentes unidades del Arco Pleistocénico habían sido consideradas hasta ahora como partes de otras Regiones o Provincias fitogeográficas (tales como la Provincia Atlántica, Amazónica o Chaqueña) casi siempre como versiones transicionales o empobrecidas de éstas, sin embargo tal como fue planteado, cuenta con al menos 33 géneros y más de 300 especies endémicas (Prado, 1991; Prado, 2000), algunos de ellos presentes en toda o gran parte de la extensión del Dominio, y otros restringidos a algunas de las unidades de menor jerarquía.

Se trataría de un fragmento relictual de la vegetación que pudo haber sido dominante en esta parte del continente durante épocas más áridas durante el Pleistoceno, actualmente fragmentado por la re-expansión de las condiciones de mayor humedad que favorece la vegetación siempreverde. Originalmente fue planteado a partir de la distribución congruente de numerosas especies deciduas subtropicales, siendo paradigmática la distribución de *Anadenanthera colubrina*, con tres núcleos principales: piedemonte andino, Misiones y Caatingas (Prado, 2000) (Figura 5)

En éste nuevo Dominio fitogeográfico se reconocen tres provincias a partir de los tres núcleos principales mencionados: Caatingas *s.l.*, Paranaense (redefinida a partir de propuestas previas) y Piedemonte subandino. Sin llegar a ser disyuntas, las provincias están relativamente separadas geográficamente, conectadas a través de *tracks* que podrían interpretarse como eventuales antiguas conexiones mayores entre las mismas (Prado, 2000).

La Provincia de las Caatingas, ubicada en el noreste de Brasil con una extensión de unos 850000 km<sup>2</sup>, fue originalmente incluida en el Dominio Chaqueño por Cabrera & Willink (1973) o Subregión Chaqueña de Morrone (2001a), aunque de acuerdo con Prado (1991) no existen vínculos florísticos relevantes entre ésta y el Chaco. También de acuerdo al mismo autor, el origen de las Caatingas no se debe a la vicarianza posterior a la migración de especies chaqueñas hacia el noreste, tal como había sido propuesto (Andrade-Lima, 1982).

En primera instancia se propone la incorporación de las Caatingas a la Región Amazónica y posteriormente como integrante de la nueva entidad fitogeográfica mencionada.

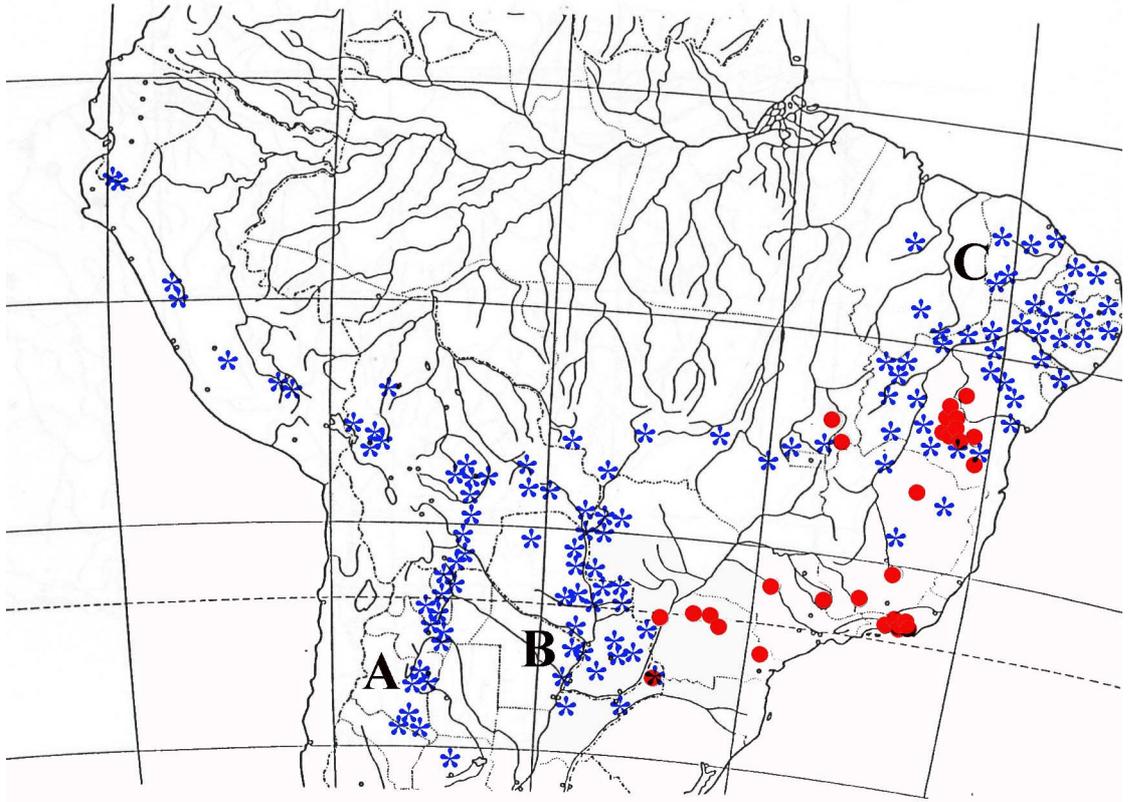


Figura 5: distribución geográfica de *Anadenanthera colubrina* (\* = var. cebil; ● = var. colubrina), especie paradigmática del Arco Pleistocénico. A = núcleo del piedemonte andino; B = núcleo Misiones; C = núcleo Caatingas. Reelaborado a partir de datos de Prado (1991) con permiso del autor.

Curiosamente Morrone (2001a y 2002) no solo mantiene esta provincia en el Dominio Chaqueño, sino que le incorpora a éste la provincia del Cerrado, generalmente vinculado al Dominio Amazónico (Cabrera y Willink, 1973; Prado, 1991).

Lo llamativo del caso es que Morrone propone este cambio drástico en la delimitación del dominio Chaqueño supuestamente basándose en los argumentos de Prado y Gibbs (1993) y en la distribución de varias especies publicadas por estos últimos autores, tales como *Astronium urundeuva* y *Enterolobium contortisiliquum*.

Sin embargo en ninguna parte del trabajo de Prado y Gibbs (1993) existe tal argumentación. En primer lugar estos autores excluyen expresamente aquellas especies del Dominio Chaqueño, pero además dejan claramente demostrada la falacia del vínculo entre Chaco y Caatingas (argumentando por qué deben estar en dominios diferentes), y finalmente no reconocen ningún vínculo entre Chaco y Caatingas con el Cerrado, más allá de que algunas especies del Arco Pleistocénico se presenten a través de éste en forma esparcida a modo de pequeñas “islas”, conectando las Caatingas con Misiones.

La vegetación de las Caatingas es principalmente leñosa con zonas de bosques bajos y de matorrales, compuestos por especies espinosas, caducifolias y con otros caracteres xeromórficos, y son muy escasas las especies perennifolias. Florísticamente son abundantes las *Cactaceae* y *Bromeliaceae*, así como también *Fabaceae*, *Euphorbiaceae*, *Erythroxylaceae*, etc. Además, posee un alto grado de endemismo (12 géneros y 183 especies) de acuerdo con los datos de Prado (1991).

Sin embargo, además de estas especies endémicas, existen una gran cantidad de otras especies cuya distribución abarca gran parte del Arco Pleistocénico en toda su extensión, muchas de las cuales llegan a Uruguay.

La Provincia del Piedemonte subandino corresponde a los “bosques transicionales” (*Transition forest*) (Sarmiento, 1972) o Distrito de las Selvas de Transición (Cabrera, 1971) entre los bosques espinosos del Chaco en las partes bajas, hacia el este, y los bosques nublados subtropicales ubicados a mayor altitud hacia el oeste, que pertenecen a la provincia de las Yungas (Prado y Gibbs, 1993), Distrito de las Selvas Montanas (Cabrera, 1971) o *Lower Montane Forest* (Cabrera y Willink, 1973; Prado, 2000; Sarmiento, 1972).

Estos bosques de transición ocupan una estrecha faja que va desde el sur de Bolivia (Santa Cruz de la Sierra) hasta el límite entre las provincias de Jujuy y Catamarca en Argentina. Poseen una alta proporción de especies caducifolias (79 % según Sarmiento, 1972) y los dos tipos principales de vegetación son los “bosques de Palo blanco” o “paloblancales” debido a la predominancia de *Calycophyllum multiflorum*, pero en los que también son abundantes *Phyllostylon rhamnoides*, *Amburana cearensis*, *Pterogyne nitens*, *Ruprechtia laxiflora*, *Anadenanthera colubrina var. cebil*, *Astronium urundeuva*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Patagonula americana*, entre otros; y los bosques de “Tipa-Pacará”, es decir bosques de *Tipuana tipu* y *Enterolobium contortisiliquum*, considerados como una extensión menos rica florísticamente que los “paloblancales” (Prado, 1993a)

Finalmente, la Provincia Paranense (*sensu* Prado, 2000) se ubica en una posición geográficamente intermedia entre las anteriores, y es redefinida a partir de la propuesta por Cabrera y Willink (1973), considerando al “núcleo Misiones” como parte central.

El tipo de vegetación dominante corresponde al *Austro-Brazilian rain forest* (bosque húmedo Austrobrasileño) (Sarmiento, 1972), o *mata o floresta subtropical* (Klein, 1972; Rambo, 1980)<sup>7</sup> que se diferencia de los otros dos grandes tipos de bosques lluviosos de Sudamérica tropical y subtropical (la Selva Amazónica y la Selva Atlántica) tanto florística como ecológicamente (Sarmiento, 1972)

Se excluyen los bosques de *Araucaria* del Planalto (*Floresta Ombrófila Mista* de Teixeira et al., 1982) y se incorporan las unidades florísticas “Selva de ribera” ubicadas en las márgenes de los ríos Paraguay y Paraná; y el “Bosque Transicional Austro-Brasileño”, que ocupa el noreste de Santa Fe, y el este de Chaco y Formosa, principalmente en las zonas más altas (Prado, 1991; Prado, 1993a; Prado, 2000).

Actualmente estos “bosques de *Araucaria*” son considerados como relictos de formaciones boscosas más extensas que predominaron en el Cuaternario tardío cuando esas eran las condiciones climáticas de la región (Behling, 1993; Ledru, 1993; Prado, 2000; Spichiger et al., 1995) y por lo tanto excluidos de las unidades fitogeográficas subtropicales (Prado, 2000). Sin embargo, los restantes componentes de estos bosques, entre los que se destacan las especies de *Myrtaceae*, *Lauraceae*, *Melastomataceae*, *Saxifragaceae*, *Flacourtiaceae*, etc. pertenecen al Elemento Neotropical, y su presencia en bosques del sur de Sudamérica puede estar explicado por la fragmentación de bosques subtropicales más extensos que habrían existido durante el Oligoceno-Mioceno (Landrum, 1981; Villagrán y Hinojosa, 1997), inversamente a la opinión de Rambo (1953) quien pensaba que se trataba de especies australes que habrían llegado al sureste de Brasil a través de antiguas conexiones terrestres.

La parte principal de la provincia Paranense coincide con las Selvas Mixtas (Cabrera, 1971) o Selvas (Cabrera y Willink, 1973), la Flora Paranense (*Paranean Flora*) de Spichiger et al. (1995) y la *Floresta Ombrófila Mista* (Teixeira et al., 1982), y presenta una mezcla de especies caducifolias (*Fabaceae*, *Meliaceae*, *Bignoniaceae*, etc.) y perennifolias (principalmente *Lauraceae*, *Sapotaceae*, *Aquifoliaceae*, etc.). De acuerdo al porcentaje de individuos caducifolios los autores brasileños separan las unidades *decidual* y *semidecidual* (Veloso & Góes Filho, 1982).

El carácter subtropical se evidencia en la presencia de un estrato arbóreo superior caducifolio debido a la estacionalidad en las lluvias o en las temperaturas (Teixeira et al., 1982).

---

<sup>7</sup> Traducción al idioma Portugués del trabajo publicado en 1956: *Der Regenwald am oberm Uruguay*. *Sellowia* 7: 186-233

Klein (1972) describió estos bosques como integrados por tres estratos: uno superior formado por árboles grandes y emergentes pero espaciados de manera que no conforman un dosel totalmente cerrado (como ocurre en los bosques de las selvas atlánticas). La mayoría de las especies que conforman este estrato son caducifolias o semicaducifolias. Un segundo estrato más denso y cerrado formado por árboles de menor tamaño entre los que predominan las *Lauraceae*, *Fabaceae*, *Bignoniaceae* entre otras, la mayoría perennifolias. y finalmente un tercer estrato de arbustos y árboles pequeños, a los que se debe sumar la abundante regeneración de las especies de los demás estratos y la presencia de lianas y epífitas (Teixeira *et al.*, 1982), aunque estas últimas con una diversidad notablemente menor a las de las selvas atlánticas, principalmente las de las familias *Orchidaceae* y *Bromeliaceae* (Rambo, 1980).

*Anadenanthera colubrina*, *Astronium urundeuva*, *Carica quercifolia*, *Celtis pubescens*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Ruprechtia laxiflora*, *Schinopsis brasiliense*, *Solanum granulosum-leprosum*, *Peltophorum dubium*, *Phytolacca dioica*, *Pterogyne nitens*, *Pouteria gardneriana*, *Tabebuia cariaba*, *T. impetiginosa* [= *T. heptaphylla*?] entre otras, son especies típicas de los bosques paranenses que poseen un rango que comprende la casi totalidad del Arco Pleistocénico (Prado, 1991).

Otras especies están restringidas a alguna de las Provincias, como las endémicas de las Caatingas o las que están presentes en solo una parte del Arco Pleistocénico.

Exceptuando estos endemismos, una gran cantidad de las demás especies mencionadas como características del Arco Pleistocénico son integrantes de la flora uruguaya, por lo que la conexión con el mismo en su totalidad o con sus Provincias es más que importante, aún cuando nunca ha sido mencionada en la literatura nacional (como en el caso de las Caatingas).

La Provincia del Chaco, también redefinida por Prado (1993 a y b) es la otra gran unidad fitogeográfica con la que pueden establecerse vínculos a nivel de la flora arbórea.

Ocupa una extensión de alrededor de 800.000 km<sup>2</sup> pertenecientes al norte de Argentina, oeste de Paraguay, sureste de Bolivia y una pequeña extensión en el oeste del Estado de Mato Grosso do Sul en Brasil (Pennington *et al.*, 2000).

En diversos trabajos sobre vegetación y fitogeografía (Cabrera, 1953; Cabrera, 1971; Cabrera y Willink, 1973; Morello y Adámoli, 1974; Ragonese y Castiglioni, 1970) se consideraba al Chaco fitogeográfico más o menos equivalente a la región geográfica del Chaco o Gran Chaco. Delimitado de esta forma, se ha incluido como “chaqueña” a variados tipos de vegetación, como los remanentes de bosques estacionales paranenses que hacen “intrusión” a través de los ríos más importantes de la región como el Paraná y el Uruguay.

Obviamente esto genera confusión a la hora de establecer vínculos florísticos con otras regiones fitogeográficas.

Ocho géneros (todos monotípicos) y alrededor de 92 especies son reconocidos como endémicos del Chaco (Prado, 1991), lo que representa alrededor del 32 % de la flora. Algunos de las especies más características entre estas son *Aspidosperma triternatum*, *Maytenus vitis-idaea*<sup>8</sup>, *Prosopis kuntzei*, *P. fiebrigii*, *P. vinalillo*, *P. ruscifolia*, *Schinopsis cornuta*, *S. quebracho-colorado*, *Ziziphus mistol*, etc.

Otras especies arbóreas no endémicas pero muy características del Chaco son *Acacia praecox*, *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Geoffroea decorticans*, *Schinopsis balansae*, *Prosopis alba*, *P. affinis*, *P. nigra*, *Schinus fasciculatus*, *Trithrinax campestris*.

La delimitación del Chaco fitogeográfico ha tenido grandes variaciones, sobre todo por la inclusión de diversos tipos de vegetación como “chaqueñas”, actualmente excluidas de esa Provincia (Prado, 1993b).

---

<sup>8</sup> Esta especie es mencionada como endémica del Chaco, sin embargo crece también en Uruguay.

# CONTEXTUALIZACION DE LOS TERMINOS

Algunos de los términos utilizados pueden resultar confusos o tener varias acepciones por lo que en el siguiente capítulo se aclararán la forma y el contexto en que serán tenidos en cuenta en este trabajo.

Se entiende por rango (o área) de distribución a toda la región en la cual está presente un taxón (Cain, 1944, citado por Crisci *et al.*, 2000), sin embargo en algunos casos, los investigadores pueden restringir sus estudios a una región en particular, considerando por lo tanto solo una porción del rango de las especies (Brown *et al.*, 1996), tal es el caso del presente trabajo, restringido a los límites políticos del Uruguay.

Los rangos de distribución son la unidad básica de investigación biogeográfica (Brown *et al.*, 1996; Brown y Lomolino, 1998), y por lo tanto el punto de partida de cualquier trabajo biogeográfico es la determinación (o delimitación) de los mismos en cuanto a su forma, tamaño y ubicación (Myers y Giller, 1994). Obviamente, estos atributos dependen en gran medida de la escala espacial y temporal utilizada, aunque ésta última suele ser menos importante en biogeografía.

De acuerdo a las características de este rango, los taxones se denominarán de distribución amplia cuando abarque una gran proporción del territorio estudiado (cosmopolitas si se trabaja a una escala global), de distribución restringida, cuando ocupe solo una proporción relativamente pequeña y delimitable del mismo, disyunto si poseen dos o más áreas separadas<sup>9</sup>. En este trabajo se considerarán de distribución amplia todas aquellas especies que presentes en todas las diferentes regiones geomorfológicas, que como se discutió anteriormente a su vez coinciden ampliamente con otras tantas regiones naturales.

El resultado de la determinación de un rango de distribución es la representación en un mapa del área en la que el taxón o grupo de taxones está presente (es decir ha sido localizado o está documentada su presencia en algún momento) (Crisci *et al.*, 2000), para lo cual a su vez puede recurrirse a varias modalidades (Brown y Lomolino, 1998): mapas de contorno, en el que el rango se delimita a través de una línea que representa el límite de distribución del taxón; mapas de puntos, en los que se representa los lugares en los que se ha constatado la presencia del taxón; mapas de perfil o superficie, en los que además de la distribución se utiliza información sobre la abundancia del taxón en cada localidad.

Cada uno de estos tipos de representaciones tiene ventajas y desventajas, y a pesar de las limitaciones que tienen en cuanto a la seguridad en la representación y en la precisión (siempre son simplificaciones de una realidad mucho más compleja), los mismos son un medio invaluable para resumir la información biogeográfica (Brown *et al.*, 1996; Brown y Lomolino, 1998).

---

<sup>9</sup> La explicación de las disyunciones ha dado lugar a una de las más ásperas controversias en la biogeografía, entre los que entienden que las mismas se deben a la dispersión (en un sentido biogeográfico histórico y no demográfico-ecológico) de los taxones y los que la explican en términos de vicarianza, es decir provocadas por la aparición de barreras que dividen un rango primitivamente mayor

En el presente trabajo se utilizarán combinaciones de los dos primeros tipos de mapas, es decir primero se confeccionarán mapas de puntos con las localizaciones de colectas y relevamientos de campo, y sobre los mismos se delimitará el rango de distribución, de manera que abarque la mayoría de los puntos.

En general los trabajos biogeográficos, y en particular en geografía florística, apuntan a detectar o describir patrones en los rangos de distribución de las taxones considerados (en este caso especies arbóreas), y en la formulación y puesta a prueba de hipótesis que expliquen dichos patrones (Morrone y Ruggiero, 2000).

Se entiende por patrón a una "...regularidad o repetición en la naturaleza que, aunque imperfecta, permite establecer comparaciones y ensayar predicciones." (Morrone y Ruggiero, 2000). En este sentido, los patrones son análogos, síntesis o generalizaciones realizadas a partir de observaciones iniciales de los rangos de cada taxón (Rosen, 1994). Estos patrones pueden ser considerados a diferentes escalas, desde la escala global, continental o incluso regional (Waechter, 2002)

El área representativa de cada patrón detectado puede ser considerado como un "área de endemismo", es decir áreas de congruencia no aleatoria de los rangos de distribución de dos o más taxones (Morrone, 1994), donde "congruencia" no necesariamente implica una coincidencia total sino un grado alto de simpatria (Platnick, 1991 citado por Morrone, 1994);

Nelson y Platnick (1981) proponen que las áreas de endemismo son aquellas áreas relativamente pequeñas que presentan un número significativo de especies que no están presentes en ninguna otra parte del área total considerada (citados por Crisci *et al.*, 2000). En un contexto panbiogeográfico, las áreas de endemismos pueden ser entendidas como equivalentes a los trazos generalizados mas cortos (Morrone, 2001b).

El conjunto de taxones que definen las áreas de endemismo se denominan "elementos florísticos" (Waechter, 2002) o simplemente "floras". La acepción dada aquí al término flora es levemente diferente al clásico<sup>10</sup>, ya que posee una connotación biogeográfica: las especies que integran cada flora poseen rangos de distribución similares.

Las áreas de endemismo no necesariamente son excluyentes sino que en ciertos casos puede agruparse jerárquicamente formando áreas anidadas, es decir patrones con rangos sucesivamente mayores (Crisci *et al.*, 2000) o superponerse, lo que define verdaderos puntos de alta diversidad o *hotspots*. Por este motivo una región del territorio puede contener especies de más de una flora o elemento florístico.

¿Cuáles son los motivos por los que diferentes especies posean una distribución geográfica similar?

---

<sup>10</sup> Listado de especies autóctonas o naturalizadas de una determinada región.

La distribución geográfica natural de las especies vegetales depende de factores abióticos (edáficos, climáticos, etc.) y bióticos (interacciones con otras especies vegetales y animales), y por lo tanto es de suponer que la existencia de rangos concordantes implica la existencia de condiciones similares de esos factores en el área que ocupan dichos rangos.

Sin embargo los mismos pueden estar indicando en realidad cuáles eran las condiciones pasadas, en una escala de tiempo que puede llegar a varios millones de años. Por ejemplo, el área actual de la recientemente propuesta Región (equivalente a Dominio en el esquema de Cabrera y Willink) de los Bosques Tropicales Estacionales (Prado, 2000) sería el relicto de una flora que ocupaba un área mucho más extensa y continua, en épocas de lo máximos glaciares (entre 18.000 y 12.000 años antes del presente) (Prado y Gibbs, 1993), que pudo haber sido sustituida por la actual flora tropical.

La intersección de dos o más elementos florísticos o floras constituye por lo tanto un punto de alta diversidad específica, o *hotspot*, situación que puede estar causada por los cambios climáticos y/o geológicos que se dieron en el pasado y que pudieron determinar la fluctuación de las floras dominantes, o la unión de diferentes floras debido a la desaparición de barreras preexistentes originando floras “híbridas” (Crisci *et al.*, 1991). Estos *hotspots* son de gran importancia en la determinación de áreas prioritarias para la conservación de la diversidad biológica, ya que por un lado poseen una alta diversidad específica ( $\alpha$ -diversidad), la que a su vez está determinada por la superposición de diferentes floras, y probablemente también por diferentes tipos de vegetación ( $\beta$ -diversidad) (Spichiger *et al.*, 1995).

Los *hotspots* también pueden entenderse como centros de endemismo, es decir aquellas áreas donde la presencia de taxones endémicos (con rangos congruentes) es más alta que la que se presenta en las áreas circundantes (Crisp *et al.*, 2001; Williams *et al.*, 1996 citado por Laffan y Crisp, 2003).

En el contexto del presente trabajo, debe entenderse que las áreas de endemismos no corresponden a áreas donde viven especies endémicas del Uruguay, sino aquellas que cumplen con las condiciones de las anteriores definiciones, teniendo en cuenta los límites que geográficos que se utilizaron para determinar los rangos (es decir los límites políticos del país).

La metodología utilizada para la delimitación de las áreas de endemismo es uno de los temas de controversia respecto ya que por tratarse de comparación de rangos de distribución, que como se mencionó se basan en localización de puntos de registro de taxones, existe un grado variable de subjetividad (Crisci *et al.*, 2000).

Varias son las metodologías que pueden seguirse (Crisci *et al.*, 2000):

\* superposición de rangos de distribución: delimitación de los rangos de distribución a través de mapas y detección “visual” de congruencias en los mismos para varios taxones válidos. Estos rangos se deben poder establecer claramente y ser menores que la totalidad del área de estudio (Müller, 1973). Según Cain y Castro (1959) (citados por Prado, 2000), esta es una de las forma más objetivas para la delimitación de regiones florísticas.

\* cuadrícula de áreas y análisis por métodos de simplicidad: se divide el área de estudio en cuadrículas, se establece la presencia/ausencia de los taxones en las mismas y se obtiene la matriz sitio (cuadrícula) x taxón, donde la presencia se codifica como "1" y la ausencia se codifica como "0". Esta matriz se utiliza para obtener un cladograma a través de un *algoritmo de simplicidad*, igual al utilizado para clasificaciones de taxones biológicos en la Sistemática Filogenética (SF). El método se conoce como *Parsimony Analysis of Endemicity* (PAE) basado en cuadrículas y fue propuesto por Morrone (1994), como una modificación del PAE originalmente propuesto por Rosen (1988).

La SF, propuesta originalmente Hennig (1966) clasifica taxones biológicos en base a los caracteres evolutivamente novedosos compartidos por éstos, utilizando para ello la solución más simple o parsimoniosa (explicada más adelante), mientras que el PAE clasifica localidades, cuadrículas o áreas (según el método) en base a los taxones endémicos (o exclusivos) compartidos por dichas áreas, utilizando el mismo algoritmo de simplicidad o parsimonia <sup>11</sup>(Crisci, *et al.*, 2001; Morrone y Crisci, 1995).

La metodología detallada del PAE está descrita en diversas publicaciones (Crisci *et al.*, 2000; Morrone, 1994; Morrone y Crisci, 1995; Posadas y Miranda-Esquivel, 1999). No obstante, debido a que los términos y conceptos usados para interpretar los resultados del PAE son los mismos que los utilizados en la SF, se hará una muy breve explicación de los mismos.

Una *apomorfía* es un carácter evolucionado o novedoso, formado a partir de una *plesiomorfía*, o carácter ancestral. Cuando una apomorfía es compartida por varios taxones, se denomina *sinapomorfía*, y el grupo de taxones que la comparten se denomina *monofilético* o *clado*, siempre que todos tengan el mismo ancestro reciente en común, y todos los descendientes del ancestro forman parte del grupo. Cada clado puede estar determinado por más de una sinapomorfía.

En el PAE, los clados se definen cuando existen dos o más *especies apomórficas*, y el grupo de cuadrículas del clado forman un área de endemismo (Morrone, 1994). En otras palabras, las especies apomórficas son exclusivas del área de endemismo, y todas las cuadrículas en la que están presentes esas especies forman parte del área de endemismo.

El objetivo de la SF es precisamente obtener un diagrama (denominado *cladograma*) que reproduzca lo más fielmente posible la secuencia de cambios o eventos de especiación que han permitido a los descendientes surgir a partir de los ancestros (Brown y Lomolino, 1998), por eso se genera un patrón anidado, en el que los clados terminales están incluidos en clados sucesivamente más grandes, conformados por caracteres más ampliamente distribuidos (por ejemplo el clado de los animales mamíferos está incluido dentro del clado de los animales vertebrados), y obviamente el carácter presencia de columna vertebral está más distribuido que el de presencia de glándulas mamarias.

---

<sup>11</sup> Existen varios programas de computación que realizan estos análisis, tales como NONA, PAUP, Henni86, etc.

De la misma forma, las áreas de endemismo obtenidas a través del PAE, poseen en exclusividad las especies apomórficas, pero también las plesiomórficas, o de distribución más amplia, que a su vez pueden o no estar definiendo áreas de endemismo o clados de mayor extensión.

Adicionalmente, cada taxón (o cuadrícula) puede tener sus propios caracteres (o especies) apomórficos, es decir no compartidos con ningún otro taxón. Estos caracteres se denominan *autapomorfías*, y al igual que las simplesiomorfías son irrelevantes para la construcción de los cladogramas filogenéticos (Humphries y Parenti, 1999; Judd *et al.*, 1999), aunque no lo son en un contexto biogeográfico, ya que una cuadrícula con muchas autapomorfías puede ser también considerada un área de endemismo aún cuando no forme parte de un clado (Morrone, 1994), y obviamente representa un área prioritaria para la conservación.

La construcción de un cladograma (también denominando *árbol*) se efectúa en sentido inverso al que supuestamente siguió la evolución, partiendo del grupo que comparte la mayor cantidad de caracteres más evolucionados, que se toma como grupo terminal. El proceso se repite hasta que se llega al último taxón ancestral, es decir aquel que posee todos los caracteres en sus estados primitivos (denominado *raíz* u *outgroup*) (Brown y Lomolino, 1998). Esto obviamente requiere la determinación de cuales son los estados primitivos y cuales los derivados, lo que se conoce como *polarización* (Judd *et al.*, 1999). En el caso del PAE basado en cuadrículas, el área ancestral es la que posee todas las especies ausentes, y debe agregarse a la matriz de datos (Morrone, 1994; Crisci, *et al.*, 2001)

Sin embargo, difícilmente se da el caso de un patrón ordenado y jerárquico en la distribución de los caracteres, sino que suelen surgir numerosos conflictos que llevan a que puedan construirse varios cladogramas con la misma información (Humphries *et al.*, 1988).

Uno de los criterios generalmente aplicados para resolver este problema (pero no el único) es el de *parsimonia* o *simplicidad*, propuesto por Farris (1983), según el cual se debe optar por aquel cladograma que implique el menor número de pasos, es decir el que minimice las hipótesis de *homoplasia* (similitud no explicada por descendencia sino por paralelismo, convergencia, etc.) (Judd, *et al.*, 1999; Humphries *et al.*, 1988).

Pero también puede darse el caso de que existan varios cladogramas igualmente parsimoniosos, lo que implica que se debe escoger uno entre todos ellos. En este caso se considera un único cladograma de *consenso* (o *consenso estricto*), que es aquel en el que se representan solamente los clados o grupos monofiléticos existentes en todos los cladogramas (Judd *et al.*, 1999; Posadas y Miranda-Esquivel, 1999).

Existen índices que permiten medir cuán parsimoniosos son los cladogramas y efectuar comparaciones. Los más extendidos son el *Índice de Consistencia* (CI) y el *Índice de Retención* (RI). El primero resulta de la división entre la mínima cantidad posible de cambio por el número real de cambios efectuados en la construcción del cladograma, y varía entre cerca de 0 y 1. El segundo tiene en cuenta el máximo (M) y el mínimo (m) largo posible del cladograma y el largo obtenido (L), calculándose  $RI = (M - L) / (M - m)$  (Judd *et al.*, 1999).

Existe una amplia literatura específica sobre teoría y práctica en Sistemática Filogenética, la cual no es motivo de revisión en el presente trabajo. Pueden consultarse los siguientes materiales básicos: Brooks y McLennan, 1991; Eldredge y Cracraft, 1980; Goloboff, 1998; Hennig, 1966; Kitching *et al.*, 1998; Nelson y Platnick, 1981; Wiley, 1981, entre otros.

Aún cuando existen críticas respecto de la utilidad del PAE, es un método que permite la generación de hipótesis falsables al mismo tiempo que maximiza la detección de congruencias en las distribuciones de numerosos taxones, y el patrón anidado a que da lugar permite el reconocimiento de áreas especialmente interesantes desde el punto de vista biogeográfico y obviamente de la conservación.

Algunos de los problemas planteados tienen que ver con que no permite dilucidar el origen de las congruencias en los rangos de las especies, y por lo tanto no se puede definir si las mismas se deben a procesos históricos o ecológicos (Posadas y Miranda-Esquivel, 1999; Humphries y Parenti, 1999); o con que la definición de áreas de endemismos se ve dificultada por la presencia de taxones ampliamente distribuidos (Linder, 2001). Este autor propone métodos alternativos como el “pesado” o ponderamiento de los taxones en proporción inversa al tamaño de su rango de distribución, es decir que la matriz no se compone de “unos” y “ceros”, sino que dentro de las presencias se asigna valores diferentes a las especies de acuerdo a su importancia para la definición de las áreas.

Por otra parte, esta metodología dificulta la detección de patrones superpuestos, ya que obviamente los “taxones” (cuadrículas) muestran en ese caso “caracteres” (especies) compartidos u homoplásicos.

\* clasificación y ordenación: estas técnicas (principalmente utilizadas en el campo de la Ecología) son también mencionadas como útiles para la generación de hipótesis biogeográficas preliminares, las que deben ser testadas en una fase posterior de la investigación (Hengeveld, 1990). Existe una gran variedad de metodologías dentro de estos grupos de técnicas, cada una de ellas con sus ventajas y desventajas.

Las técnicas de “ordenación” u “ordenamiento” básicamente implican el arreglo de diferentes grupos florísticos (principalmente comunidades vegetales o en el caso de este trabajo listados florísticos) en función de la similitud entre ellos en términos de su composición florística. Estas técnicas permiten la reducción de un sistema de numerosas variables a uno de unas pocas variables (generalmente no más de tres) que son una combinación lineal de las anteriores y que generalmente se pueden asociar a variables ambientales (Kent y Coker, 1994; Perelman, 1996).

Los tipos de análisis de ordenamiento más utilizados en ecología son el Análisis de Componentes Principales (ACP) y Análisis de Correspondencia (AC), cada una de ellas con ventajas y desventajas en función del procedimiento utilizado para resumir la variación de un sistema de muchas variables a otro de pocas variables, existiendo discrepancias sobre cual es el más apropiado para análisis florísticos.

El AC da el mismo peso a todas las especies con lo cual éstas y los sitios que las contienen tienden a aparecer en los extremos de los ejes. Por lo tanto es posible que especies que normalmente no serían utilizadas como indicadoras de ambientes sí lo sean luego de la aplicación del método. Una posibilidad es la eliminación de estas especies, lo cual es una decisión altamente subjetiva que puede provocar pérdida de información. La existencia de estas especies raras puede deberse a varios causas: crecen en hábitats poco representado en el muestreo, representan un gradiente florístico bien definido que no debería ser desatendido; presentan una densidad muy baja en toda el área de estudio, se trata de especies oportunistas que pueden distribuirse más o menos aleatoriamente en diferentes ambientes, etc. Especies que pertenezcan a los dos últimos tipos podrían eliminarse pero para ello se requiere un buen conocimiento del comportamiento de las mismas (Ezcurra, 1987).

Otros problemas que eventualmente puede presentar el análisis de correspondencias son efecto de arco en el segundo eje y la compresión de los extremos en el primer eje (Kent y Coker, 1994). Por otra parte debido al procedimiento de cálculo de los ejes, usando una tabla de contingencia, este método es particularmente indicado cuando los datos son recuentos (datos discontinuos) tal como es el caso del presente trabajo, y menos adecuado para datos continuos (James y McCulloch, 1990).

El ACP, si bien fue uno de los primeros métodos de este tipo en ser desarrollado y luego ampliamente utilizado en estudios de vegetación, ha recibido fuertes críticas que fueron determinando su desplazamiento. Entre las desventajas mencionadas está el hecho de que no resulta apropiado para variables discontinuas; asume ortogonalidad (independencia) de los componentes extraídos, lo que no necesariamente se da en la naturaleza, por lo que las interpretaciones deben ser hechas con cuidado; debido a que las nuevas variables obtenidas son combinaciones lineales de las originales no resulta adecuado cuando las variables no responden en forma lineal a la variación de los factores ambientales. No obstante es posible que en situaciones relativamente homogéneas, con gradientes no muy pronunciados el ACP discrimine mejor (Ezcurra, 1987; Kent y Coker, 1994).

El resultado de estos análisis es un gráfico bi o tridimensional en el que se representan las especies y/o sitios integrantes del sistema.

Las técnicas de clasificación agrupan los sitios y/o especies en clases discretas en función de si comparten o no la presencia y ausencia de cada una de las especies y/o sitios que conforman el sistema, se basan por lo tanto en el análisis de las similitudes (o disimilitudes) entre las variables y para ello se requiere del cálculo de la medida de "distancia" entre cada uno de los elementos a clasificar (sitios o grupos florísticos) lo que se efectúa a través de la aplicación de un "índice de similitud".

Existen numerosas variantes de las técnicas de clasificación: aglomerativos o divisivos, jerárquicos o no jerárquicos, cuantitativos o cualitativos, etc., así como de la manera de estimar la distancia (Czeckanowski o Sørensen, Jaccard, Bray-Curtis, Baroni-Urbani, etc.) (Kent y Coker, 1994; Magurran, 1988; Wolda, 1981). Uno de los más utilizadas en el campo de la ecología es el UPGMA (*unweighted pair-group average method*), técnica aglomerativa y jerárquica que presenta restricciones medias en la confección de los grupos (James y McCulloch, 1990) y que da como resultado un dendrograma en el que pueden reconocerse los diferentes agrupamientos.

Ejemplos recientes de utilización del UPGMA en biogeografía pueden encontrarse en García-Barros *et al.*, (2002), Ibarra-Manríquez *et al.* (2002), Linder (2001).

\* unidades biogeográficas y superposición de taxones endémicos: delimitación de unidades jerárquicas (como reinos o regiones, dominios, provincias, distritos) en función de criterios climáticos, geológicos, biológicos, sustentadas por la mayor cantidad de taxones endémicos, preferiblemente pertenecientes a diferentes familias de animales, plantas etc. El ejemplo típico de este tipo de abordaje son las unidades biogeográficas de Cabrera y Willink (1973) (Crisci *et al.*, 2000).

## OBJETIVOS

Como se desprende de los antecedentes, la presencia de las numerosas especies vegetales arbóreas en el territorio uruguayo no es marginal y contrasta notoriamente con el resto de la Provincia Pampeana argentina. La presencia de estas especies probablemente no ha sido debidamente considerada en los estudios fitogeográficos a nivel regional o continental. Por otra parte, su distribución geográfica no es homogénea ni aleatoria, sino que depende de numerosos factores bióticos y abióticos que determinan que cada una posea un rango de distribución característico.

La hipótesis principal de este trabajo es que existen en Uruguay regiones dendroflorísticas (determinadas por la congruencia en los rangos geográficos de al menos dos especies) a través de las cuales puede vincularse a la flora del Uruguay a provincias fitogeográficas diferentes a la Provincia Pampeana propuesta por Cabrera y Willink (1973) y Morrone (2001).

Los objetivos principales son, en primer lugar detectar esos patrones y delimitar sus áreas y a partir de ellos, esclarecer los vínculos florísticos a nivel continental y regional, con la eventual reformulación de la posición fitogeográfica del Uruguay.

Como objetivos secundarios se plantea la presentación de los mapas de distribución geográfica en Uruguay de las especies que componen su flora arbórea, y la detección y delimitación de puntos de alta diversidad o *hotspots* como áreas a ser tenidas en cuenta para el establecimiento de programas de conservación.

# METODOLOGIA

1) Selección de especies: se confeccionó una lista con todas las especies arbóreas registradas para la flora del Uruguay complementada con especies arbustivas.

2) Delimitación del rango de distribución en Uruguay de las especies seleccionadas:

a) confección de base de datos electrónica para almacenar la información referida a la localización geográfica de las especies.

b) recopilación de información sobre la distribución geográfica a partir de:

\* muestras almacenadas en el Herbario B. Rosengurt de la Facultad de Agronomía (MVFA) y Herbario del Museo y Jardín Botánico de Montevideo (MVJB);

\* revisión de trabajos publicados: (Alonso Paz y Bassagoda, 1999; Basso y Pouso, 1992; Bonifacino *et al.*, 1998; Brussa *et al.*, 1993; Firpo *et al.*, 1997; Grela y Romero, 1996; Grela y Brussa, 2003b, en prensa) y;

\* relevamientos de campo efectuados por el autor en colaboración con otros investigadores de la Facultad de Agronomía desde 1999 hasta el presente. En el caso de la primera de las fuentes mencionadas, se efectuó la determinación o actualización nomenclatural de las muestras cuando ello fue necesario. Cada ingreso (muestra, dato bibliográfico o de relevamiento) se consideró como un registro o cita a los efectos de la determinación del rango.

c) confección de los mapas de distribución: se utilizó como referencia el Plan Cartográfico del Uruguay a escala 1/50.000 del Servicio Geográfico Militar (Ejército Nacional - Ministerio de la Defensa) que consta de una grilla de 300 cuadrículas de aproximadamente 650 Km<sup>2</sup> cada una (correspondientes a las Cartas Topográficas). Las muestras cuyos datos no permitieron la localización geográfica no fueron tenidas en cuenta. El rango de distribución de cada especie se representó utilizando el método de puntos mencionado anteriormente.

3) Selección secundaria de especies: a los efectos de los análisis posteriores se eliminaron las especies con rangos amplios de distribución, considerándose como tal cuando su presencia fue detectada en numerosas cuadrículas ubicadas en distintas regiones geomorfológicas del país, así como aquellas que se encuentran subrepresentadas en el herbario (generalmente especies muy frecuentes en el país de las que no se suelen tomar muestras).

4) Búsqueda de patrones y de elementos florísticos (dendrofloras): dado que los diferentes métodos presentan ventajas y desventajas se utilizaron varias aproximaciones para detectar la presencia de patrones en los rangos de distribución.

- a) Análisis de Simplicidad de Endemismos basado en cuadrículas. Se utilizaron todas las especies consideradas en la selección secundaria (135) y todas las cuadrículas con más de cinco especies (79) (matriz en disquete anexo). Se utilizó el programa NONA<sup>®</sup> 2.0 (Demonstration) (copyright: Goloboff, 1993) con los siguientes pasos: hold300; hold/20; mult\*15; nelsen (para obtener el árbol de consenso estricto).
- b) Análisis multivariado: se efectuó un Análisis de Correspondencia (AC), eliminando las especies que presentan un solo punto de aparición, así como las cuadrículas con menos de cinco especies. En total se consideraron 118 especies y 74 cuadrículas (matriz en disquete anexo). Se utilizó el programa Satitistica<sup>®</sup> 5.1 Ed. '98 (copyright: StatSoft Inc.), con la opción: *frequencies without grouping vars*.

Para ambos casos se utilizó una matriz sitios x especies, en la que el sitio corresponde a cada una de las cartas topográficas, se codificó 1 cuando la especie está presente al menos una vez, y 0 cuando no existieron registros<sup>12</sup>.

---

<sup>12</sup> Excepto para las especies *Poecilanthus parviflorus* y *Combretum fruticosum* que se codificaron como “?” en algunas cuadrículas, ya que si bien no se encontraron colectas en las mismas, se tiene la casi certeza de que están presentes allí

# RESULTADOS

## RANGOS

Se obtuvo el rango de distribución en el Uruguay de 185 especies (Anexos Tabla 7), de las cuales 114 son árboles y 71 son arbustos o sufrútices, basados en un total de 3081 muestras almacenadas (casi totalidad de las mismas pertenecientes a MVFA<sup>13</sup>), recolectadas en un lapso que va desde 1898 hasta el presente. Adicionalmente se consideraron 4397 registros obtenidos a través de la revisión bibliográfica y relevamientos de campo.

Para la gran mayoría de las especies estudiadas es la primera vez que se presenta sus rangos en Uruguay con el nivel de detalle mencionado en la Metodología.

## PATRONES DE DISTRIBUCIÓN

El primer patrón destacable está formado por 41 especies de distribución amplia, es decir que han sido detectadas en casi todo el territorio nacional. Estas especies se eliminaron de las matrices utilizadas en los análisis posteriores (Tabla 1)

La mayoría de estas especies son integrantes habituales de los bosques nativos, independientemente de la zona del país considerada.

El PAE basado en cuadrículas con la resolución original planteada en la Metodología, es decir con cuadrículas coincidentes con el Plan Cartográfico 1:50000 (134 especies y 79 cuadrículas) dio como resultado un árbol de consenso, pero no se formaron clados soportados por dos o más especies. Es decir, no existen especies que se comporten análogamente a los caracteres sinapomorfos en los estudios de sistemática filogenética.

Tal como se sugiere en la bibliografía (Crisci *et al.*, 2000; Morrone, 1994; Morrone y Crisci, 1995; Posadas y Miranda-Esquivel, 1999), se efectuó una reformulación de las cuadrículas, agrupando las anteriores en otras mayores, aunque en este caso de diferente tamaño y forma (Figura 6).

Para el rediseño de las cuadrículas se tuvo en cuenta el nivel de complejidad geomorfológico y biótico de las distintas zonas del país. De esta forma, las zonas más complejas, con mayor diversidad de formaciones vegetales y altos índices de riqueza de especies, se dividieron en zonas más pequeñas (aunque obviamente mayores que las originales), en tanto que otras zonas más homogéneas y con menores índices de riqueza específica se agruparon en zonas de mayor tamaño. Con este nuevo diseño se obtuvo una matriz de 134 especies y 25 cuadrículas (Anexos Tabla 9).

---

<sup>13</sup> La gran mayoría de las muestras consultadas en el Herbario del Jardín Botánico de Montevideo (MVJB) carecen de información suficiente para ser localizadas adecuadamente. Solo se consideraron 33 muestras de este Herbario

Se obtuvieron 12 árboles igualmente parsimoniosos de 355 pasos por lo que fue necesaria la obtención de un árbol de consenso estricto. El Índice de consistencia fue 0.37 y el de Retención 0.58.

El nuevo árbol de consenso estricto (Figura 7) muestra la existencia de dos clados principales que se corresponden geográficamente con otras tantas regiones bien diferenciadas entre sí y prácticamente disyuntas, cada una de ellas con abundantes especies exclusivas que se denominarán **Región Occidental** y **Región Oriental** respectivamente, denominación que tiene que ver con la utilizada por Chebataroff (1980) para delimitar las regiones fitogeográficas de su Provincia Uruguayaense, aunque utilizada allí con una connotación algo diferente a la presente propuesta.

Tabla 1: especies con distribución amplia en Uruguay. Estas especies no se consideraron en los análisis estadísticos subsiguientes ni en el PAE

Especie	Especie
<i>Acacia bonariensis</i>	<i>Maytenus ilicifolia</i>
<i>Acacia caven</i>	<i>Myrceugenia glaucescens</i>
<i>Acanthosyris spinescens</i>	<i>Myrcianthes cisplatensis</i>
<i>Allophyllus edulis</i>	<i>Myrrhinium atropurpureum</i> var. <i>octandrum</i>
<i>Aloysia gratissima</i>	<i>Myrsine laetevirens</i>
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	<i>Ocotea acutifolia</i>
<i>Celtis iguanaea</i>	<i>Phyllanthus sellowianus</i>
<i>Celtis tala</i>	<i>Pouteria salicifolia</i>
<i>Cephalanthus glabratus</i>	<i>Salix humboldtiana</i>
<i>Cestrum euanthes</i>	<i>Schinus engleri</i>
<i>Cestrum parquii</i>	<i>Schinus longifolius</i>
<i>Citharexylum montevidense</i>	<i>Scutia buxifolia</i>
<i>Daphnopsis racemosa</i>	<i>Sebastiania brasiliensis</i>
<i>Discaria americana</i>	<i>Sebastiania commersoniana</i>
<i>Dodonaea viscosa</i>	<i>Sesbania punicea</i>
<i>Erythrina crista-galli</i>	<i>Sesbania virgata</i>
<i>Escallonia megapotamica</i> var. <i>spiraefolia</i>	<i>Solanum granulatum-leprosum</i>
<i>Eugenia uruguayensis</i>	<i>Solanum mauritianum</i>
<i>Guettarda uruguayensis</i>	<i>Xylosma tweediana</i>
<i>Iodina rhombifolia</i>	<i>Zanthoxylum hiemale</i>
	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>

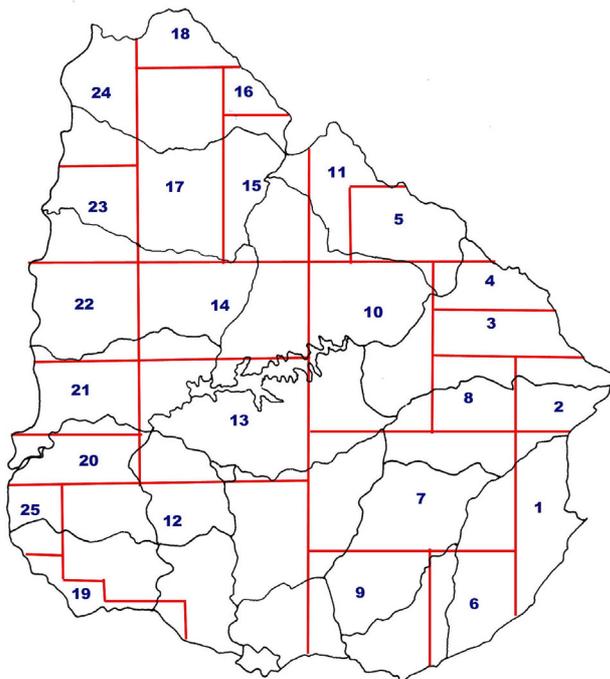


Figura 1: rediseño de las cuadrículas utilizadas en el PAE

La Región occidental comprende una franja más o menos paralela al río Uruguay y está determinada por la presencia de las especies: *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Celtis palida* ssp. *pallida*; *Combretum fruticosum*, *Diospyros inconstans*; *Hexachlamys edulis*; *Inga vera* ssp. *affinis*, *Poecilanthe parviflora* y *Prosopis nigra*. A su vez presenta dos subregiones ubicadas en los extremos norte y sur (Figura 2, clados I y II respectivamente).

La Región oriental, de mucho mayor extensión y complejidad geomorfológica que la anterior, está conformada por dos áreas disyuntas, una en el extremo noroeste de Rivera y Tacuarembó, y la otra a lo largo del arco serrano que va en forma continua desde las Sierras de Aceguá y de Ríos en el noreste de del Departamento de Cerro Largo, hasta el las Sierras de la Ballena y Las Animas, en el límite del río De la Plata (Departamento de Maldonado). Las especies que definen toda la región son *Schinus lentiscifolius*, *Ilex paraguariensis*, aunque luego existen varias áreas de endemismos anidadas (Figura 2, clados III y IV).

Ambas zonas son completamente diferentes desde el punto de vista geomorfológico, lo que probablemente influya en la diferenciación que se observa en el cladograma. Por otra parte, el número de especies involucradas es mucho mayor que en la flora anterior y tal vez sea necesario complementar las colectas para establecer mejor los rangos de algunas de ellas. Estos aspectos dificultan la extracción de conclusiones.

Estas regiones con sus correspondientes subdivisiones se consideran como áreas de endemismos (en el sentido descrito anteriormente), o lo que es lo mismo Floras o Elementos Florísticos, cuya delimitación final se presenta en la **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**, de acuerdo a las distribuciones reales de las especies que soportan cada clado del árbol de consenso estricto.

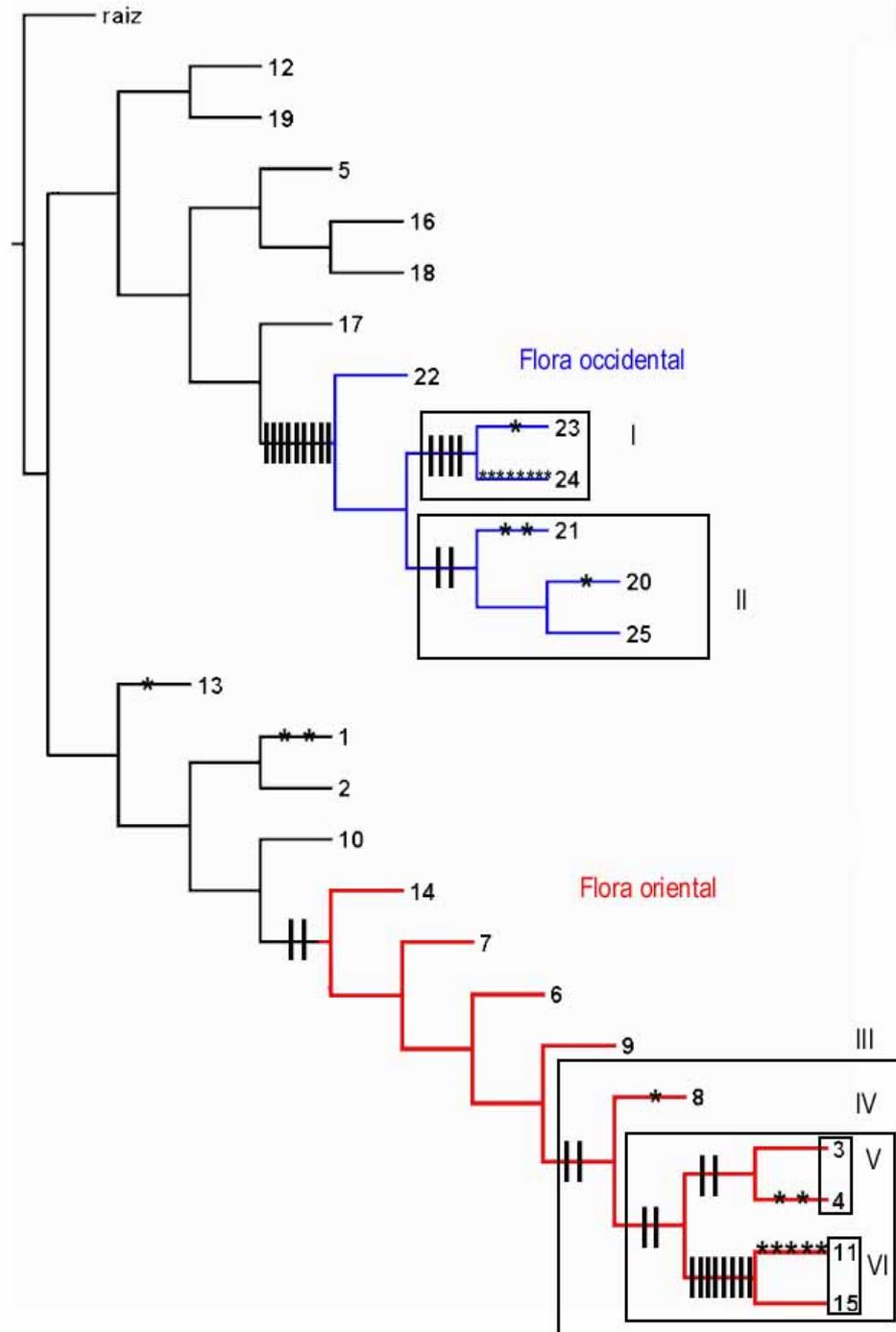


Figura 1: cladograma de consenso estricto resultado del PAE basado en cuadrículas. Los "taxones" corresponden a cada una de las cuadrículas redefinidas (ver texto). En azul: cuadrículas que conforman la Región Occidental; I: Núcleo norte, II Núcleo sur. En rojo las cuadrículas que conforman la Región Oriental; III y IV: Núcleo primario; V: Núcleo secundario sur; VI: Núcleo secundario norte. Las barras verticales indican la cantidad de especies que soportan cada clado, los asteriscos indican la cantidad de especies exclusivas de cada cuadrícula.

Los análisis multivariados (AC) efectuados con las cuadrículas originales concuerdan en gran medida con esta disyunción este-oeste (Figura 8 y Figura 9), aunque muestran un detalle que por la propia característica de la construcción del cladograma no es fácil de detectar. Se trata de un tercer patrón conformado un grupo importante de especies que se ubican en forma intermedia entre las dos grandes Floras mencionadas (Figura 10).

Las distribuciones de estas especies muestran que este nuevo patrón se superpone en gran medida con los dos anteriores, y que por lo tanto ocupa zonas de uno y otro. La mayoría de estas especies tienen su área principal en la Región Oriental, pero llegan en mayor o menor medida hasta la Región Occidental a través del río Uruguay o del río Negro (Figura 16).

Por lo tanto, probablemente estas especies deban ser consideradas como parte de la Flora Oriental, pero que han extendido su área hacia el oeste a través de los principales ríos.

A su vez dentro de este patrón se diferencia un pequeño grupo de especies presente solo en el extremo norte de ambas regiones, conectándolas a través de la cuenca del río Cuareim. Estas especies son: *Allophylus guaraniticus*, *Gleditsia amorphoides*, *Trichilia elegans* y *Patagonula americana*

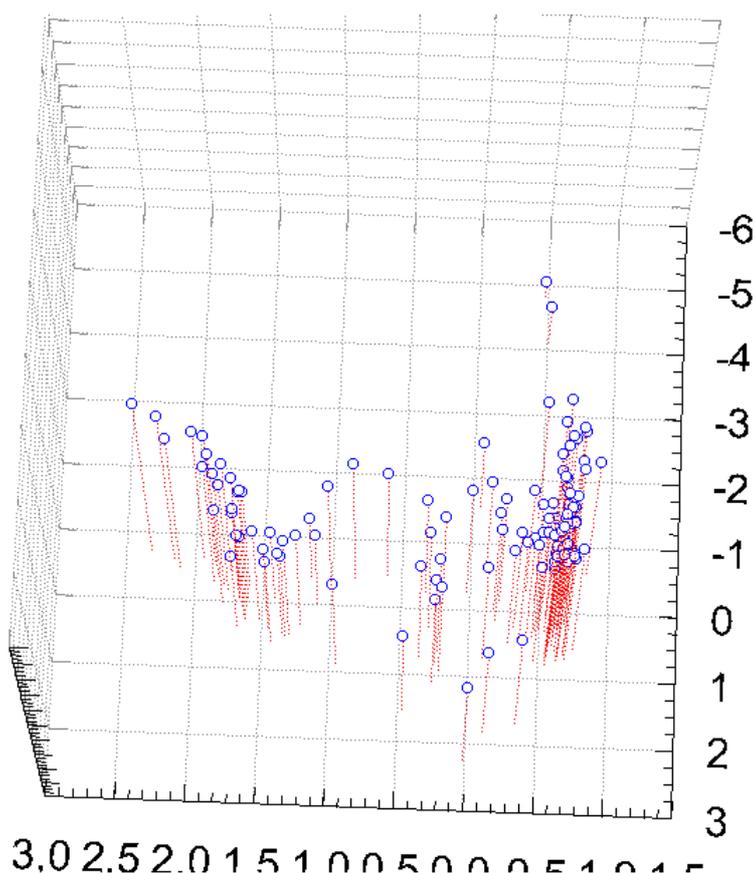


Figura 8: análisis de Correspondencia (AC) para 118 especies, basado en las cuadrículas originales. Inercia: dimensión 1: 10.39 %; dimensión 2: 5.845 %, Dimensión 3: 5.335 %. A la izquierda: especies de la Flora occidental, a la derecha: especies de la Flora oriental.

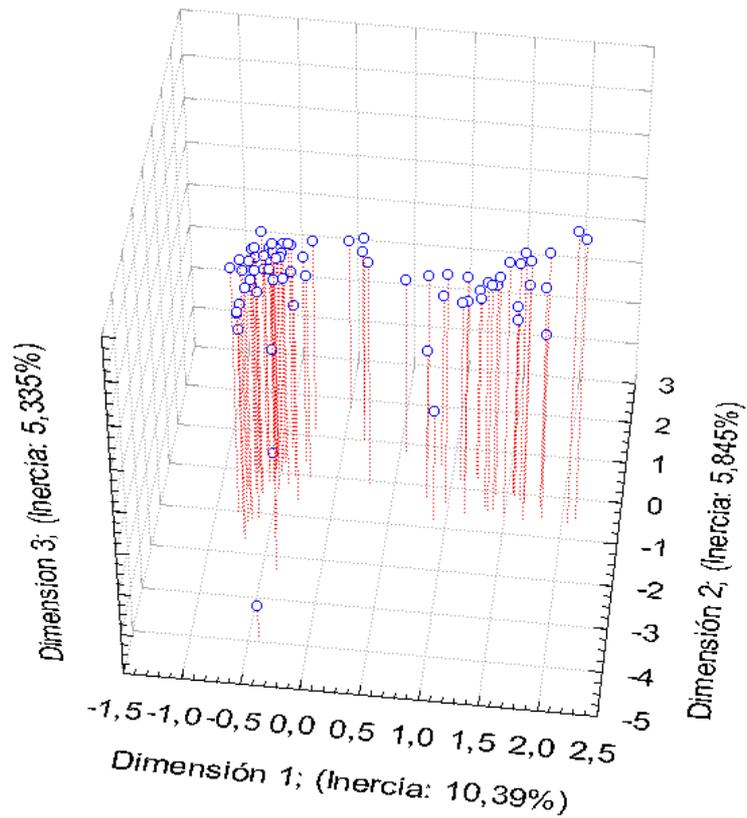


Figura 9: análisis de correspondencia (AC) para 74 sitios (cuadrículas), basado en las cuadrículas originales. A la izquierda: sitios de la región oriental, a la derecha: sitios de la región occidental.

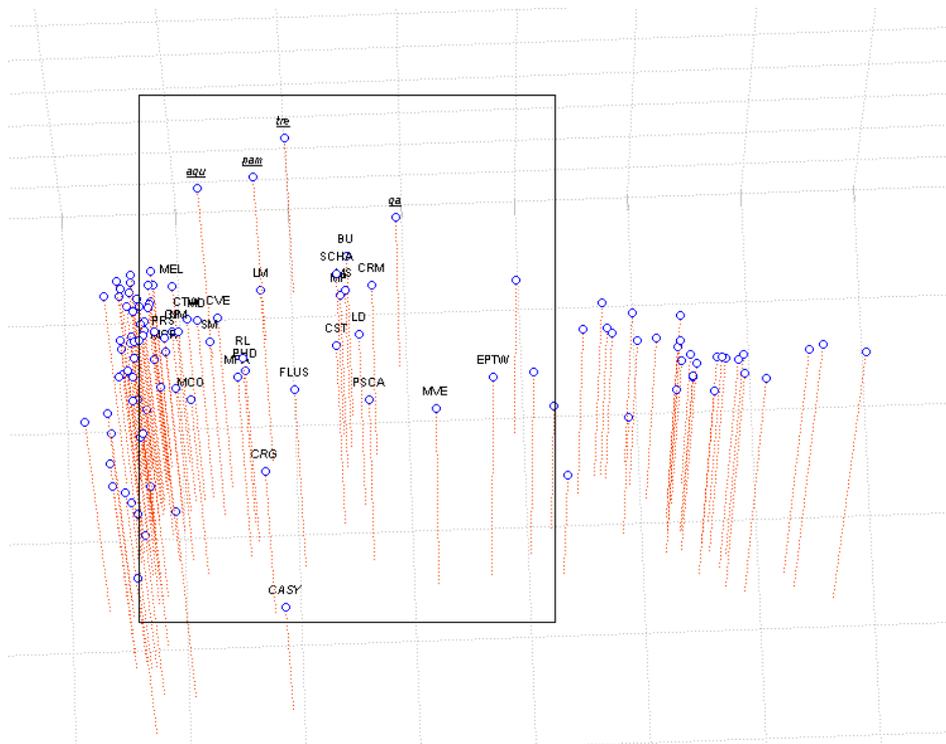


Figura 10: análisis de Correspondencia (AC). Se recuadran las especies pertenecientes a las dos regiones florísticas. A la derecha: especies de la Flora Oriental, a la izquierda: especies de la Flora Occidental.

Figura 11: regiones dendroflorísticas del Uruguay.

Para las delimitación de todas estas zonas y subzonas se tuvo un criterio abarcativo y no restrictivo, tal como se maneja en la bibliografía, es decir que se consideró el área en la que estaban presentes la mayor cantidad de especies y no la intersección estricta de todas las especies. Este criterio se tomó debido a que por el nivel de detalle con que se está trabajando, sería necesario una mayor intensidad de colectas.

## **Flora occidental**

Las especies que definen *grosso modo* los límites de la Flora Occidental de acuerdo al cladograma de consenso estricto resultado del PAE son *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Celtis palida* ssp. *pallida*, *Combretum fruticosum*, *Diospyros inconstans*; *Hexachlamys edulis*, *Lonchocarpus nitidus*, *Inga vera* ssp. *affinis*, *Poecilanthe parviflora* y *Prosopis nigra*. El listado completo de las especies de la Flora occidental se presenta en la Tabla 2.

Dentro del área principal definida por las anteriores especies, pueden delimitarse dos zonas **núcleo**, en cada una de las cuales se da una concentración de especies exclusivas. De esta forma estos núcleos se constituyen *hotspots* o centros de alta riqueza específica.

El **núcleo norte**, que se extiende desde el río Cuareim hasta aproximadamente la desembocadura del arroyo Guaviyú (Paysandú) y tiene a *Croton urucurana*, *Eugenia repanda*, *Tabebuia heptaphylla* y *Tabernaemontana catharinensis* como especies paradigmáticas, a las que deben agregarse *Eugenia involucrata* y *Coccoloba argentinensis* (Figura 11).

Pero además de estas especies, el extremo norte de esta zona (cuadrícula 24) cuenta con varias especies exclusivas (autapomórficas): *Campomanesia xanthocarpa*, *Dalbergia frutescens*<sup>14</sup>, *Guarea macrophylla* ssp. *sapicaeflora*, *Peltophorum dubium*, *Plinia rivularis*, *Pouteria gardneriana* y *Rollinia emarginata* que viven exclusivamente en las islas del río Uruguay o sus márgenes (islas Zapallo, Carbonera, Rica, Brasilera, etc.); *Acacia praecox*, *Randia armata* que viven en las planicies adyacentes al río Uruguay.

De la misma forma, *Eugenia speciosa* es autapomórfica de la cuadrícula 22 en el departamento de Paysandú, y también forma parte de esta zona.

La zona sur se extiende desde el límite norte del departamento de Río Negro hasta la playa La Agraciada (cerca de la desembocadura del río Uruguay) y sus especies paradigmáticas son dos arbustos: *Grabowskia duplicata* y *Berberis ruscifolia* aunque deben agregarse varias especies con distribuciones similares como *Colletia spinosissima*, *Geoffroea decorticans*, *Maytenus vitis-idaea*, *Lycium ciliatum*, *Lycium vimineum*, *Schinus fasciculatus*. Algunas de estas especies puede extenderse algo más hacia el norte, llegando hasta la ciudad de Paysandú, aunque no existen colectas que puedan confirmarlo.

Un caso particular es *Enterolobium contortisiliquum*, del que solo existen muy escasos registros, y que lo ubican en esta zona, aunque es altamente probable que exista o haya existido a lo largo del río Uruguay.

---

<sup>14</sup> Nuevo registro para el Uruguay de este género a partir de muestras del Herbario del Museo y Jardín Botánico de Montevideo, recolectadas por Brussa *et al* en los años 80. Determinada por E. Marchesi en 2002.

Además de todas las especies mencionadas hasta ahora, existen otras especies cuyas áreas apenas exceden los límites de las especies anteriores, por lo que también deben considerarse como representativas de la misma en toda su extensión, como *Nectandra angustifolia*, *Prosopis affinis*, *Calliandra parvifolia*, *Terminalia australis* y *Ruprechtia salicifolia*, y otras que sin llegar a ocupar toda la región se encuentran en gran parte de ella como *Castela tweediei* y *Albizia inundata*.

El área excedente que generan estas especies puede considerarse como un **área de influencia** de la Flora occidental.

Tabla 2. Especies exclusivas de la Flora Occidental

<b>Area principal</b>	<b>Núcleo norte</b>	<b>Núcleo sur</b>
<i>Albizia inundata</i>	<i>Acacia praecox</i>	<i>Berberis ruscifolia</i>
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	<i>Colletia spinosissima</i>
<i>Calliandra parvifolia</i>	<i>Coccoloba argentinensis</i>	<i>Geoffroea decorticans</i>
<i>Castela tweediei</i>	<i>Croton urucurana</i>	<i>Grabowskia duplicata</i>
<i>Celtis pallida</i> ssp. <i>pallida</i>	<i>Dalbergia frutescens</i>	<i>Lycium ciliatum</i>
<i>Combretum fruticosum</i>	<i>Eugenia involucrata</i>	<i>Lycium vimineum</i>
<i>Diospyros inconstans</i>	<i>Eugenia repanda</i>	<i>Maytenus vitis-idaea</i>
<i>Hexachlamys edulis</i>	<i>Eugenia speciosa</i>	<i>Schinus fasciculatus</i>
<i>Inga vera</i> ssp. <i>affinis</i>	<i>Guarea macrophylla</i> ssp. <i>spicaeflora</i>	
<i>Lonchocarpus nitidus</i>	<i>Peltophorum dubium</i>	
<i>Nectandra angustifolia</i>	<i>Plinia rivularis</i>	
<i>Poecilanthe parviflora</i>	<i>Pouteria gardneriana</i>	
<i>Prosopis affinis</i>	<i>Randia armata</i>	
<i>Prosopis nigra</i>	<i>Rollina emarginata</i>	
<i>Ruprechtia salicifolia</i>	<i>Tabebuia heptaphylla</i>	
<i>Terminalia australis</i>	<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	

## **Flora oriental**

Las especies que definen el área aproximada de esta flora son *Schinus lentiscifolius* e *Ilex paraguariensis*, aunque existen otras especies con áreas muy similares y que también pueden ser consideradas representativas: *Azara uruguayensis*, *Condalia buxifolia*<sup>15</sup>, *Heterothalamus alienus*, *Lithraea brasiliensis*, *Sapium glandulosum*, *Solanum sanctae-catharinae*, *Styrax leprosus*, *Zanthoxylum* sp. El listado completo de las especies se presenta en la Tabla 3.

El área de esta Flora es notoriamente más compleja desde el punto de vista geomorfológico. Esto puede estar explicando el patrón de áreas anidadas que resulta del PAE.

<sup>15</sup> Especie recientemente citada por primera vez para el Uruguay ya que permaneció confundida durante muchos años con *Maytenus spinosa* (*Celastraceae*) (Grela & Marchesi, 2003).

En este patrón se reconoce un núcleo primario muy bien definido, también disyunto, determinado por la distribución *Acca sellowiana* y *Ocotea puberula* (Figura 7, clado III) y de *Casearia decandra*, *Citronella paniculata* y *Symplocos unifora* (Figura 7, clado IV), Las especies *Aegiphila hassleri*, *Aloysia chamaedryfolia*, *Calliandra tweediei*, *Calypttranthes concinna*, *Carica quercifolia*, *Citronella gongonha*, *Gomidesia palustris*, *Myrceugenia euosma*, *Myrceugenia myrtoides*, *Nectandra megapotamica*, *Quillaja brasiliensis*, *Vitex megapotamica*, *Xylosma schroederi*, pueden considerarse también como integrantes de este núcleo primario en casi toda su extensión.

Esta disyunción comprende por un lado todo el extremo Norte de la Flora oriental (noroeste de Tacuarembó y Rivera y sureste de Artigas); y por otro casi toda la mitad Este de Cerro Largo más el norte de Treinta y Tres (Figura 9). A su vez, cada una de estas subzonas presentan apomorfías que las definen como núcleos secundarios.

Las especies apomórficas del núcleo secundario norte son *Butia paraguayensis*, *Caesalpinia epunctata*, *Campomanesia aurea*, *Heterothalamus psiadioides*, *Cinnamomum amoenum*, *Myrcia verticillaris*, *Parapiptadenia rigida* y *Sebastiania serrulata* (pequeño arbustito o sufrútice), pero cuenta además con las siguientes especies autapomórficas de la cuadrícula 11: *Agarista chlorantha*, *Agarista eucalyptoides*, *Hexachlamys humilis*; *Ilex dumosa*, *Miconia hyemalis* y *Myrciaria* sp.

*Campomanesia aurea* var. *hatschbachii*, *Erythroxylum myrsinites* y *Ocotea pulchella* pueden considerarse características aunque no exclusivas de este núcleo.

Las especies apomórficas del núcleo secundario sur son *Schinus ferox* y *Xylosma pseudosalzmannii*, además *Banara tomentosa* y *Myrciaria tenella* con son autapomórficas de la cuadrícula 4.

Tabla 3. Especies exclusivas de la Flora oriental

Area principal	Núcleo primario (clados II- A y B)	Núcleo secundario norte	Núcleo secundario sur
<i>Azara uruguayensis</i>	<i>Acca sellowiana</i>	<i>Agarista chlorantha</i>	<i>Banara tomentosa</i>
<i>Condalia buxifolia</i>	<i>Aegiphila hassleri</i>	<i>Agarista eucalyptoides</i>	<i>Myrciaria tenella</i>
<i>Heterothalamus alienus</i>	<i>Aloysia chamaedryfolia</i>	<i>Butia paraguayensis</i>	<i>Schinus ferox</i>
<i>Ilex paraguariensis</i>	<i>Calliandra tweediei</i>	<i>Caesalpinia epunctata</i>	<i>Xylosma pseudosalzmannii</i>
<i>Lithraea brasiliensis</i>	<i>Calypttranthes concinna</i>	<i>Campomanesia aurea</i>	
<i>Sapium glandulosum</i>	<i>Carica quercifolia</i>	<i>Campomanesia aurea</i> var. <i>hatschbachii</i>	
<i>Schinus lentiscifolius</i>	<i>Casearia decandra</i>	<i>Cinnamomum amoenum</i>	
<i>Solanum sanctae-catharinae</i>	<i>Citronella gongonha</i>	<i>Erythroxylum myrsinites</i>	
<i>Styrax leprosus</i>	<i>Citronella paniculata</i>	<i>Hexachlamys humilis</i>	
<i>Zanthoxylum</i> sp.	<i>Gomidesia palustris</i>	<i>Ilex dumosa</i>	
	<i>Heterothalamus psiadioides</i>	<i>Miconia hyemalis</i>	
	<i>Myrceugenia myrtoides</i>	<i>Mimosa daleoides</i>	
	<i>Nectandra megapotamica</i>	<i>Myrcia verticillaris</i>	
	<i>Ocotea puberula</i>	<i>Myrciaria</i> sp.	
	<i>Quillaja brasiliensis</i>	<i>Ocotea pulchella</i>	
	<i>Symplocos unifora</i>	<i>Parapiptadenia rigida</i>	
	<i>Vitex megapotamica</i>	<i>Sebastiania serrulata</i>	
	<i>Xylosma schroederi</i>		

Deben agregarse a esta lista *Berberis laurina* y *Xylosma venosum*, que no fueron incluidos originalmente en la matriz, sus mapas de distribución coinciden con el patrón de la Flora Oriental.

La presencia de *Heterothalamus psiaidoides* en la parte sur del núcleo primario obedece a la existencia de una sola colecta en el Departamento de Treinta Tres en el año 1945, por lo tanto parece ser más bien una especie típica de la zona norte.

### **Patrones superpuestos**

La Tabla 4 muestra 30 especies que están presentes en ambas regiones. No obstante, en su mayoría su presencia es mucho más importante en la Región Oriental que en la Occidental, y probablemente deban ser incluidas en la Flora de aquella región, haciendo la salvedad de que su rango se ha extendido hacia el oeste, a través de los ríos Uruguay, Negro, Arapey, etc. (Figura 12)

Tabla 4. Lista de especies que forman patrón superpuesto a las dos floras principales.

Especie
<i>Banara umbraticola</i>
<i>Calliandra tweediei</i>
<i>Casearia sylvestris</i>
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>
<i>Chrysophyllum marginatum</i>
<i>Collaea stenophylla</i>
<i>Cupania vernalis</i>
<i>Ephedra tweediana</i>
<i>Escallonia bifida</i>
<i>Eugenia uniflora</i>
<i>Ficus luschnathiana</i>
<i>Gochnatia polymorpha ssp. ceanothifolia</i>
<i>Lithraea molleoides</i>
<i>Luehea divaricata</i>
<i>Manihot grahamii</i>
<i>Matayba eleagnoides</i>
<i>Myrcia selloi</i>
<i>Myrcianthes pungens</i>
<i>Myrsine coriacea</i>
<i>Myrsine párvula</i>
<i>Myrsine venosa</i>
<i>Phytolacca dioica</i>
<i>Prunus subcoriacea</i>
<i>Psychotria carthagenensis</i>
<i>Ruprechtia laxiflora</i>
<i>Sapium haematospermum</i>
<i>Schaefferia argentinensis</i>
<i>Senna corymbosa</i>
<i>Schinus molle</i>
<i>Trixis praestans</i>

El área representada en la Figura 12 corresponde a la distribución de la mayoría de estas especies, sin embargo, algunas de ellas como *Myrsine coriacea*, *Phytolacca dioica*, *Ficus luschnathiana*, *Chrysophyllum gonocarpum*, extienden su área hacia el sur por las serranías.

Además existe un pequeño grupo de especies con un patrón intermedio, que conecta las floras Oriental y Occidental a través de su extremo norte, es decir en la cuenca del río Cuareim. A diferencia de las especies del patrón anterior, estas no deben considerarse pertenecientes a ninguna de las dos floras principales. Estas especies son *Allophyllus guaraniticus*, *Banara umbraticola*, *Gleditsia amorphoides*, *Patagonula americana* y *Trichilia elegans*.

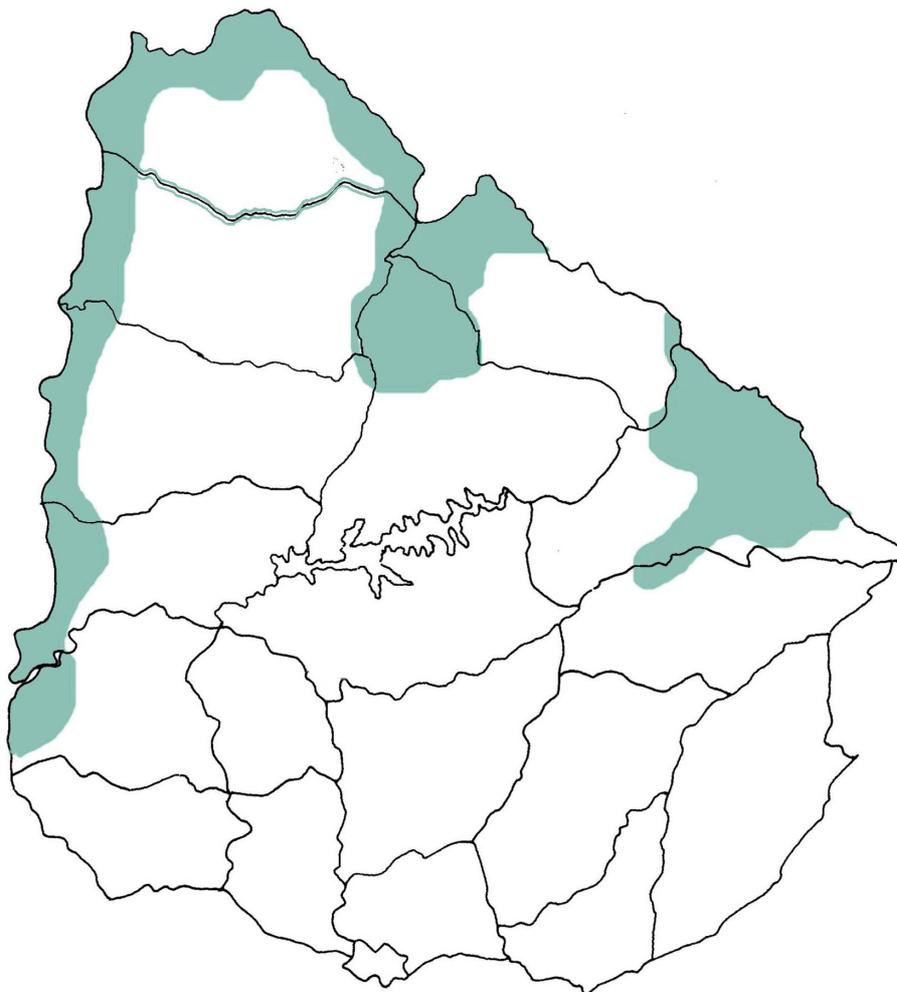


Figura 12: patrón formado por especies comunes a las floras Oriental y Occidental.

### **Especies con raras o escasamente registradas**

Existe un grupo de 21 especies cuya distribución no encuadra en el esquema descrito anteriormente (Tabla 5). En algunos casos se trata de especies comunes o de amplia distribución pero que están escasamente representadas en las colecciones, y en otros son especies muy poco frecuentes y poco conocidas en Uruguay, y que por lo tanto no es adecuado establecer su rango en base a las pocas muestras existentes.

En el primer caso, especies comunes o de distribución amplia pero poco representadas, están *Phyllanthus sellowianus*, *Sambucus australis*, *Sebastiania schottiana*. Particularmente la primera y la última son integrantes habituales de los bosques ribereños, aún en cursos de agua de poca importancia.

*Aeschynomene montevidensis* es un arbusto característico de zonas arenosas húmedas, principalmente en las márgenes de los ríos Uruguay y de la Plata.

*Dodonaea viscosa* y *Colletia paradoxa* son especies que han sido recolectadas exclusivamente al sur del río Negro, principalmente en zonas serranas o costeras donde son integrantes habituales de los matorrales característicos (bosques *psammófilos*).

*Enterolobium contortisiliquum* es una especie exclusiva del río Uruguay, que teóricamente puede encontrarse desde Artigas hasta la desembocadura del río Negro, pero de la casi no existen registros en el herbario.

*Celtis pubescens* es una especie similar a *Celtis iguanaea* (especie de amplia distribución y alta frecuencia), por lo que es probable que esté subrepresentado.

*Sideroxylon obtusifolium* ha sido detectado en Rocha (costa del océano Atlántico, laguna Negra y río Cebollatí) y en el noroeste de Artigas, se trata de una especie perteneciente al Arco Pleistocénico y no Chaqueña como mencionan Arballo y Cravino (1999). Esta especie había sido incluida en la flora uruguaya por Herter (1930) y luego descartada por Lombardo (1964) debido a que la determinación original era errónea, basada en muestras de una especie exótica (*Pittosporum tobira*).

Las restantes especies deben ser considerados como parte de la Flora oriental, aunque existen muy pocos registros. *Erythroxylum microphyllum* y *Maytenus cassiniiformis* han sido detectadas exclusivamente en el extremo sur de la zona Núcleo (Quebrada de los Cuervos y río Tacuarí), *Myrcianthes gigantea* sido recolectado principalmente en el norte (Rivera) pero también en Quebrada de los Cuervos, probablemente pueda haber pasado inadvertido debido a su similitud con otras especies del género. *Phytolacca* sp. durante mucho tiempo se la había detectado exclusivamente en Quebrada de los Cuervos, pero recientemente su rango se ha ampliado considerablemente, y aún cuando se trata de localizaciones puntuales, aparece en ambas partes de la disyunción que da lugar a la Flora Oriental, probablemente su rango pueda seguir aumentando en futuros relevamientos. *Maytenus dasyclados* ha sido detectado en las márgenes de los ríos Negro (Paso Mazangano) y Tacuarembó (Paso Rogelio).

*Chiococca alba*, *Psidium cattleianum* y *Rollinia maritima* presentan un patrón común ya que las tres crecen en zonas "disyuntas": en la Sierra de Ríos y luego al sur de la laguna Merín (sierra de San Miguel y alrededores de la laguna Negra).

Tabla 5. Especies raras, poco representadas o con distribuciones ambiguas

<b>Especie</b>
<i>Aeschynomene montevidensis</i>
<i>Celtis pubescens</i>
<i>Chiococca alba</i>
<i>Colletia paradoxa</i>
<i>Dodonaea viscosa</i>
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>
<i>Erythroxylum microphyllum</i>
<i>Maytenus cassiniformis</i>
<i>Maytenus dasyclados</i>
<i>Mimosa bimucronata</i>
<i>Myrcianthes gigantea</i>
<i>Myrsine parvifolia</i>
<i>Myrsine umbellata</i>
<i>Phyllanthus ramillosus</i>
<i>Phytolacca americana</i>
<i>Psidium cattleianum</i>
<i>Rollinia maritima</i>
<i>Sambucus australis</i>
<i>Sebastiania schottiana</i>
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>

## DISCUSION

Los resultados expuestos en el capítulo anterior muestran en forma clara la existencia de dos dendrofloras principales, que dividen el territorio en sentido longitudinal, dentro de las cuales a su vez existen zonas núcleo, consideradas área de alta riqueza de especies o *hotspots*.

Esta regionalización este-oeste de la flora arbórea del Uruguay retoma el abordaje inicial de Chebataroff (Figura 1) y relativiza el mayor énfasis que se ha dado a la diferencia en las composiciones florísticas de los bosques del norte (en particular los asociados al río Uruguay) con las de los bosques del sur, considerándose más o menos implícitamente como límite el río Negro (Del Puerto, 1987; URUGUAY, 2002). En este sentido se menciona que las primeras pueden estar compuestas por 50 especies o más contra las 20-25 que componen habitualmente las segundas (Brussa *et al.*, 1993; Brussa y Grela, 2002; Del Puerto, 1987; Grela, 2003; Grela y Brussa, 2003b, en prensa).

El gradiente norte-sur evidentemente existe, en la medida que muchas de las especies, de origen subtropical, probablemente dejan de tener condiciones climáticas propicias para su establecimiento. Sin embargo, de establecerse un límite, es claro que al menos en la Región Oriental este no es el río Negro como implícitamente se ha manejado, sino que este debe ubicarse aproximadamente a la altura de la desembocadura del río Cebollatí. Probablemente esta diferenciación sea más notoria en la vegetación asociada al río Uruguay, ya que es evidente que el mismo tiene un papel fundamental en la diseminación hacia el sur de especies de origen subtropical, que fuera de la influencia del río no encuentran condiciones para establecer poblaciones.

Como se mencionó en los Antecedentes, Chebataroff reconoció la intrusión de una flora subtropical en la zona este (Formación Riograndense), cuyos límites en Uruguay tienen importantes puntos de coincidencia con la presente propuesta; y por otro lado la presencia de una flora Mesopotámica en el oeste, como una subformación dentro de la Provincia Rioplatense, que también coincide *grosso modo* con los límites de la Flora occidental de este trabajo.

Como también fue mencionado, Chebataroff abandonó posteriormente estas ideas, para proyectar la Provincia Uruguayense como entidad fitogeográfica independiente, cuyos límites son muy aproximados a los de la Provincia Uruguay (Castellanos y Perez-Moreau, 1944) y a los del Distrito Uruguayense (Cabrerá y Willink, 1973).

Sin embargo, estas entidades fitogeográficas no parecen haber sido hechas en función de endemismos dominantes en la vegetación, sino por diferencias en la fisonomía de la vegetación con otras entidades, y la presencia (o ausencia) de especies “no pampeanas”.

Alonso y Bassagoda (2002) reivindican la Provincia Uruguayense de Chebataroff, pero sin aportar nuevos elementos de carácter fitogeográfico.

Puede advertirse sin embargo, que estas especies “no pampeanas” claramente pueden asociarse con otras provincias fitogeográficas, y el área que ocupan en Uruguay eventualmente puede considerarse como parte de las mismas, sin necesidad de crear otra unidad con el argumento de que “el Uruguay es un territorio de transición”.

Algunas de las preguntas que surgen naturalmente a partir de estos resultados son: ¿a qué se debe este cambio drástico y no gradual entre la flora del este y del oeste?; ¿cuáles son los vínculos entre cada una de estas floras con las áreas fitogeográficas vecinas?; ¿es posible una redefinición de la posición fitogeográfica del Uruguay?

Tal como se analizó en capítulos anteriores, la visualización del territorio uruguayo en un contexto regional permite detectar elementos que ayudan a interpretar algunas de estas diferencias y responder esas preguntas.

En primer término es claro que la continuidad en Uruguay de la *Depressão Central Gaúcha* y su límite de contacto con los basaltos, y del *Planalto Sul-Riograndense* coinciden *grosso modo* con el área de la denominada Flora oriental y debe entenderse que la presencia en el Uruguay de las especies características se debe en gran medida a este factor, al que obviamente debe sumarse aquellos relacionados con el clima.

A su vez esta región está separada de la que ocupa la Flora occidental por una extensa capa de basalto en el norte (Artigas, Salto y Paysandú) y por la zona de granitos arqueanos en el sur (Durazno, Florida, San José, Flores), los que generan ambientes poco favorables para el crecimiento de especies arbóreas, excepto en los márgenes de los cursos de agua y en afloramientos rocosos importantes, ya sea por la superficialidad del suelo o por la presencia de suelos con presencia de horizontes arcillosos.

En el oeste, cubriendo ambos tipos de rocas, existen sedimentos de edades desde cretácicas hasta pleistocénicas, que dan lugar a un mosaico geológico, sobre los cuales se ubica la denominada Flora occidental, debiendo agregarse el margen del río Uruguay. El relieve es principalmente ondulado, a veces con importantes planicies, y en otras ocasiones con afloramientos rocosos que generan escarpas de algunos pocos metros de desnivel.

El gradiente en los parámetros climáticos, con mayores precipitaciones y temperaturas más elevadas en el norte y noreste pueden estar influyendo en la existencia de las especies Paranenses, aunque no explican la presencia de las especies Chaqueñas (adaptadas a condiciones de mayor aridez)

Finalmente, el río Uruguay obviamente constituye una importantísima vía de conexión entre el corazón de los bosques subtropicales Paranenses y el oeste de Uruguay.

En resumen, notoriamente la existencia de estas dos regiones florísticas en Uruguay parece estar estrechamente vinculada a las diferencias geomorfológicas existentes en el territorio, que a su vez en mayor o menor medida ofician de conexión con otras regiones de Sudamérica como se analizará mas adelante, y en menor medida a la variación de parámetros climáticos en el territorio.

## VÍNCULOS FLORÍSTICOS A NIVEL CONTINENTAL

Vale la pena entonces re-examinar los vínculos florísticos entre las dendrofloras uruguayas y las regiones mencionadas.

### **Flora Occidental**

A pesar de que la forma en que se tomaron los datos en este trabajo no permite detectar diferencias en la localización de las especies a nivel de comunidad o de formación, es evidente, a partir de los datos pasaporte de las muestras, que existen dos tipos de ambientes en que crecen las especies integrantes de esta flora: a) márgenes de cursos de agua, formando parte de los bosques de galería algunas de ellas restringidas exclusivamente al río Uruguay y sus principales afluentes; y b) alejado de los márgenes, ya sea en zonas bajas y planas (generalmente sobre suelos altamente alcalinos<sup>16</sup>) o en zonas onduladas, formando parte de los bosques tipo “parque” (

Tabla 6).

La primera observación que surge es que las especies que conforman esta Flora pertenecen a dos Dominios florísticos completamente diferentes: Dominio de los Bosques Estacionales Residuales (Prado y Gibbs, 1993) o Dominio Amazónico (Cabrera y Willink, 1973) por un lado (Prado, 2000), y Dominio Chaqueño (Prado, 1993a) por otro (Cabrera y Willink, 1973; Prado, 1991; Prado, 1993b).

Puede considerarse entonces como una flora mixta o de transición, tal como actualmente es considerado todo el “Chaco Oriental” o “Chaco Húmedo”, luego de la redefinición propuesta por Prado (1993b)

Esta mezcla de especies Chaqueñas y Paranenses (o Austro-Brasileñas) llevó a que muchos autores incluyeran a estas últimas (y a los tipos de vegetación que conformaban) dentro de las primeras, y las consideraran por lo tanto como partes de la Provincia Chaqueña, tal como el Distrito Chaqueño Oriental (Cabrera, 1953; Cabrera, 1971)(Cabrera y Willink, 1973; Ragonese y Castiglioni, 1970; Sarmiento, 1972).

Las diferencias comenzaron a ser advertidas más claramente por Morello y Adámoli (1974) y principalmente por Lewis y Pire (1981), quienes diferenciaron el “Bosque Chaqueño” del “Quebrachal”, el primero conformado principalmente por las especies Paranenses y el segundo por las Chaqueñas. Ambos tipos de bosque ocupan posiciones topográficas diferentes y sus diferencias florísticas se agrandan en sentido sur-norte donde ambos poseen mayor riqueza de especies y son más diferenciados estructuralmente (Lewis *et al.*, 1994).

Finalmente Prado (1991) propuso la denominación de Bosque Austro-Brasileño de Transición para el Bosque Chaqueño de Lewis & Pire (1981) y lo excluye definitivamente de los tipos de vegetación Chaqueña (Prado, 1991, 1993 a y b) para considerarlo como parte de la Provincia Paranense integrante a su vez del Arco Pleistocénico (Prado, 2000).

---

<sup>16</sup> Blanqueales en la terminología vernácula.

Existe una gran correspondencia entre el tipo de vegetación y el ambiente que ocupan las especies de la Flora Occidental con la vinculación fitogeográfica de las mismas, ya que aquellas de los bosques de galería pueden considerarse en su totalidad pertenecientes al Arco Pleistocénico, y las del bosque de parque en su gran mayoría pertenecen al Dominio Chaqueño, en una situación que aunque es similar a la descrita por Lewis *et al.* (1994) para el sureste del Chaco en cuanto a la diferenciación espacial de ambos tipos de vegetación y al hecho de que la vegetación “chaqueña” ocupa mayor superficie que la “paranense”, en este caso difieren en la ubicación relativa de una respecto a la otra. No obstante la experiencia indica que en muchas ocasiones son muy difíciles de establecer con claridad estos límites y ambos tipos de vegetación se entremezclan.

Las especies asociadas a los bosques de galería corresponden al área principal y mayoritariamente al Núcleo norte, mientras que las asociadas a los bosques de parque, pertenecen al área principal y mayoritariamente al Núcleo sur, de lo que puede concluirse que el componente “paranense” de la Flora Occidental se empobrece en sentido norte-sur mientras que el componente “chaqueño” lo hace en sentido inverso.

Tabla 6. Agrupamiento de las especies de la Flora occidental de acuerdo al tipo de vegetación del que forman parte en Uruguay y dominio florístico al que pertenecen (según Prado, 1991). Ap: área principal, Nn: Núcleo norte, Ns: Núcleo sur. Be: Dominio de los Bosques Estacionales (o Amazónico), Ch: Dominio Chaqueño

Bosques de galería	Area	Dominio florístico	Bosques de parque	Area	Dominio florístico
<i>Albizia inundata</i>	Ap	BE	<i>Aspidosperma quebracho-</i> <i>blanco</i>	Ap	Ch
<i>Calliandra parvifolia</i>	Ap	BE	<i>Castela tweediei</i>	Ap	BE
<i>Combretum fruticosum</i>	Ap	BE	<i>Celtis pallida ssp. pallida</i>	Ap	Ch
<i>Diospyros inconstans</i>	Ap	BE	<i>Prosopis affinis</i>	Ap	Ch
<i>Hexachlamys edulis</i>	Ap	BE	<i>Prosopis nigra</i>	Ap	Ch
<i>Inga vera ssp. affinis</i>	Ap	BE	<i>Acacia praecox</i>	Nn	Ch
<i>Lonchocarpus nitidus</i>	Ap	BE	<i>Randia armata</i>	Nn	BE
<i>Nectandra angustifolia</i>	Ap	BE	<i>Schinus fasciculatus</i>	Ns	Ch
<i>Poecilanthe parviflora</i>	Ap	BE	<i>Berberis ruscifolia</i>	Ns	Ch
<i>Ruprechtia salicifolia</i>	Ap	BE	<i>Colletia spinosissima</i> <sup>17</sup>	Ns	Ch
<i>Terminalia australis</i>	Ap	BE	<i>Geoffroea decorticans</i>	Ns	Ch
<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	Nn	BE	<i>Grabowskia duplicata</i>	Ns	Ch
<i>Coccoloba argentinensis</i>	Nn	BE	<i>Lycium ciliatum</i>	Ns	Ch
<i>Croton urucurana</i>	Nn	BE	<i>Lycium vimineum</i>	Ns	Ch
<i>Dalbergia frutescens</i>	Nn	BE	<i>Maytenus vitis-idaea</i>	Ns	Ch
<i>Eugenia involucrata</i>	Nn	BE			
<i>Eugenia repanda</i>	Nn	BE			
<i>Eugenia speciosa</i>	Nn	BE			
<i>Guarea macrophylla ssp. spicaeflora</i>	Nn	BE			
<i>Peltophorum dubium</i>	Nn	BE			
<i>Plinia rivularis</i>	Nn	BE			
<i>Pouteria gardneriana</i>	Nn	BE			
<i>Rollina emarginata</i>	Nn	BE			
<i>Tabebuia heptaphylla</i>	Nn	BE			
<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	Nn	BE			
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	Ns	BE			

<sup>17</sup> *Colletia spinosissima*, si bien está presente en forma importante en la provincia Chaqueña, es considerada en realidad como una especie típica del Monte.

### **Componente del Arco Pleistocénico (o Amazónico sensu Cabrera y Willink)**

No todas las especies de la Flora Occidental pertenecientes al Arco Pleistocénico tienen el mismo rango de distribución a través de la totalidad del mismo.

Algunas como *Albizia inundata*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Peltophorum dubium* y *Pouteria gardneriana* poseen distribución típica del Arco Pleistocénico, es decir que están presentes desde las Caatingas hasta el Piedemonte Andino (Prado, 1991). Las demás pertenecen a solo una o dos de estas provincias, particularmente a la Paranense, con la que existen los vínculos más fuertes.

Esto es válido también para otras especies que no son consideradas como determinantes de la Flora Occidental pero que sí están presentes en el área que esta ocupa, como las de distribución amplia (Tabla 1) y las especies comunes a ambas floras (Tabla 4). Particularmente, estas últimas pertenecen casi en su totalidad al Arco Pleistocénico.

Resulta llamativa la restricción de estas especies al río Uruguay y área de influencia, teniendo en cuenta su amplia distribución hacia el resto del continente y el hecho de que en otras regiones del país exista otra gran cantidad de especies pertenecientes a las mismas unidades fitogeográficas. Probablemente las condiciones generadas por la dinámica del río Uruguay sean tales que permitan superar las condiciones climáticas cada vez más desfavorables para estas especies que se dan hacia el sur.

### **Componente Chaqueño**

La existencia de vegetación “chaqueña” en Uruguay es indudable, lo cual no quiere decir que la misma deba considerarse como parte de la Provincia Fitogeográfica del Chaco, fundamentalmente porque faltan algunas especies determinantes como las pertenecientes al género *Schinopsis*, *Ziziphus* o especies como *Caesalpinia paraguariensis*, *Prosopis ruscifolia*, *P. vinalillo*, etc.

No obstante *Acacia praecox*, *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Berberis ruscifolia*, *Celtis pallida* ssp. *pallida*, *Geoffroea decorticans*, *Grabowskia duplicata*, *Lycium ciliatum*, *L. vimineum*, *Maytenus vitis-idaea* *Prosopis affinis*, *P. nigra* y *Schinus fasciculatus* son especies típicas de aquella provincia, y aún cuando su sola presencia permite establecer la conexión, debe sumarse el hecho de que la vegetación a la que dan lugar así como las características del suelo que suelen ocupar son también muy similares a las existentes en el Chaco<sup>18</sup>.

---

<sup>18</sup> No así el clima que tiene parámetros muy diferentes, como una mayor precipitación anual y ausencia de estacionalidad, etc.

Cabrera (1953; 1971 y 1973) propuso la delimitación de la provincia del Espinal, que básicamente consiste en una gran zona de transición entre las provincias del Chaco, Monte y Pampeana, con una importante presencia de especies arbóreas y arbustivas “espinosas” típicas del Chaco, pero donde faltan aquellas especies mencionadas anteriormente como determinantes de esta provincia, particularmente *Schinopsis*. Esta caracterización concuerda perfectamente con la situación descrita en los párrafos anteriores.

De hecho, Cabrera y Willink (1973) incluyen una pequeña parte del noroeste de Uruguay en el extremo de esta provincia, de manera que de aceptarse este criterio, el área de Espinal en Uruguay debería ser más extensa y abarcar en forma particular el área del Núcleo sur.

Como se mencionó anteriormente, Chebataroff (1960) sostuvo que esta flora no podía relacionarse directamente al Espinal argentino, sin embargo aparentemente Chebataroff utilizó el término “espinal” en un sentido diferente al de Cabrera, relacionándolo más bien con la provincia del Monte, la que difiere notoriamente desde el punto de vista florístico con Uruguay.

Sin embargo la existencia del Espinal (*sensu* Cabrera) como provincia fitogeográfica es cada vez más cuestionado ya que no está soportada por endemismos importantes (Morrone, J.J., com. pers.; Prado, com.pers.), sino paradójicamente por la ausencia de ellos y en las últimas propuestas de regionalización biogeográfica para América Latina (Morrone , 2001 y 2002) se la elimina como provincia biogeográfica.

En función de lo expuesto, estas especies y el tipo de vegetación a que dan lugar deben considerarse como “chaqueñas” en sentido amplio, constituyendo el límite sur-oriental de la transición entre las provincias fitogeográfica del Chaco y Paranense.

### **Caracterización de los *hotspots***

Las dos zonas denominadas Núcleo (sur y norte respectivamente) corresponden a las áreas de mayor acumulación de especies de la Flora Occidental, y como comprenden además las especies del Area principal, las de amplia distribución en el país y muchas de las especies comunes a ambas floras, ambos núcleos son áreas de alta riqueza específica o *hotspots*, y por lo tanto áreas de especial interés para la conservación de la biodiversidad (Figura 11).

La principal diferencia entre ambos *hotspots* radica en que el Núcleo norte está determinado por la presencia de numerosas especies Paranenses de las márgenes e islas del río Uruguay, las que no viven más al sur de la ciudad de Salto, en tanto que en el caso del Núcleo sur, las especies determinantes son aquellas especies chaqueñas que viven en los extensos blanqueales de los departamentos de Río Negro y Soriano.

En el Núcleo norte, la particularidad en la flora con una alta riqueza de especies de distribución restringida, sumado a las características selváticas de la vegetación resultante, se tiene como resultado que esta sea una de las zonas de mayor interés biogeográfico, aún cuando ha sido tremendamente afectado por actividades humanas como la creación de la represa hidroeléctrica de Salto Grande, actividades agropecuarias, etc.

En ninguna de estas dos áreas existen reservas de biodiversidad oficiales con planes de manejo establecidos, ya que las islas de los ríos Uruguay y Negro si bien son fiscales, no tienen planes directores, ni medidas efectivas de protección.

En el Núcleo sur, existen importantes emprendimientos de carácter privado tendientes a conservar y preservar estas áreas a través de reservas y áreas protegidas, las que son objeto de diversos estudios desde hace alrededor de una década.

Nótese que una adecuada planificación de reservas en estas dos zonas puede permitir la conservación de la casi totalidad de las especies de esta flora, más todas las demás que allí viven y por supuesto la de todo el ambiente en el que viven.

## **Flora Oriental**

Las especies que conforman esta flora pertenecen en su gran mayoría a la provincia Paranense *sensu* Prado (2000) y forman parte de las distintas unidades de vegetación descritas en esta provincia como la *Floresta Estacional Decidual* y la *Floresta Estacional Semidecidual* (Teixeira *et al.*, 1982) o las Selvas del Alto Rio Uruguai (Klein, 1972; Rambo, 1980) o *Broadleaf forest of Paraná-Uruguay basins* (Klein, 1975, citado por Prado, 2000) en Brasil; la flora Austro-Brasileña y la Flora Paraneana (o *Laurisilvae*) en Paraguay (Spichiger *et al.*, 1995), las Selvas mixtas (Cabrera, 1953; Cabrera, 1971) o Pluviselvas Misioneras (Castellanos y Perez-Moreau, 1944) en Argentina.

En Uruguay dan lugar a las formaciones conocidas como bosques o selvas “de quebrada”, “serranos” y “ribereños”, con una riqueza de especies menor a la que poseen en los países vecinos.

Algunas de estas mismas especies pueden también formar parte de los bosques mixtos del Planalto de basalto del sureste de Brasil o *Floresta Ombrófila Mista* (Teixeira *et al.*, 1982), caracterizados por la presencia predominante fisonómicamente de especies de climas fríos y muy húmedos como *Araucaria angustifolia*, *Podocarpus lambertii*, *Drimys brasiliensis*, *Weinmannia* spp., aunque como se mencionó anteriormente están compuestos también por numerosas especies subtropicales. Los vínculos de la flora uruguaya con el Planalto de las Araucarias del sureste de Brasil deberán estudiarse con mayor profundidad.

Las delimitaciones propuestas para la Provincia Paranense no incluyen al Uruguay exceptuando la propuesta de Prado (2000) que la extiende por el río Uruguay aproximadamente hasta la altura de la ciudad de Salto, aunque se trata de un mapa esquemático con una gran escala. Por otra parte en los mapas de vegetación de Brasil los bosques subtropicales tampoco llegan al territorio uruguayo. Sin embargo en mapeamientos a menor escala hechos para Rio Grande do Sul (Teixeira *et al.*, 1982), los bosques estacionales deciduos y semideciduos llegan a zonas muy cercanas al Uruguay y teniendo en cuenta las características geológicas y geomorfológicas descritas, es posible concebir la extensión de los mismos de manera que finalmente los bosques de Uruguay sean incluidos en esa entidad fitogeográfica, aún cuando se trate de su extremo ya empobrecido florísticamente.

Esta posición es sostenida también por Arballo y Cravino (1999), quienes se refieren además a esta vegetación como “islas subtropicales” separadas de la influencia del río Uruguay, aunque el carácter “insular” no parece corresponder en este caso, al menos desde el punto de vista florístico, dada las conexiones físicas ya descritas con el área central de las selvas subtropicales.

Como se desprende del mapa de la Figura 11, la Flora Oriental posee un esquema de áreas anidadas en función de la restricción creciente en el rango de distribución de las especies que la conforman, y de la disyunción geográfica.

La superficie mayor, que llega hasta el océano Atlántico y el límite del río de La Plata está determinada por pocas especies, aunque alguna de ellas muy “carismática” como *Ilex paraguariensis* (la “yerba mate”) a la que debe agregarse uno de las dos especies de helecho arborescente (*Dicksonia sellowiana*) que posee una distribución casi idéntica. El carácter selvático que posee la vegetación en los extremos noreste se pierde totalmente al sur del arroyo Yermal y sus afluentes (quebrada de Los Cuervos).

El límite aproximado de esta vegetación coincide con el límite del Núcleo primario y obviamente está relacionado con la mayor presencia de especies subtropicales. Los puntos principales de Núcleo primario son las quebradas del norte de Treinta y Tres (La Teja, Los Cuervos), los bosques del río Tacuarí, las sierras De Ríos y Aceguá (incluyendo los bosques de los ríos Yaguarón y Yaguarón Chico, arroyo de la Mina) al sur del río Negro; y las quebradas que se forman en las nacientes de los arroyos Potrero, Aurora, Paraguayo, Rubio Chico, Lunarejo, Laureles, Tres Cruces, etc. en el noroeste de Tacuarembó y Rivera.

Sin embargo dentro de esta del Núcleo primario existe una zona que se diferencia claramente del resto, tanto geomorfológica, como fisonómica y florísticamente, y a través de la cual se pueden establecer al menos tentativamente, vínculos florísticos con otra provincia fitogeográfica: el Cerrado, aún cuando la continuación de las mismas en Brasil son clasificadas de acuerdo a consideraciones fisonómico-ecológicas como *savana estépica* (BRASIL, 1997; Teixeira *et al.*, 1982). Esta zona comprende a las laderas y cimas de los cerros chatos y cornisas de arenisca de Rivera y Tacuarembó que poseen una flora y vegetación arbórea y arbustiva claramente diferente a la de los bosques ribereños y de quebrada mencionados en el párrafo anterior (Brussa y Grela, 2002).

La vegetación del Cerrado se caracteriza por su adaptación a condiciones de drástica estacionalidad (con alrededor de seis meses de sequía) y por cubrir suelos lixiviados, con poca fertilidad y altos contenidos de aluminio (BRASIL, 1997). Este tipo de suelos es similar al que existe en la zona de los “cerros chatos” (Durán, 1991).

Adaptaciones a estas condiciones de sequía frecuentes en las especies del Cerrado son corteza gruesa y corchosa, fustes muy retorcidos, profusa ramificación, brotes foliares protegidos, hojas grandes, coriáceas y perennes, presencia de profundos órganos de reserva subterráneos (xilopodios) (BRASIL, 1997) (Eiten, 1972).

Se reconocen diferentes tipos fisonómicos que van desde una cobertura arbórea y arbustiva relativamente densa (*cerradão* y *cerrado* s.s.) hasta los *campos limpos* en los que predominan las herbáceas y subarborescentes leñosas, formando un verdadero mosaico de fisonomías intermedias que incluye además importantes bosques de galería o *matas ciliares* (Batalha *et al.*, 2001; Costa y Araújo, 2001) (Silva *et al.*, 2002) y bosques mesófilos (conformados en general por especies no pertenecientes al Cerrado s.s. sino a los Bosques Estacionales),

*Fabaceae* y *Myrtaceae* son las familias más importantes del componente arbustivo del Cerrado (es decir especies “enanas” de estas familias), pero también son muy importantes *Asteraceae*, *Euphorbiaceae*, *Apocynaceae*, etc. En el componente herbáceo predomina ampliamente *Poaceae*, con especies de origen tropical y subtropical (BRASIL, 1997) (Eiten, 1972).

La vegetación de los “cerros chatos” del noreste de Uruguay tiene una fisonomía similar a la de ciertos sectores del Cerrado, con numerosas especies de *Myrtaceae* y *Fabaceae* arbustivas y/o con importantes xilopodios, especies arbóreas con las características típicas mencionadas en párrafos anteriores, etc.

Muchos géneros mencionados por Eiten (1972) como componentes típicos del Cerrado están presentes en esta zona. Por otra parte algunas de las especies que son características o exclusivas de estos cerros en Uruguay son mencionados como especies del Cerrado, tales como *Butia paraguayensis*, *Agarista eucalyptoides* (Arballo y Cravino, 1999; Judd, 1995; Marchesi, 1997; Spichiger *et al.*, 1995).

Los posibles vínculos con el Cerrado deberán ser estudiados con mayor profundidad.

### **Caracterización de los hotspots**

En esta flora se reconocieron dos *hotspots* o Núcleos secundarios (Figura 11) el primero (Núcleo sur), y el segundo (Núcleo norte) en el noroeste de Rivera y una pequeña porción del norte de Tacuarembó.

En el Núcleo secundario sur se ubica en el entorno de las sierra de Ríos y Aceguá, incluyendo los ríos Yaguarón, Yaguarón Chico, arroyo de La Mina, y tiene como especies exclusivas *Xylosma pseudosalzmannii*, recientemente detectada en Uruguay (Brussa y Grela, 2003, en prensa), *Schinus ferox* y *Myrciaria tenella* entre los árboles y arbustos.

Además viven otras especies no leñosas exclusivas o raras como *Sinningia macrostachya*, también recientemente detectada para la flora del Uruguay (Grela y Brussa, 2003c, en prensa), *Mangonia uruguayana*, *Gymnocalycium denudatum*, *Acianthera sonderana*, *Campylocentrum hasslerianum*<sup>19</sup> y *Oncidium barbatum*, *Niphidium crassifolium* entre otras (Grela y Brussa, 2003b, en prensa).

El Núcleo secundario norte abarca en forma casi exclusiva la porción riverense del Núcleo primario (Fig. 9). Entre las especies que viven exclusivamente en el Núcleo norte se incluyen varios arbustos y sufrútices de las familias *Myrtaceae* como *Campomanesia aurea*, *Campomanesia aurea* var. *hatschbachii*, *Hexachlamys humilis*, *Myrcia verticillaris*, *Myrciaria* sp. (af. *M. delicatula*), *Lauraceae* como *Cinnamomum amoenum* y *Ocotea pulchella*, *Aquifoliaceae* como *Ilex dumosa*, *Arecaceae* como *Butia paraguayensis*, *Ericaceae* como *Agarista chlorantha*<sup>20</sup> y *A. eucalyptoides*, además de otras especies de *Asteraceae*, *Fabaceae*, etc.

La alta riqueza específica de esta zona está favorecida por la variabilidad de ambientes que existe (cerros chatos, “campos” sobre basalto y sobre arenisca, bosques ribereños, quebradas, etc.).

En ninguno de los dos núcleos existen zonas de reserva o bajo planes de manejo conservacionista, más allá de la elaboración de propuestas como en el caso de la Cuenca del Arroyo Lunarejo (URUGUAY, 1999) que aún no se han concretado, o el accionar de empresas privadas. La Quebrada de los Cuervos (Treinta y Tres) es un área protegida por la Intendencia Municipal de Treinta y Tres que abarca unas 400 ha, en una zona cercana a la delimitada para el núcleo secundario sur, en la cual se han detectado muchas de las especies mencionadas.

### **Especies comunes a las floras Oriental y Occidental**

Las especies que conforman el patrón superpuesto a ambas floras (Tabla 4) también pertenecen en su gran mayoría al Arco Pleistocénico. Algunas como *Ruprechtia laxiflora*, *Phytolacca dioica*, *Manihot grahamii*, *Luehea divaricata* están presentes en todo el Dominio, mientras que otras tienen distribución más restringida, estando solamente en la provincia Paranense (la mayoría) o algunas como *Patagonula americana*, *Myrcianthes pungens*, *Eugenia uniflora*, *Chrysophyllum gonocarpum* que además están presentes en el Piedemonte Andino.

## **COMENTARIOS FINALES**

La existencia de una Provincia Uruguayense o Uruguayana, que tenga como centro el territorio uruguayo, sostenida por varios autores requiere argumentos más fuertes que los aportados hasta ahora, para lo cual deberá estudiarse la distribución de los endemismos y la importancia que éstos tengan en la vegetación. *A priori* no se detectan especies endémicas del área “uruguayense” que sean a su vez florística o ecológicamente predominantes.

<sup>19</sup> Se trata en realidad de *Campylocentrum aromaticum* Barbosa Rodríguez (Izaguirre, com.pers.)

<sup>20</sup> Especie arbustiva recientemente detectada para Uruguay (Grela y Brussa, 2003a, en prensa)

Por otro lado aún cuando es indudable la importancia cualitativa y cuantitativa que tienen las especies arbóreas y arbustivas, entre ellas no se registran endemismos para Uruguay (en el sentido clásico del término) sino que por el contrario muchas de ellas son paradigmáticas de otras unidades fitogeográficas, las que tal como están delimitadas actualmente no incluyen al Uruguay. De este trabajo surge el hecho de que es factible redefinir esas unidades de manera que algunas zonas del territorio uruguayo queden incluidas en ellas. En particular los límites del “núcleo Misiones” y la provincia Paranense (pertenecientes al Arco Pleistocénico) que por lo observado seguramente deben llegar a Uruguay.

Teniendo en cuenta los rangos de éstas especies no solo en el territorio uruguayo, sino en su totalidad y los vínculos florísticos existentes con otras regiones del continente, resulta evidente que la flora arbórea uruguaya es principalmente integrante del Dominio de los Bosques Tropicales Estacionales (o Amazónico siguiendo el criterio de Cabrera y Willink), y particularmente de la Provincia Paranense.

Seguramente influido por factores geomorfológicos, estas especies conforman dos patrones bien diferenciados en Uruguay: uno en el oeste (principalmente en el margen e islas del río Uruguay y en sus afluentes) con la máxima expresión en Artigas y Salto, y otro en el este - noreste (principalmente en quebradas y cerros de Tacuarembó, Rivera y Cerro Largo), más un tercer patrón que conecta a ambos a través del norte (principalmente a través de la cuenca del río Cuareim)

Por otro lado, también en el oeste y en la misma área general que la flora paranense del río Uruguay (aunque en sitios ecológicamente diferentes) existe un patrón conformado por un importante número de especies chaqueñas. Esta área puede considerarse bien como parte de la provincia del Espinal si se sigue el criterio de Cabrera & Willink (1973), o bien como una de las zonas de transición entre el Chaco y los Bosques Estacionales de acuerdo a la redefinición de la provincia Chaqueña de Prado (1993b), sin que esto signifique que estas áreas deban considerarse como Chaco en el sentido estricto de su actual acepción fitogeográfica debido a la ausencia de algunas especies paradigmáticas.

Tomando en cuenta todos los elementos expuestos, se presenta un esquema fitogeográfico preliminar basado en flora arbórea, el que necesariamente deberá ser examinado con mayor profundidad a los efectos de ajustar sus límites y examinar a fondo los eventuales vínculos florísticos manejados como probables en este trabajo (Figura 13).

En todos los casos, existe un importante empobrecimiento de la riqueza de especies si se compara con las zonas núcleo de las regiones florísticas nombradas, pero la importancia que tienen en Uruguay desde el punto de vista fisonómico las formaciones a que dan lugar estas especies amerita, en criterio de este autor, a que las áreas que ocupan las dendrofloras descritas sean incorporadas a dichas regiones florísticas, que por supuesto son predominantemente arbóreas. Por lo tanto estas áreas deben dejar de considerarse como pertenecientes a la misma unidad fitogeográfica que las "pampas". En definitiva, esta propuesta coincide en algunos aspectos con los primeros esbozos de regionalización hechos por Chebataroff en los años 40.

Resulta apropiado preguntarse a qué unidad fitogeográfica pertenece el resto del territorio uruguayo, donde la presencia de las especies arbóreas es menor y por lo tanto han quedado excluidas de la regionalización aquí propuesta.

Obviamente la respuesta deberá buscarse en eventuales patrones endémicos conformados por especies y/o grupos de mayor jerarquía taxonómica de plantas herbáceas y subarborescentes (particularmente *Poaceae*, *Asteraceae* y *Fabaceae*) existentes en el sur de Brasil, Uruguay y noreste de Argentina. Parece evidente que la flora "uruguayense" es más rica que la "pampeana", pero habrá que demostrar que la primera constituye el verdadero núcleo fitogeográfico que comprende los pastizales y herbazales templados, y que la segunda no es más que una extensión empobrecida de aquella.

Si esto es así, habrá que cambiar el enfoque, de manera que más que desaparecer al norte del río Negro, en realidad las características pampeanas comienzan a aparecer al suroeste del mismo.

Tal como fue mencionado en la Metodología, los rangos de distribución de las especies estudiadas (y los mapas presentados) fueron determinados con las referencias de herbario disponibles y los relevamientos de campo hechos por el autor, y por lo tanto es altamente probable que con el correr del tiempo estos rangos deban ser reformulados en función de nuevas citas. Sin embargo la evidencia que soporta la dicotomía Este-Oeste de la flora arbórea y arborescente del Uruguay parece ser suficientemente sólida, más allá de que algunas especies tengan en realidad rangos más amplios que los expuestos en este trabajo.

Finalmente, tal como se ha desarrollado este trabajo, los resultados y la discusión posterior han tenido su centro en la flora arbórea actual, quedando por lo tanto para futuras investigaciones la dilucidación de cuál ha sido la historia de la misma y cuales los procesos que han intervenido para llegar a la situación aquí descrita.

Algunas preguntas sin responder son de larga data como por ejemplo: cuál era la vegetación predominante antes de la llegada de los europeos?, otras en cambio se refieren a otros aspectos como: ¿cuál es la interpretación que debe darse a la presencia de vegetación subtropical en Uruguay, refugio, expansión o ambos?, igualmente, respecto a la vegetación chaqueña del oeste, ¿se trata de un relicto de una vegetación que ocupaba una mayor extensión o simplemente es una disyunción que marca el extremo de distribución de ese tipo de vegetación y las especies que le dan origen?

En realidad, la gran cuestión a resolver es, ¿cuál ha sido la historia de la vegetación en lo que hoy es Uruguay?, para lo cual se debe recurrir además a estudios en diversas disciplinas como la Paleontología, Paleoecología, Paleoclimatología, Geología, etc., lo que lejos de desalentarnos debe servir de aliciente para enfrentar el desafío.

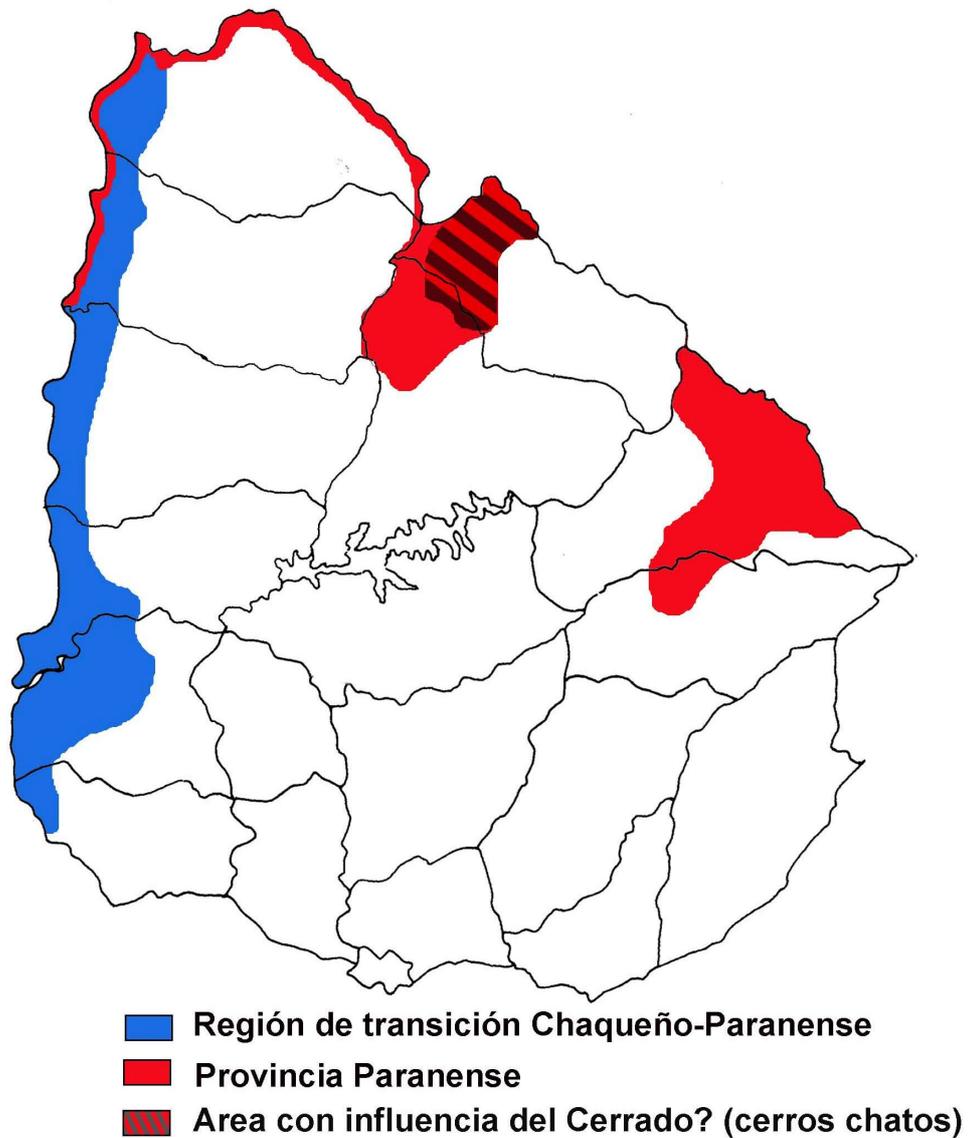


Figura 13: propuesta preliminar de redefinición fitogeográfica del Uruguay.

## CONCLUSIONES

- \* Las especies que componen la flora arbórea y arbustiva del Uruguay no presentan una distribución geográfica uniforme en el país sino que pueden definirse regiones florísticas.
- \* La principal diferenciación florística se da entre el oeste y noreste del Uruguay, y en cada caso a su vez con una diferenciación norte-sur. Esto da lugar a la delimitación de dos dendrofloras disyuntas: Occidental y Oriental, cada una de ellas con zonas núcleo de mayor diversidad de especies o *hotspots*. Estas zonas núcleo son áreas prioritarias para la conservación biológica.
- \* La dendroflora Occidental puede considerarse mixta ya que está compuesta por especies paranenses y chaqueñas, las que sin embargo ocupan sitios ecológicamente diferentes, las primeras en márgenes del río Uruguay y afluentes, y las segundas en las planicies y colinas aledañas.
- \* La dendroflora Oriental está integrada en gran parte por especies paranenses (aunque diferentes a las de la flora Occidental) y un pequeño grupo de especies de distribución amplia y disyunta en Sudamérica, probablemente relictuales y que permiten suponer vínculos florísticos con el Cerrado del centro de Brasil. Este vínculo requiere de mayor evidencia para poder ser establecido firmemente.
- \* Se reconoce además un grupo de especies ampliamente distribuidas en el país y otro grupo que presenta un patrón de distribución superpuesto a los dos patrones principales mencionados en el párrafo anterior.
- \* En función de la distribución geográfica total de las especies que conforman las dos dendrofloras principales, puede establecerse que una parte del territorio uruguayo debe incluirse en la provincia fitogeográfica Paranense y otra región debe considerarse transicional entre las provincias Chaqueña y Paranense, tal como se entiende actualmente a la región oriental del Chaco geográfico, constituyendo el límite sur-oriental de esa transición.
- \* Muchas de las especies de la provincia Paranense que viven en Uruguay forman parte del grupo de especies consideradas paradigmáticas del Arco Pleistocénico (o Dominio de los Bosques Estacionales Tropicales), que conectan los bosques del Piedemonte andino del noroeste argentino y suroeste boliviano con las Caatingas del nordeste brasileño, a través de la región de Misiones ( en la conjunción de Argentina, Brasil y Paraguay). De esta forma es factible considerar la extensión del Núcleo Misiones hasta territorio uruguayo. La vinculación con regiones aparentemente tan diferentes florísticamente del Uruguay no se habían considerado hasta el presente.
- \* Estos resultados están de acuerdo con las ideas de Chebataroff de que el territorio no puede considerarse íntegramente pertenecientes a la provincia Pampeana (tal como se entiende hoy día). No obstante tampoco están de acuerdo con las últimas propuestas de este autor de considerar a Uruguay totalmente incluido en una única provincia fitogeográfica (la provincia Uruguayense).

# AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi más profundo agradecimiento a las siguientes personas e instituciones, las que de una u otra forma han contribuido a la realización de este trabajo. El orden en que aparecen obedece simplemente al hecho de que en algún orden tienen que aparecer.

Al Prof. Eduardo Marchesi, mi orientador, y al Ing. Agr. Carlos A. Brussa, mi amigo, colega y jefe, ambos tuvieron por separado la idea de que este trabajo valía la pena realizarse, y me ayudaron a hacerlo.

A Daniel Bayce, Primavera Izaguirre, Eduardo Marchesi y Carlos Brussa (nuevamente), ellos me despertaron el interés por el estudio de las plantas, confiaron en mí y me han dado la oportunidad de seguir mi propio camino.

Al Dr. Darién E. Prado (UNR), por brindarme desinteresadamente sus trabajos, conocimientos, comentarios y sobre todo su amistad.

A los integrantes de la Cátedra de Botánica de la Facultad de Agronomía que soportaron tanto tiempo mi presencia allí y me permitieron utilizar su enormemente valiosa biblioteca, de la cual me apropié de diversos materiales durante períodos prolongados de tiempo.

A los integrantes del Departamento de Documentación y Biblioteca de la Facultad de Agronomía, quienes siempre se preocuparon por satisfacer mis (a veces caprichosos) requerimientos.

A PEDECIBA por haberme aceptado como alumno de su programa y haberme otorgado al beca de Maestría.

A CSIC (UDELAR) por haberme otorgado beca de posgrado.

A Graciela Bocage, siempre dispuesta a colaborar.

A los Drs. Juan José Morrone (UNAM) y Jorge Luiz Waechter (UFRGS) por sus comentarios y aportes.

A Diana y María Victoria, por quererme aún cuando siempre les quito tiempo para dedicarme a mi trabajo.

A los distinguidos miembros del Tribunal de Tesis por sus comentarios, sugerencias y aportes que redundaron en un mejor producto final.

A todos quienes han dedicado tiempo de su vida para crear, mantener y ampliar la colección del Herbario Bernardo Rosengurt de la Facultad de Agronomía, sin ellos este trabajo no hubiera sido posible (ojalá que dentro de unos años esa lista deba ser ampliada!!!).

A quienes son capaces de comprender la importancia de un Herbario, y sobre todo a quienes son capaces de comprender que un Herbario debe ser una muestra de lo que aún EXISTE en la naturaleza.

Finalmente, a todos aquellos colegas y amigos que me han ayudado y alentado, y sobre todo han encontrado interesante este trabajo.

## LITERATURA CITADA

1. Alonso Paz, E.; Bassagoda, M.J. 1999. *Los bosques y los matorrales psamófilos en el litoral platense y atlántico del Uruguay*. Museo de Historia Natural de Montevideo. Comunicaciones Botánicas del Museo de Historia Natural de Montevideo 113. 12 p.
2. Andrade-Lima, D.d. 1982. Present-day forest refuges in northeastern Brazil. *In Biological diversifications in the tropics*. Prance, G. T. (Ed.). New York, Columbia University Press. 245 - 251.
3. Arballo, E.; Cravino, J. 1999. *Aves del Uruguay. Manual ornitológico 1ª Parte*. Montevideo, Hemisferio Sur. 465 p.
4. Barrán, J.P.; Nahum, B. 1967. *Historia rural del Uruguay moderno. 1851-1885*. Montevideo, Ediciones de la Banda Oriental. 650 p.
5. Basso, L.; Pouso, J.M. 1992. Relevamiento y descripción de la flora arbórea y arborescente de la Quebrada de los Cuervos. Dpto. Treinta y Tres. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay, Facultad de Agronomía.
6. Batalha, M.A.; Mantovani, W.; Mesquita Júnior, H.N. 2001. Vegetation structure in Cerrado phytosonomies in South-eastern Brazil. *Brazilian Journal of Botany* 61 (3): 475-483
7. Behling, H. 1993. Late Quaternary vegetational and climatic changes in Brazil. *Quaternary International*. 17: 21-26
8. Bonifacino, M.; Cattaneo, M.; Profumo, L. 1998. Caracterización fitosociológica de un bosque de quebrada sobre el arroyo del Potrero. Cuchilla Negra, departamento de Rivera. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay, Facultad de Agronomía.
9. Bossi, J.Ferrando, L.; Montaña, J.; Campal, N.; Morales, H.; Gancio, F.; Schipilov, A.; Piñeyro, D. y Sprechman, P. 1998. Geocarta. Carta Geológica del Uruguay Escala 1:500.000. [1.01]. Montevideo, Geoeditores S.R.L. y Technobank Graphics Research.
10. Brasil. Instituto Brasileiro de Geografia e Estadística. 1997. Recursos naturais e meio ambiente: uma visão do Brasil. Río de Janeiro. 208 p.
11. Braun-Blanquet, J. 1979. *Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales*. Madrid, Blume Ediciones. 820 p.
12. Brooks, D.R.; McLennan, D.A. 1991. *Phylogeny, Ecology and Behavior*. Chicago, University of Chicago Press.
13. Brown, J.H.; Stevens, G.C.; Kaufman, D.M. 1996. The geographic range: size shape, boundaries and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematic* 27: 597-623
14. Brown, J.H.; Lomolino, M. 1998. *Biogeography*. 2<sup>nd</sup> Ed. Sunderland, Sinauer Associates, Inc. 691 p.
15. Brussa, C. Grela, I. 2002. Riqueza de especies y B-diversidad de las comunidades arbóreas del Departamento de Rivera - Uruguay. *In Congreso Latinoamericano de Botánica, (VIII, 2002, Cartagena de Indias, Colombia)*. Resúmenes. Cartagena de Indias. pp. 473.
16. Brussa, C.; Grela, I. 2003. *Xylosma pseudosalzmannii (Flacourtiaceae)* nueva especie para la flora arbórea del Uruguay. *Hickenia* (en evaluación)
17. Brussa, C.; Majó, B.; Sans, C.; Sorrentino, A. 1993. *Estudio fitosociológico del monte nativo en las nacientes del arroyo Lunarejo, departamento de Rivera*. Facultad de Agronomía. Boletín de Investigación 38. 32 p.

18. Burgos, J. J.; Corsi, W. 1978. Estimación del balance de agua en la República Oriental Del Uruguay. *In* Reunión de a Comisión Asesora del Programa de Consevación y Manejo de Tierras y Aguas IV. Montevideo, IICA.
19. Cabrera, A.L. 1953. Territorios fitogeográficos de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 4 (1-2): 21-65
20. Cabrera, A.L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14 (1-2): 1-42
21. Cabrera, A.L.; Willink, A. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Washinton D.C., Secretaría General de la Organización de Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Departamento de Asuntos Científicos. Serie Biología 13. 117 p.
22. Cain, S.A. 1944. *Foundations of plant geography*. New York, Harper & Brothers p.
23. Cain, S.A.; Castro, G.M. 1959. *Manual of vegetation analysis*. New York, Harper & Brothers p.
24. Castellanos, A.; Perez-Moreau, R.A. 1944. *Los tipos de vegetación de la República Argentina*. Universidad de Buenos Aires. Cátedra de Botánica del Doctorado en Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de Buenos Aires 154 p.
25. 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*: 49-90
26. Chebataroff, J. 1951. Regiones naturales del Uruguay y de Río Grande do Sul. *Revista Uruguaya de Geografía*. Año II (4): 5-40
27. Chebataroff, J. 1960a. Tierra Uruguaya. Talleres Don Bosco. 449 p.
28. Chebataroff, J. 1960b. Algunos aspectos evolutivos de la vegetación de la Provincia Fitogeográfica Uruguayense. *Apartado de Revista Nacional* 201: 3-18
29. Chebataroff, J. 1980. La vegetación de algarrobal, monte espinoso del litoral, I. Divisiones de la Provincia Fitogeográfica Uruguayense. *In* Jornadas de Ciencias Naturales, (I, 1980, Montevideo). Resúmenes. Montevideo. pp. 77-78.
30. Chebataroff, J.; Zavala de Alcuri, M.E. 1975. Relieve del Uruguay. *Revista Uruguaya de Geografía. Segunda Serie* (3): 2-47
31. Corsi, W. 1975. Caracterización del medio ambiente. *In* Caballero, H. (Ed.) *Sistemas de producción pecuaria; principios y aplicación en investigación y extensión*. Montevideo, IICA.
32. Costa, A.A.; Araújo, G.M. 2001. Comparação da vegetação de cerradão e de cerrado na reserva do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. *Acta Botanica Brasílica* 15 (1): 63-72
33. Crisci, J.; Cigliano, J.J.; Morrone, J.J.; Roig-Juñent, S. 1991. Historical biogeography of southern South America. *Systematic Zoology* 40: 152-171
34. Crisci, J.; Freire, S.; Sancho, G.; Katinas, L. 2001. Historical biogeography of the Asteraceae from Tandilia and Ventania mountain ranges (Buenos Aires, Argentina). *Caldasia* 23 (1): 21-41
35. Crisp, M.D.; Laffan, S.W.; Linder, H.P.; Monro, A.. 2001. Endemism in the Australian flora. *Journal of Biogeography* 28 (2): 183-198
36. Crisci, J.; Katinas, L.; Posadas, P. 2000. *Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica*. Buenos Aires, Sociedad Argentina de Botánica. 169 p.
37. Curtis, J.T. 1950. The inter relation of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology* 31: 434-455

38. Curtis, J.T.; McIntosh, R.P. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32: 476-496
39. Del Puerto, O. 1987. Vegetación del Uruguay. Montevideo. Facultad de Agronomía. 16 p.
40. Duran, A. 1991. *Los suelos del Uruguay*. 2ª ed. Montevideo, Hemisferio Sur. 398 p.
41. Eiten, G. 1972. The Cerrado vegetation of Brazil. *The Botanical Review* 38 (2): 201-341
42. Farris, J.S. 1983. *The empirical basis of Phylogenetic Systematics*. In Platnick, N. & Funk, V. (Eds.) *Advances in Cladistics* I. New York, Columbia University Press. 7-36.
43. Firpo, G.; Muniz, W.; Pepe, N.; Piriz, A. 1997. Estudio Fitosociológico del monte nativo "Gruta de los Helechos". Departamento de Tacuarembó. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay, Facultad de Agronomía. 96 p.
44. García-Barros, E.; Gurrea, P.; Luciañez, M.J.; Cano, J.M.; Mungira, M.L.; Moreno, J.C.; Sainz, H.; Sanz, M.J.; Simón, J.C. 2002. Parsimony analysis of endemism and its application to animal and plant geographical distributions in the Ibero-Balearic region (western Mediterranean). *Journal of Biogeography* 29: 109-124
45. Goloboff, P. 1993. NONA v. 2.0 (Demonstration). Instituto Manuel Lillo, Tucumán.
46. Goloboff, P. 1998. Principios básicos de cladística. Buenos Aires, Sociedad Argentina de Botánica.
47. 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
48. Grela, I.; Brussa, C. 2003a. Novedades para la flora del Uruguay: nuevo registro de *Agarista* (*Ericaceae*). *Acta Botanica Brasilica* (en evaluación)
49. Grela, I.; Brussa, C. 2003b. Relevamiento florístico y análisis comparativo de comunidades arbóreas de Sierra de Ríos (Cerro Largo - Uruguay). *Agrociencia* (en prensa)
50. Grela, I.; Romero, F. 1996. Estudio comparativo en dos sectores de monte de quebradas en el arroyo Lunarejo. Departamento de Rivera. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay, Facultad de Agronomía. 80 p.
51. Grela, I.; Brussa, C. 2003c. *Sinningia macrostachya* (Lindl.) Chautems, nuevo registro de *Gesneriaceae* Rich. & Juss. para la flora del Uruguay. *Iheringia: Serie Botanica* (en evaluación)
52. Grela, I.; Marchesi, E. 2003. *Condalia buxifolia* Rissek (*Rhamnaceae*) nuevo registro para la flora de Uruguay. En Jornadas Argentinas de Botánica y Reunión Anual de la Sociedad Botánica de Chile, (XXIX y XV, 2003, San Luis, Argentina). Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica (Suplemento) 38: 91.
53. Grisebach, A. 1872. *Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung*. Leipzig.
54. Eldredge, N.; Cracraft, I. 1980. *Phylogenetic patterns and evolutionary process*. New York, Columbia University Press.
55. Hauman, L. 1931. Esquisse phytogéographique de l'Argentine subtropicale et des ses relations avec la Géobotanique sudaméricaine. *Bull.Soc.Roy.Bot.Bélgique*. 64: 20-80
56. Hengeveld, R. 1990. *Dynamic biogeography*. Cambridge, Cambridge University Press. 249 p.
57. Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. Urbana, University of Illinois Press.
58. Herter, W. 1930. *Estudios Botánicos en la Región Uruguaya IV: Florula Uruguayensis. Plantae Vasculares*. Montevideo.

59. Humphries, C.J.; Ladiges, P.Y.; Roos, M.; Zandee, M. 1988. *Cladistic biogeography*. In Myers, A. y Giller, P. S. (Eds.): Analytical biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions. London & New York, Chapman & Hall. 371-404.
60. Humphries, C.J.; Parenti, L.E. 1999. *Cladistic Biogeography*. 2<sup>nd</sup> Ed. *Interpreting patterns of plant and animal distributions*. Oxford Biogeography Series N° 12. New York, Oxford University Press.
61. James, F.C.; McCulloch, C.E. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora's box? *Annual Review of Ecology and Systematic* 21: 129-166
62. Judd, W.S. 1995. *Agarista*. In *Ericaceae Part II. The superior-ovaryed Genera*. Luteyn, J. L. (Ed.). *Flora Neotropica Monograph* N° 66. New York, The New York Botanical Garden. 295-344.
63. Judd, W.S.; Campbell, C.S.; Kellogg, E.A.; Stevens, P.E. 1999. *Plant Systematics. A Phylogenetic Approach*. Sunderland, MA.; Sinauer Associates, Inc.
64. Ibarra-Manríquez, G.; Villaseñor, J.L.; Durán, R.; Meave, J. 2002. Biogeographical analysis of the flora of the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeography* 29: 17-29
65. Kent, M.; Coker, P. 1994. *Vegetation description and analysis*. Chichester, John Wiley and Sons Inc. 363 p.
66. Klein, R.M. 1972. Arvores nativas da floresta subtropical do Alto Uruguai. *Sellowia*. 24: 9-62
67. Klein, R.M. 1975. Southern Brazilian phytogeographic features and probable influence of Upper-Quaternary climatic changes in the floristic distribution. *Boletim Paranaense de Geociências* 33: 67-88
68. Kitching, I.J.; Forey, P.L.; Humphries, C.J.; Williams, D.M. 1998. *Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis*. 2<sup>nd</sup> Edition. New York, Oxford University Press.
69. Laffan, S.W.; Crisp, M.D. 2003. Assessing endemism at multiple spatial scales, with an example from the Australian vascular flora. *Journal of Biogeography*. 30 (4): 511-520
70. Landrum, L. 1981. The phylogeny and geography of *Myrceugenia* (Myrtaceae). *Brittonia* 33 (1): 105-129
71. Ledru, M.P. 1993. Late quaternary environmental and climatic changes in Central Brazil. *Quaternary Research* 39: 90-98
72. Legrand, D. 1968. *Las Mirtáceas del Uruguay, III*. Universidad de la República. Boletín de la Facultad de Agronomía 101. 80 p.
73. Lewis, J.P.; Pire, E.F.; Vesprini, J.L. 1994. The mixed dense forest of the Southern Chaco. Contribution to the Study of flora and vegetation of the Chaco. VIII. *Candollea* 49 (1): 159-168
74. Linder, H.P. 2001. On areas of endemism, with an example from the African Restionaceae. *Systematic Biology* 50 (6): 892-912.
75. Lombardo, A. 1964. *Flora arbórea y arborescente del Uruguay*. 2<sup>a</sup> ed. Montevideo, Concejo Municipal. 151 p.
76. Machado, A. 1984. *Historia de los Orientales. Tomo 1*. 4<sup>a</sup> ed. Montevideo, Ediciones de la Banda Oriental S.R.L. 144 p.
77. Magurran, A. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Londres, Croom Helm. 179 p.
78. Marchesi, E. 1997. Identificación de áreas relictuales mediante *Agarista* (*Ericaceae*) y *Butia* (*Palmae*). In Seminario Nacional sobre Recursos Fitogenéticos y Seminario Nacional

sobre Biodiversidad Vegetal, (II - I, 1997, Montevideo). Resúmenes. Montevideo, Facultad de Agronomía.

79. Morello, J.; Adámoli, J. 1974. *Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino. Segunda parte: Vegetación y ambiente de la Provincia del Chaco*. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) (Ed.). Serie Fitogeográfica N° 13.
80. Morrone, J.J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43 (3): 438-441
81. Morrone, J.J. 2001a. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. CYTED - ORCYT/UNESCO - SEA - Cooperación Iberoamericana. Manuales & Tesis Vol. 3. 148 p.
82. Morrone, J.J. 2001b. Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions* 7: 297-300
83. Morrone, J.J. 2002. *Presentación sintética de un nuevo esquema biogeográfico de América Latina y el Caribe*. In Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática (PRIBES) 2002. Costa, C.; Vanin, S. A.; Lobo, J. M. y Melic, A. (Eds.) Monografías Tercer Milenio . Zaragoza, SEA. 267 - 275.
84. Morrone, J.J.; Crisci, J. 1995. Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematic*. 26: 373-401
85. Morrone, J.J.; Ruggiero, A. 2000. Como planificar un análisis biogeográfico. *Duguesiana*. 7 (2): 1-8
86. Müller, P. 1973. *The dispersal centers of terrestrial vertebrates in the Neotropical realm: a study in the evolution of the Neotropical biota and its native landscapes*. Junk, The Hague.
87. Myers, A.; Giller, P.S. 1994. Process, pattern and scale in biogeography. In Analytical biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions. Myers, A. y Giller, P. S. (Eds.). Suffolk, Chapman & Hall. 3 - 12.
88. Nelson, G.; Platnick, N.I. 1981. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. New York, Columbia University Press.
89. O.E.A. (Organización de los Estados Americanos). 1969. Cuenca del Río de la Plata. Estudio para su planificación y desarrollo. Inventario de Datos hidrológicos y climatológicos. Washington, D.C., Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos.
90. Pennington, R.T.; Prado, D.E.; Pendry, C.A. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*. 27: 261-273
91. Perelman, S.B. 1996. Análisis multivariado descriptivo aplicado al estudio de las comunidades de pastizal de la Pampa Deprimida. Tesis Magister Scientiae. Buenos Aires, Argentina, Universidad de Buenos Aires. 127 p.
92. Platnick, N.I. 1991. On areas of endemism. *Aust. Syst. Bot.* 4: 10-12
93. Posadas, P.; Miranda-Esquivel, D.R. 1999. El PAE (parsimony analysis of endemism) como una herramienta en la evaluación de la biodiversidad. *Revista Chilena de Historia Natural*. 72: 539-546
94. Prado, D.E. 1991. A critical evaluation of the floristic links between Chaco and Caatingas vegetation in South America. Tesis Ph.D. Edinburgo, Escocia, UK, University of Saint Andrews. 173 p.
95. Prado, D.E. 1993a. What is the Gran Chaco vegetation in South America? I. A review. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. V. *Candollea*. 48: 145-175

96. Prado, D.E. 1993b. What is the Gran Chaco vegetation in South America? II. A redefinition. Contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco. VII. *Candollea*. 48 (2): 615-629
97. Prado, D.E. 2000. Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic units. *Edinburgh Journal of Botany*. 57 (3): 437-461
98. Prado, D.E.; Gibbs, P.E. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 80 (4): 902-927
99. Ragonese, A.E.; Castiglioni, J.A. 1970. La vegetación del Parque Chaqueño. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. 11 (Supl.): 133-160
100. Rambo, B. 1953. História da flora do Planalto Riograndense. *Sellowia*. 5: 185-232
101. Rambo, B. 1980. A mata pluvial do Alto Uruguai. *Roessléria*. 3: 101-140
102. Rosen, B.R. 1988. From fossils to earth history: applied historical biogeography. In Myers, A. y Giller, P. S. (Eds.): Analytical biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions. London & New York, Chapman & Hall. 437 - 481.
103. Rosen, B.R. 1994. Biogeographic patterns: a perceptual overview. In Myers, A. y Giller, P. S. (Eds.): Analytical biogeography. An integrated approach to the study of animal and plants distribution. Suffolk, Great Britain, Chapman & Hall. 23 - 55.
104. Rosengurtt, B. 1944. Las formaciones campestres y herbáceas del Uruguay. Serie: *Estudios sobre praderas naturales del Uruguay*, 4ª Contribución. Gallinal, J.P., Bergalli L., Campal E.F., Aragone L., y Rosengurtt B. Agros N° 134.
105. Sarmiento, G. 1972. Ecological and floristic convergences between seasonal plant formations of tropical and subtropical South America. *Journal of Ecology*. 60: 367-410
106. Silva, L.O.; Costa, D.A.; Espirito Santo Filho, K.; Ferreira, H.D.; Brandão, D. 2002. Levantamento florístico e fitossociológico em duas áreas de cerrado sensu stricto no parque estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás. *Acta Botanica Brasilica*. 16 (1): 45-53
107. Soriano, A. 1991. Río de la Plata grasslands. In Natural grasslands. Introduction and Western Hemisphere. Coupland, R. T. (Ed.). Ecosystems of the world 8A. Amsterdam, Elsevier. 367 - 407.
108. Spichiger, R.; Palese, R.; Chautems, A.; Ramella, L. 1995. Origin, affinities and diversity hotspots of the Paraguayan dendrofloras. *Candollea*. 50 (2): 515-527
109. StatSoft, Inc. 1998. STATISTICA for Windows [Computer program manual]. Tulsa, OK.
110. Teixeira, M.; Coura, A.; Pastore, U.; Rangel, A. 1982. Vegetação. As regiões fitoecológicas, sua natureza e seus recursos econômicos. Estudo Fitogeográfico. Folhas Porto Alegre e Lagoa Mirim & Uruguiana. In Projeto RADAMBRASIL. Levantamento dos recursos naturais. 541 - 620.
111. Uruguay. Ministerio de Vivienda, O. T. y. M. A. Centro Interdisciplinario para el Desarrollo. 1999. Plan Director del "Parque Natural Protegido Valle del Lunarejo". Montevideo.
112. Uruguay. Intendencia Municipal de Montevideo. Museo y Jardín Botánico. 2002. Curso de flora Indígena. Montevideo.
113. Veloso, H.P.; Góes-Filho, L. 1982. Fitogeografia Brasileña. Classificação fisionômico-ecológica da vegetação neotropical. In Projeto RADAMBRASIL, Série Vegetação. Boletim Técnico. Salvador. 1 - 79.
114. Villagrán, C.; Hinojosa, L.F. 1997. Historia de los bosques del sur de Suramérica, II: Análisis fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural*. 70: 241-267

115. Waechter, J.L. 2002. Padrões geográficos na flora atual do Rio Grande do Sul. *Ciência e Ambiente*. 24: 93-108
116. Wiley, E.O. 1981. *Phylogenetics The theory and practice of phylogenetic systematics*. New York, Wiley Interscience.
117. Wolda, H. 1981. Similarity indices, sample size and diversity. *Oecology*. 50: 296-302

# ANEXOS

Tabla 7. Listado de especies arbóreas y arbustivas consideradas en el estudio

<b>FAMILIA</b>	<b>ESPECIE</b>	<b>Hábito</b>
Anacardiaceae	<i>Lithraea brasiliensis</i> Marchand	Arbol
Anacardiaceae	<i>Lithraea molleoides</i> (Velloso) Engler	Arbol
Anacardiaceae	<i>Schinus engleri</i> F.A.Barkley	Arbusto
Anacardiaceae	<i>Schinus fasciculatus</i> (Grisebach) I.M.Johnston	Arbusto
Anacardiaceae	<i>Schinus ferox</i> Hassler	Arbusto
Anacardiaceae	<i>Schinus lentiscifolius</i> Marchand	Arbusto
Anacardiaceae	<i>Schinus longifolius</i> (Hassler) F.A.Barkley	Arbol
Anacardiaceae	<i>Schinus molle</i> Linnaeus	Arbol
Annonaceae	<i>Rollinia emarginata</i> Schlechtendal	Arbol
Annonaceae	<i>Rollinia maritima</i> Záchia	Arbusto
Apocynaceae	<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Martius & Zuccarini	Arbol
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana australis</i> Müller 'Argoviensis'	Arbol
Aquifoliaceae	<i>Ilex dumosa</i> Reissek	Arbol
Aquifoliaceae	<i>Ilex paraguariensis</i> A.Saint-Hilaire	Arbol
Arecaceae	<i>Butia paraguayensis</i> (Barbosa-Rodríguez) L.H.Bailey	
Asteraceae	<i>Gochnatia polymorpha</i> ssp. <i>ceanothifolia</i> (Lessing) Cabrera	Arbol
Asteraceae	<i>Heterothalamus alienus</i> (Sprengel) Kuntze	Arbusto
Asteraceae	<i>Heterothalamus psiadioides</i> Lessing	Arbusto
Asteraceae	<i>Trixis praestans</i> (Velloso) Cabrera	Arbusto
Berberidaceae	<i>Berberis laurina</i> Billberg	Arbusto
Berberidaceae	<i>Berberis ruscifolia</i> Lamarck	Arbusto
Bignoniaceae	<i>Tabebuia heptaphylla</i> (Velloso) Toledo	Arbol
Boraginaceae	<i>Patagonula americana</i> Linnaeus	Arbol
Caprifoliaceae	<i>Sambucus australis</i> Chamisso & Schlechtendal	Arbol
Caricaceae	<i>Carica quercifolia</i> (A. Saint-Hilaire) Hieronymus	Arbusto
Celastraceae	<i>Maytenus cassineformis</i> Reissek	Arbusto
Celastraceae	<i>Maytenus dasyclados</i> Martius	Arbusto
Celastraceae	<i>Maytenus ilicifolia</i> Reissek	Arbusto
Celastraceae	<i>Maytenus vitis-idaea</i> Grisebach	Arbusto
Celastraceae	<i>Schaefferia argentinensis</i> Spegazzini	Arbol
Combretaceae	<i>Combretum fruticosum</i> (Loefling) Stuntz	Arbusto
Combretaceae	<i>Terminalia australis</i> Cambessèdes	Arbol
Ebenaceae	<i>Diospyros inconstans</i> Jacquin	Arbusto
Ephedraceae	<i>Ephedra tweediana</i> Fischer & C.A.Meyer	Arbusto
Ericaceae	<i>Agarista chlorantha</i> (Chamisso) G.Don	Arbusto
Ericaceae	<i>Agarista eucalyptoides</i> (Chamisso & Schlechtendal) D.Don	Arbol
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum microphyllum</i> A.Saint-Hilaire	Arbol
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum myrsinites</i> Martius	Arbusto
Euphorbiaceae	<i>Croton urucurana</i> Baillon	Arbol
Euphorbiaceae	<i>Manihot grahamii</i> Hooker	Arbol
Euphorbiaceae	<i>Phyllanthus ramillosus</i> Müller 'Argoviensis'	Arbusto
Euphorbiaceae	<i>Phyllanthus sellowianus</i> Müller 'Argoviensis'	Arbusto
Euphorbiaceae	<i>Sapium glandulosum</i> (Linnaeus) Morong	Arbol
Euphorbiaceae	<i>Sapium haematospermum</i> Müller 'Argoviensis'	Arbol
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania brasiliensis</i> Sprengel	Arbol
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania commersoniana</i> (Baillon) L.B.Smith & R.J.Downs	Arbol
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania schottiana</i> (Müller 'Argoviensis') Müller 'Argoviensis'	Arbusto
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania serrulata</i> (Martius) Müller 'Argoviensis'	Arbusto
Fabaceae	<i>Acacia bonariensis</i> Gillies ex Hooker & Arnott	Arbusto
Fabaceae	<i>Acacia caven</i> (Molina) Molina	Arbol
Fabaceae	<i>Acacia praecox</i> Grisebach	

Tabla N° 7 cont.

<b>FAMILIA</b>	<b>ESPECIE</b>	<b>Hábito</b>
Fabaceae	<i>Aeschynomene montevidensis</i> Vogel	Arbusto
Fabaceae	<i>Albizia inundata</i> (Martius) Barneby & Grimes	Arbol
Fabaceae	<i>Caesalpinia epunctata</i> (Vogel) Bentham	Arbusto
Fabaceae	<i>Calliandra parvifolia</i> (Hooker & Arnott.) Spegazzini	Arbusto
Fabaceae	<i>Calliandra tweediei</i> Bentham	Arbusto
Fabaceae	<i>Collaea stenophylla</i> (Hooker & Arnott) Bentham	Arbusto
Fabaceae	<i>Dalbergia frutescens</i> (Velloso) Britton	Arbol
Fabaceae	<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Velloso) Morong	Arbol
Fabaceae	<i>Erythrina crista-galli</i> Linnaeus	Arbol
Fabaceae	<i>Geoffroea decorticans</i> (Gillies ex Hooker & Arnott) Burkart	Arbol
Fabaceae	<i>Gleditsia amorphoides</i> (Grisebach) Taubert	Arbol
Fabaceae	<i>Inga vera</i> Willdenow ssp. <i>affinis</i> (De Candolle) T.D.Pennington	Arbol
Fabaceae	<i>Lonchocarpus nitidus</i> (Vogel) Bentham	Arbol
Fabaceae	<i>Mimosa bimucronata</i> (De Candolle) Kuntze	Arbusto
Fabaceae	<i>Mimosa daleoides</i> Bentham	Arbusto
Fabaceae	<i>Parapiptadenia rigida</i> (Bentham) Brenan	Arbol
Fabaceae	<i>Peltophorum dubium</i> (Sprengel) Taubert	Arbol
Fabaceae	<i>Poecilanthe parviflora</i> (Vogel) Bentham	Arbol
Fabaceae	<i>Prosopis affinis</i> Sprengel	Arbol
Fabaceae	<i>Prosopis nigra</i> (Grisebach) Hieronymus	Arbol
Fabaceae	<i>Senna corymbosa</i> (Lamarck) Irwin & Barneby	Arbusto
Fabaceae	<i>Sesbania punicea</i> (Cavanilles) Bentham	Arbusto
Fabaceae	<i>Sesbania virgata</i> (Cavanilles) Persoon	Arbusto
Flacourtiaceae	<i>Azara uruguayensis</i> (Spegazzini) Sleumer	Arbusto
Flacourtiaceae	<i>Banara tomentosa</i> Clos	Arbol
Flacourtiaceae	<i>Banara umbraticola</i> Arechavaleta	Arbusto
Flacourtiaceae	<i>Casearia decandra</i> Jacquin	Arbol
Flacourtiaceae	<i>Casearia sylvestris</i> Swartz	Arbol
Flacourtiaceae	<i>Xylosma pseudosalzmannii</i> Sleumer	Arbol
Flacourtiaceae	<i>Xylosma schroederi</i> Herter	Arbol
Flacourtiaceae	<i>Xylosma tweediana</i> (Clos) Eichler	Arbol
Flacourtiaceae	<i>Xylosma venosum</i> N.E.Brown	Arbol
Icacinaceae	<i>Citronella gongonha</i> (Martius) R.A.Howard	Arbol
Icacinaceae	<i>Citronella paniculata</i> (Martius) R.A.Howard	Arbol
Lauraceae	<i>Cinnamomum amoenum</i> (Nees) Kostermans	Arbol
Lauraceae	<i>Nectandra angustifolia</i> (Schrader) Nees	Arbol
Lauraceae	<i>Nectandra megapotamica</i> (Sprengel) Mez	Arbol
Lauraceae	<i>Ocotea acutifolia</i> (Nees) Mez	Arbol
Lauraceae	<i>Ocotea puberula</i> (Rich) Ness	Arbol
Lauraceae	<i>Ocotea pulchella</i> Martius	Arbol
Melastomataceae	<i>Miconia hyemalis</i> A.Saint-Hilaire & Naudin	Arbusto
Meliaceae	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl ssp. <i>spicaeflora</i> (A.Jussieu) T.D.Pennington	Arbol
Meliaceae	<i>Trichilia elegans</i> A.Jussieu	Arbol
Moraceae	<i>Ficus luschnathiana</i> (Miqel) Miqel	Arbol
Myrsinaceae	<i>Myrsine coriacea</i> (Swartz) R.Brown ex Roemer & Schultes	Arbol
Myrsinaceae	<i>Myrsine laetevirens</i> (Mez) Arechavaleta	Arbol
Myrsinaceae	<i>Myrsine parvifolia</i> De Candolle	Arbol
Myrsinaceae	<i>Myrsine parvula</i> (Mez) Otegui	Arbol
Myrsinaceae	<i>Myrsine umbellata</i> Martius	Arbol
Myrsinaceae	<i>Myrsine venosa</i> De Candolle	Arbol
Myrtaceae	<i>Acca sellowiana</i> (Berg) Burret	Arbusto
Myrtaceae	<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Humboldt, Bonpland & Kunth) O.Berg	Arbol
Myrtaceae	<i>Calyptranthes concinna</i> De Candolle	Arbusto
Myrtaceae	<i>Campomanesia aurea</i> O.Berg	Arbusto

Tabla N° 7 cont.

<b>FAMILIA</b>	<b>ESPECIE</b>	<b>Hábito</b>
Myrtaceae	Campomanesia aurea var. hatschbachii (Mattos) D.Legrand	Arbusto
Myrtaceae	Campomanesia xanthocarpa O.Berg	Arbol
Myrtaceae	Eugenia involucrata De Candolle	Arbol
Myrtaceae	Eugenia repanda O.Berg	Arbol
Myrtaceae	Eugenia speciosa Cambess	Arbol
Myrtaceae	Eugenia uniflora Linnaeus	Arbol
Myrtaceae	Eugenia uruguayensis Cambessèdes	Arbol
Myrtaceae	Gomidesia palustris (De Candolle) D.Legrand	Arbol
Myrtaceae	Hexachlamys edulis (Berg) D.Legrand & Kausel	Arbol
Myrtaceae	Hexachlamys humilis Berg	Arbusto
Myrtaceae	Myrceugenia euosma (Berg) D.Legrand	Arbusto
Myrtaceae	Myrceugenia glaucescens (Cambessèdes) D. Legrand & Kausel	Arbusto
Myrtaceae	Myrceugenia myrtoides O.Berg	Arbusto
Myrtaceae	Myrcia selloi (Sprengel) N.Silveira	Arbol
Myrtaceae	Myrcia verticillaris O.Berg	Arbusto
Myrtaceae	Myrcianthes cisplatensis (Cambessèdes.) O.Berg	Arbol
Myrtaceae	Myrcianthes gigantea (D.Legrand) D.Legrand	Arbol
Myrtaceae	Myrcianthes pungens (Berg) D.Legrand	Arbol
Myrtaceae	Myrciaria delicatula (De Candolle) O.Berg	Arbusto
Myrtaceae	Myrciaria tenella (De Candolle) O.Berg	Arbusto
Myrtaceae	Myrrhinium atropurpureum var. octandrum Bentham	Arbol
Myrtaceae	Plinia rivularis (Cambessèdes) Rotman	Arbol
Myrtaceae	Psidium cattleianum Sabine	Arbusto
Phytolaccaceae	Phytolacca americana Linnaeus	Arbusto
Phytolaccaceae	Phytolacca dioica Linnaeus	Arbol
Polygonaceae	Coccoloba argentinensis Spegazzini	Arbol
Polygonaceae	Ruprechtia laxiflora Meisner	Arbol
Polygonaceae	Ruprechtia salicifolia (Chamisso & Schlechtendal) C.A.Meyer	Arbol
Rhamnaceae	Colletia paradoxa (Sprengel) Escalante	Arbusto
Rhamnaceae	Colletia spinosissima Gmelin	Arbusto
Rhamnaceae	Condalia buxifolia Reissek	Arbol
Rhamnaceae	Discaria americana Gillies ex Hooker & Arnott	Arbusto
Rhamnaceae	Scutia buxifolia Reissek	Arbol
Rosaceae	Prunus subcoriacea (Chodat & Hassler) Koehne	Arbol
Rosaceae	Quillaja brasiliensis (A. Saint-Hilaire & Tulasne) Martius	Arbol
Rubiaceae	Cephalanthus glabratus (Sprengel) K.Schuman	Arbusto
Rubiaceae	Chiococca alba (Linnaeus) Hitchcock	Arbusto
Rubiaceae	Guettarda uruguayensis Chamisso & Schlechtendal	Arbusto
Rubiaceae	Psychotria carthagenensis Jacquin	Arbusto
Rubiaceae	Randia armata De Candolle	Arbol
Rutaceae	Zanthoxylum hyemale A.Saint-Hilaire	Arbol
Rutaceae	Zanthoxylum rhoifolium Lamarck	Arbol
Rutaceae	Zanthoxylum sp.	Arbol
Salicaceae	Salix humboldtiana Willdenow	Arbol
Santalaceae	Acanthosyris spinescens (Martius & Eichler) Grisebach	Arbol
Santalaceae	Iodina rhombifolia (Hooker & Arnott) Reissek	Arbol
Sapindaceae	Allophylus edulis (A.Saint-Hilaire; Cambessèdes; A. Jussieu) Radlkofer	Arbol
Sapindaceae	Allophylus guaraniticus (A.Saint-Hilaire) Radlkofer	Arbusto
Sapindaceae	Cupania vernalis Cambessèdes	Arbol
Sapindaceae	Dodonaea viscosa (Linnaeus) Jacquin	Arbusto
Sapindaceae	Matayba eleagnoides Radlkofer	Arbol
Sapotaceae	Chrysophyllum gonocarpum (Martius & Eichler) Engler	Arbol
Sapotaceae	Chrysophyllum marginatum (Hooker & Arnott) Radlkofer	Arbol
Sapotaceae	Pouteria gardneriana (A.De Candolle) Radlkofer	Arbol
Sapotaceae	Pouteria salicifolia (Sprengel) Radlkofer	Arbol

Tabla N° 7 cont.

<b>FAMILIA</b>	<b>ESPECIE</b>	<b>Hábito</b>
Sapotaceae	Sideroxylon obtusifolium (Roemer & Schultes) T.D.Pennington	Arbol
Saxifragaceae	Escallonia bifida Link & Otto	Arbol
Saxifragaceae	Escallonia megapotamica Sprengel var. spiraeifolia (Chamisso & Schlechtendal) Sleumer	Arbusto
Simaroubaceae	Castela tweediei Planchon	Arbusto
Solanaceae	Cestrum euanthes Schlechtendal	Arbusto
Solanaceae	Cestrum parquii L'Heritier	Arbusto
Solanaceae	Grabowskia duplicata Arnott	Arbusto
Solanaceae	Lycium ciliatum Schlechtendal	Arbusto
Solanaceae	Lycium vimineum Miers	Arbusto
Solanaceae	Solanum granuloso-leprosum Dunal	Arbusto
Solanaceae	Solanum mauritianum Scopoli	Arbusto
Solanaceae	Solanum sanctae-catharinae Dunal	Arbol
Styracaceae	Styrax leprosus Hooker & Arnott	Arbol
Symplocaceae	Symplocos uniflora (Pohl) Benthham	Arbol
Thymelaceae	Daphnopsis racemosa Grisebach	Arbusto
Tiliaceae	Luehea divaricata Martius	Arbol
Ulmaceae	Celtis iguanaea (Jacquin) Sargent	Arbusto
Ulmaceae	Celtis pallida Torrey ssp. pallida	Arbusto
Ulmaceae	Celtis pubescens Sprengel	Arbusto
Ulmaceae	Celtis tala Gilli Planchon	Arbol
Verbenaceae	Aegiphila hassleri Briquet	Arbol
Verbenaceae	Aloysia chamaedryfolia Chamisso	Arbusto
Verbenaceae	Aloysia gratissima (Gillies & Hooker) Troncoso	Arbusto
Verbenaceae	Citharexylum montevidense (Sprengel) Moldenke	Arbol
Verbenaceae	Vitex megapotamica (Sprengel) Moldenke	Arbol

Tabla 8. Otras especies mencionadas en el cuerpo del texto

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>
Araucariaceae	<i>Araucaria angustifolia</i> (Bertoloni) Kuntze
Anacardiaceae	<i>Astronium urundeuva</i> Engler
Rubiaceae	<i>Calycophyllum multiflorum</i> Grisebach
Ulmaceae	<i>Phyllostylon rhamnoides</i> (J.Poisson) Taubert
Fabaceae	<i>Amburana cearensis</i> (Allemão) A.C.Smith
Fabaceae	<i>Pterogyne nitens</i> Tulasne
Fabaceae	<i>Anadenanthera colubrina</i> (Velloso) Brenan
Fabaceae	<i>Anadenanthera colubrina</i> var. <i>cebil</i> (Grisebach) Altschul
Anacardiaceae	<i>Schinopsis brasiliensis</i> Engler
Bignoniaceae	<i>Tabebuia caraiba</i> (Martius) Bureau
Apocynaceae	<i>Aspidosperma triternatum</i> Rojas Acosta
Fabaceae	<i>Prosopis kuntzei</i> Harms
Fabaceae	<i>Prosopis fiebrigii</i> Harms
Fabaceae	<i>Prosopis vinalillo</i> Stuckert
Fabaceae	<i>Prosopis ruscifolia</i> Grisebach
Anacardiaceae	<i>Schinopsis cornuta</i> Loesener
Anacardiaceae	<i>Schinopsis quebracho-colorado</i> (Schlechtendal.) F.A.Barkley & T.Meyer
Rhamnaceae	<i>Ziziphus mistol</i> Grisebach
Fabaceae	<i>Prosopis alba</i> Grisebach
Arecaceae	<i>Trithrinax campestris</i> (Burmeister) Drude & Grisebach
Fabaceae	<i>Caesalpinia paraguariensis</i> (D.Parodi) Burkart
Podocarpaceae	<i>Podocarpus lambertii</i> Endlicher
Winteraceae	<i>Drymis brasiliensis</i> Miers
Dicksoniaceae	<i>Dicksonia sellowiana</i> Hook
Gesneriaceae	<i>Sinningia macrostachya</i> (Lindley) Chautems
Araceae	<i>Mangonia uruguayana</i> (Hicken) Bogner
Cactaceae	<i>Gymnocalycium denudatum</i> (Link & Otto) Mittler
Orchidaceae	<i>Acianthera sonderiana</i> (Reichenbach f.) Pridgeon & M.W.Chase
Orchidaceae	<i>Campylocentrum hasslerianum</i> Hoene
Orchidaceae	<i>Oncidium barbatum</i> Lindley
Pittosporaceae	<i>Pittosporum tobira</i> Aiton
Polypodiaceae	<i>Niphidium crassifolium</i> (Linnaeus) Lellinger

Tabla 9. Matriz especies x sitios para la realización del PAE con la cuadrícula rediseñada (Mapa N° 6)

<b>Especie/Cuadrícula</b>	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
Acacia praecox	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
Acca sellowiana	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Aegiphila hassleri	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Agarista chlorantha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Agarista eucalyptoides	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Albizia inundata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
Allophylus guaraniticus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Aloysia chamaedryfolia	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Aspidosperma quebracho-blanco	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1
Azara uruguayensis	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Banara tomentosa	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Banara umbraticola	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
Berberis ruscifolia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1
Butia paraguayensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Caesalpinia epunctata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Calliandra parvifolia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1
Calliandra tweediei	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
Calyptanthus concinna	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Campomanesia aurea	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Campomanesia aurea var. hatschbachii	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Campomanesia xanthocarpa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Carica quercifolia	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Casearia decandra	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Casearia sylvestris	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Castela tweediei	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0
Celtis pallida ssp. pallida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0
Chiococca alba	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chrysophyllum gonocarpum	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Chrysophyllum marginatum	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
Cinnamomum amoenum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Citronella gongonha	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Citronella paniculata	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Coccoloba argentinensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0
Collaea stenophylla	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1
Colletia spinosissima	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1
Combretum fruticosum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0
Condalia buxifolia	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Croton urucurana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Cupania vernalis	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
Diospyros inconstans	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0
Enterolobium contortisiliquum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Ephedra tweediana	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Erythroxylum microphyllum	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Erythroxylum myrsinites	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Escallonia bifida	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Eugenia involucrata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
Eugenia repanda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Eugenia speciosa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Eugenia uniflora	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1

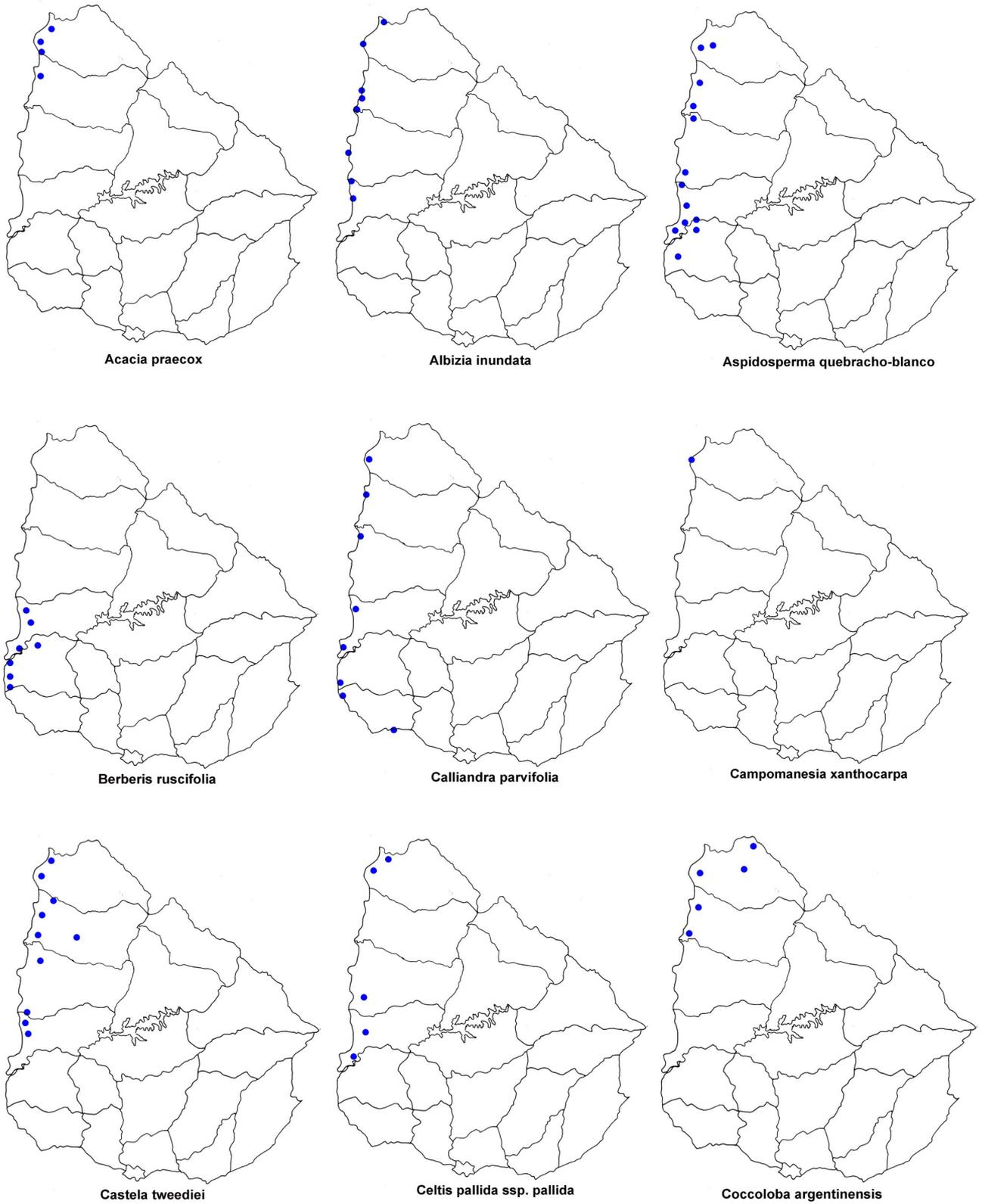
Tabla N° 9 cont.

<b>Especie/Cuadrícula</b>	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Fagara sp.	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ficus luschnathiana	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1
Geoffroea decorticans	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1
Gleditsia amorphoides	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0
Gochnatia polymorpha ssp. ceanothifolia	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0
Gomidesia palustris	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Grabowskia duplicata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
Guarea macrophylla ssp. spicaeflora	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Guettarda uruguensis	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1
Heterothalamus alienus	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Heterothalamus psiadioides	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hexachlamys edulis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0
Hexachlamys humilis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ilex dumosa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ilex paraguariensis	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Inga vera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1
Iodina rhombifolia	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
Lithraea brasiliensis	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lithraea molleoides	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0
Lonchocarpus nitidus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1
Luehea divaricata	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0
Lycium ciliatum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Lycium vimineum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Manihot grahamii	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Matayba eleagnoides	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Maytenus cassiniiformis	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Maytenus dasyclados	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Maytenus vitis-idaea	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Mimosa bimucronata	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Myrceugenia euosma	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Myrceugenia myrtoides	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Myrcia selloi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0
Myrcia verticillaris	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Myrcianthes gigantea	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Myrcianthes pungens	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0
Myrciaria delicatula	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Myrciaria tenella	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Myrsine coriacea	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
Myrsine parvifolia	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Myrsine parvula	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1
Myrsine umbellata	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Myrsine venosa	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0
Nectandra angustifolia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0
Nectandra megapotamica	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Ocotea puberula	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ocotea pulchella	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Parapiptadenia rigida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Patagonula americana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Peltophorum dubium	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Phytolacca americana	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Phytolacca dioica	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Plinia rivularis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0

Tabla N° 9 cont.

<b>Especie/Cuadrícula</b>	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Poecilanthe parviflora	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1
Pouteria gardneriana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Prosopis affinis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
Prosopis nigra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1
Prunus subcoriacea	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Psidium cattleianum	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Psychotria carthagenensis	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1
Quillaja brasiliensis	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rollinia emarginata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Rollinia maritima	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ruprechtia laxiflora	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0
Ruprechtia salicifolia	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1
Sapium glandulosum	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sapium haematospermum	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1
Schaefferia argentinensis	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0
Schinus fasciculatus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Schinus ferrox	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Schinus lentiscifolius	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Schinus molle	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0
Scutia buxifolia	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1
Sebastiania serrulata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sideroxylon obtusifolium	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Solanum sanctae-catharinae	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Styrax leprosus	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Symplocos uniflora	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tabebuia heptaphylla	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Tabernaemontana australis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Terminalia australis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1
Trichilia elegans	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Trixis praestans	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1
Vitex megapotamica	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Xylosma pseudosalzmannii	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Xylosma schroederi	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Figura 14: Mapas de distribución de las especies arbóreas y arbustivas de la Flora Occidental.





***Colletia spinosissima***



***Combretum fruticosum***



***Croton urucurana***



***Dalbergia frutescens***



***Diospyros inconstans***



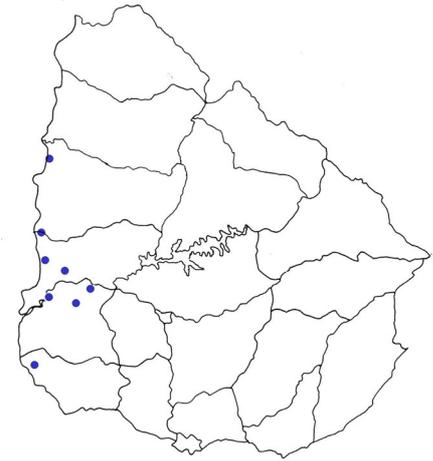
***Eugenia involucrata***



***Eugenia repanda***



***Eugenia speciosa***



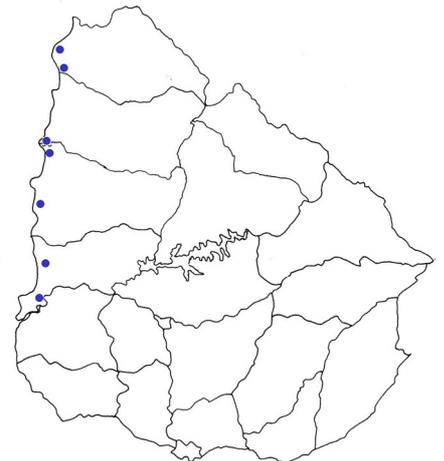
***Geoffroea decorticans***



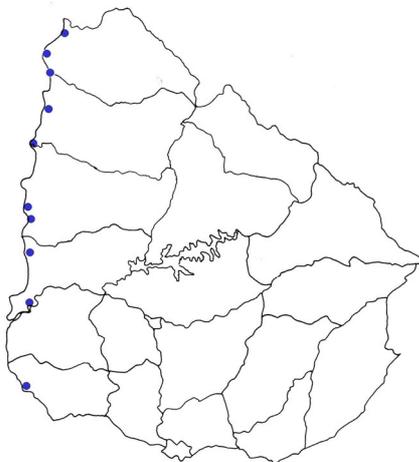
**Grabowskia duplicata**



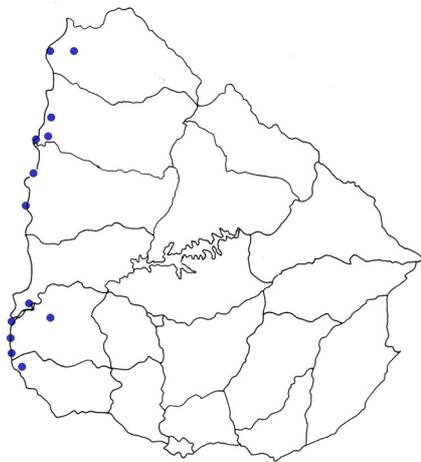
**Guarea macrophylla ssp. spicaeflora**



**Hexachlamys edulis**



**Inga vera ssp. affinis**



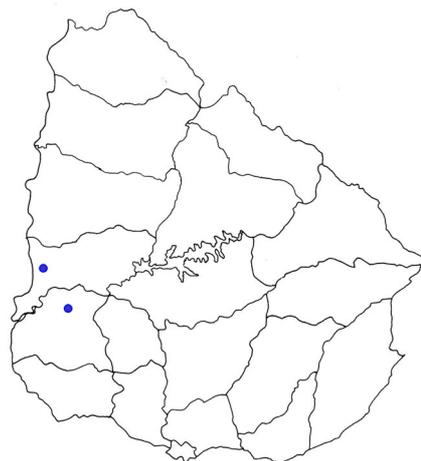
**Lonchocarpus nitidus**



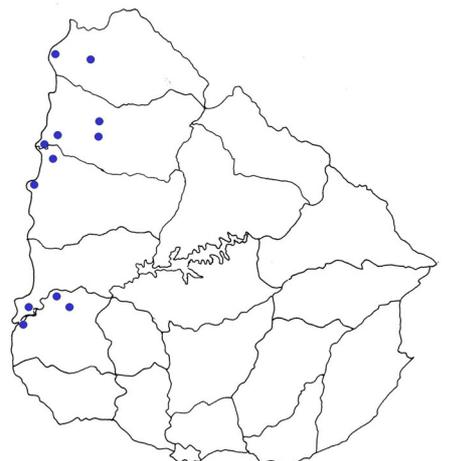
**Lycium ciliatum**



**Lycium vimineum**



**Maytenus vitis-idaea**



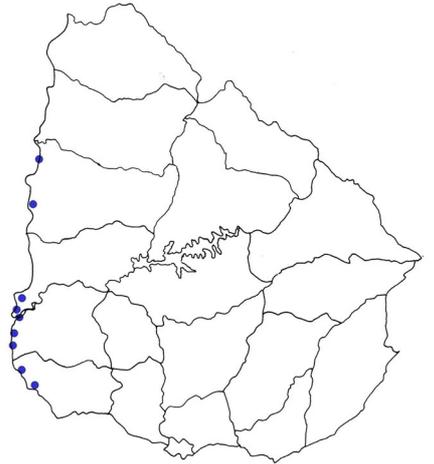
**Nectandra angustifolia**



**Peltophorum dubium**



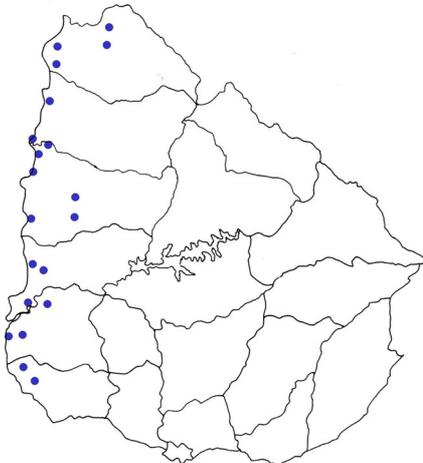
**Plinia rivularis**



**Poecilanthe parviflora**



**Pouteria gardneriana**



**Prosopis affinis**



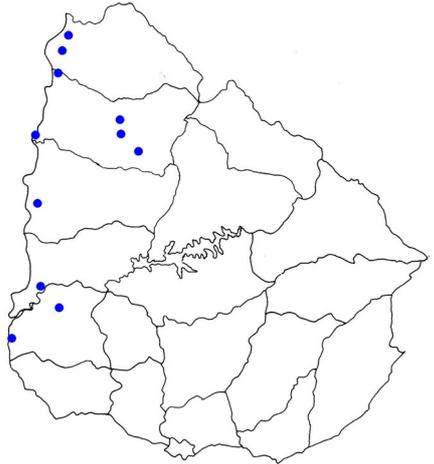
**Prosopis nigra**



**Randia armata**



**Rollinia emarginata**



**Ruprechtia salicifolia**



**Schinus fasciculatus**



**Tabebuia heptaphylla**

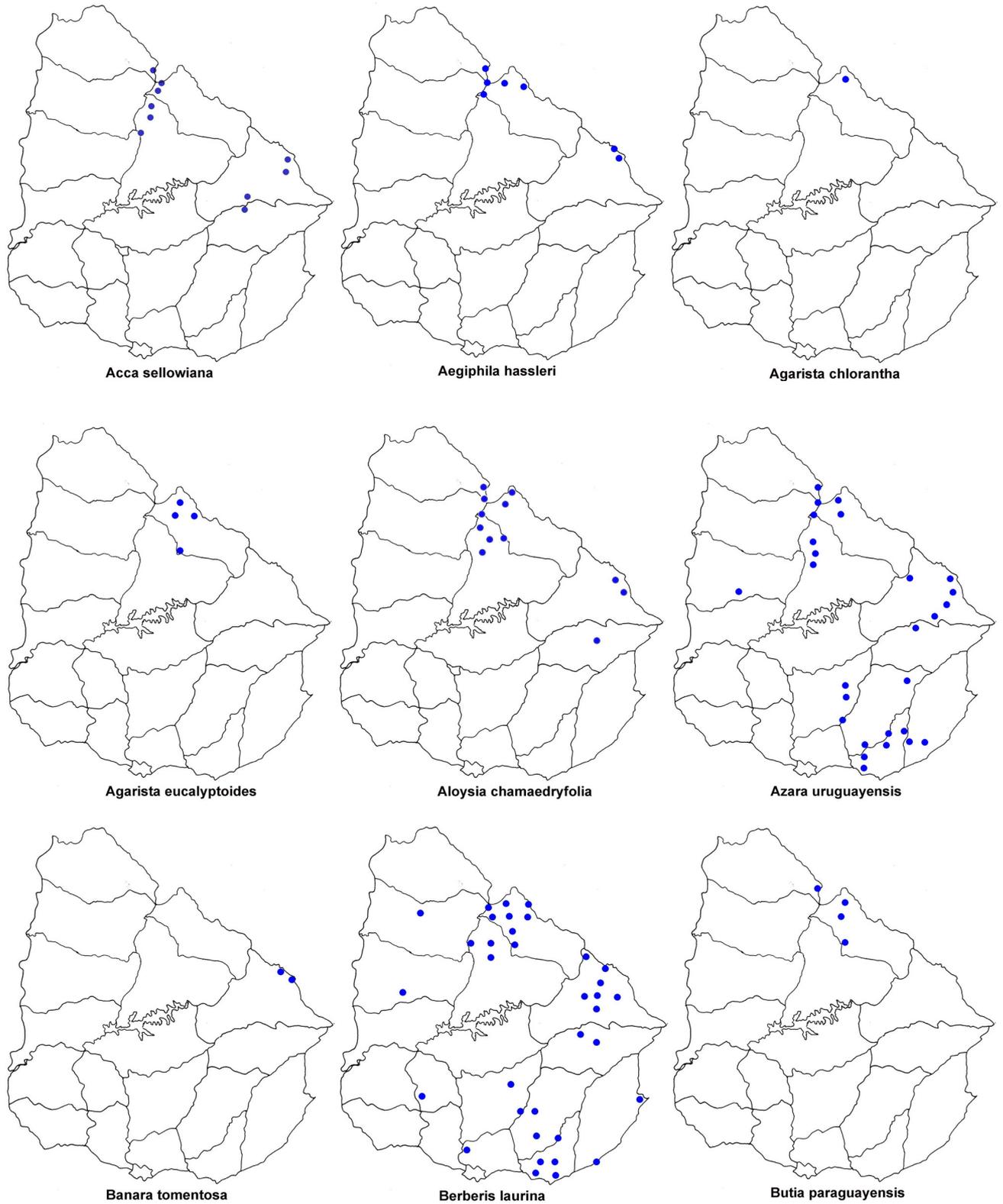


**Tabernaemontana catharinensis**



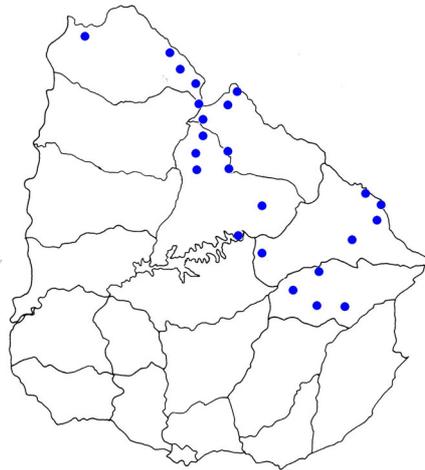
**Terminalia australis**

Figura 15: distribución geográfica de las especies arbóreas y arbustivas de la Flora Oriental

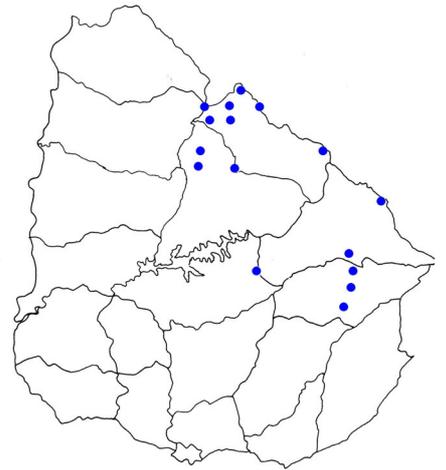




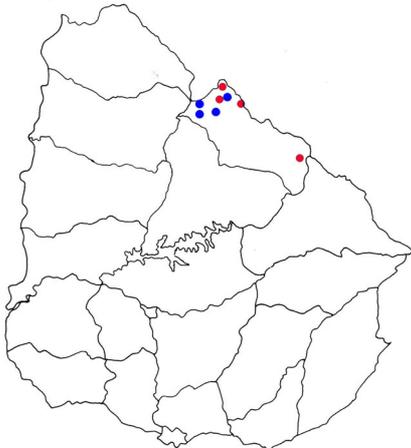
**Caesalpinia epunctata**



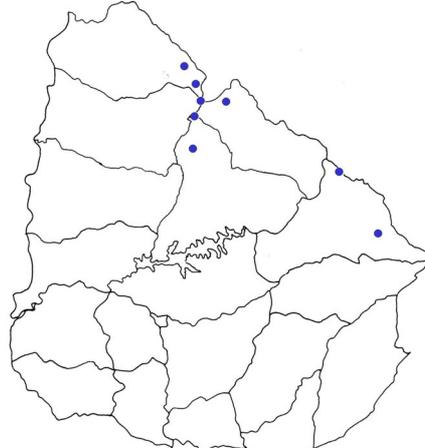
**Calliandra tweediei**



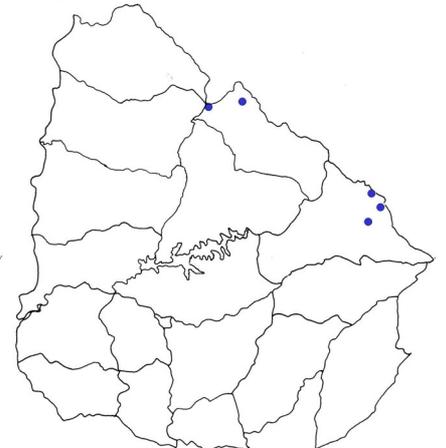
**Calyptanthus concinna**



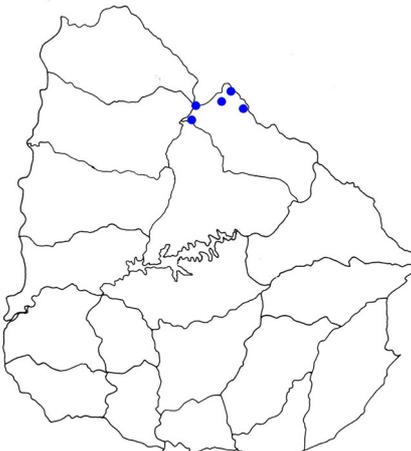
● Campomanesia aurea var. aurea  
● Campomanesia aurea var. hatschbachii



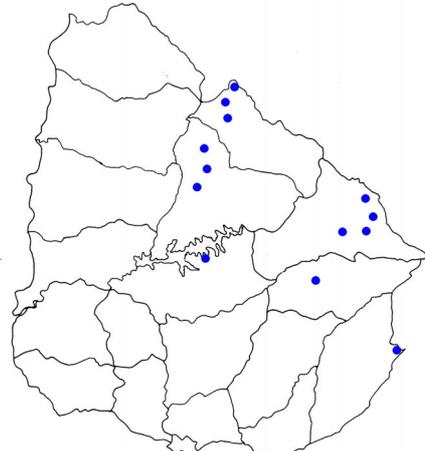
**Carica quercifolia**



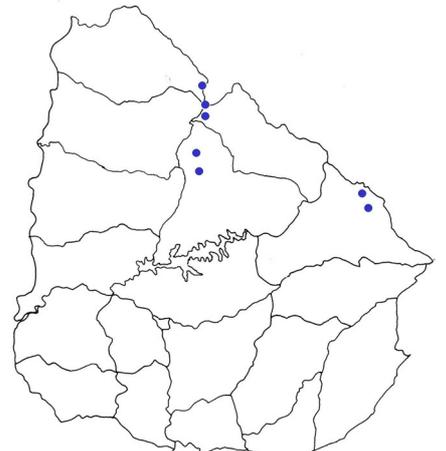
**Casearia decandra**



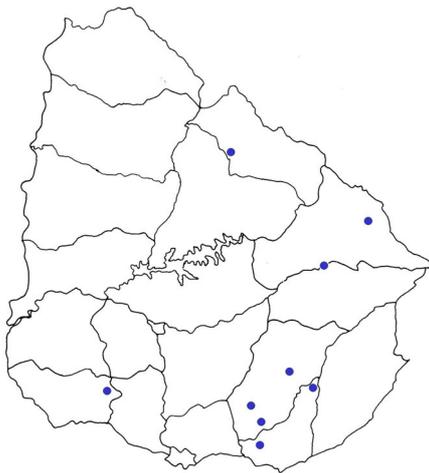
**Cinnamomum amoenum**



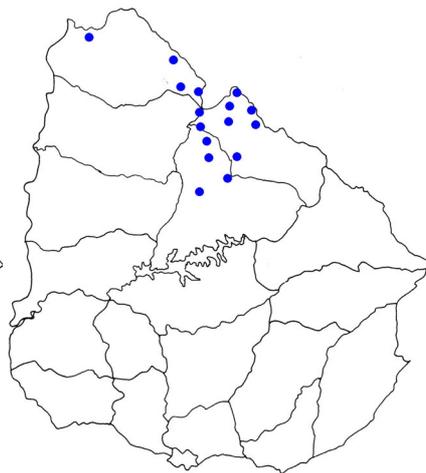
**Citronella gongonha**



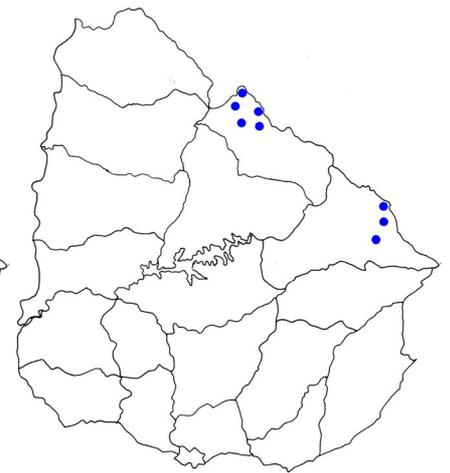
**Citronella paniculata**



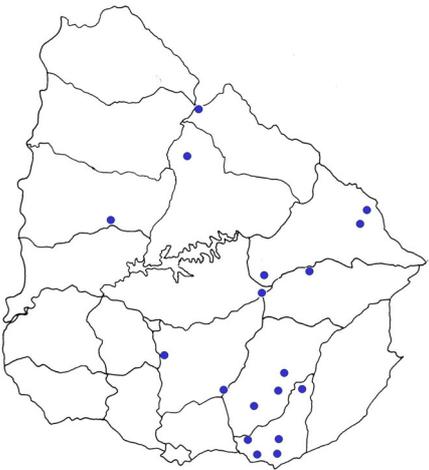
**Condalia buxifolia**



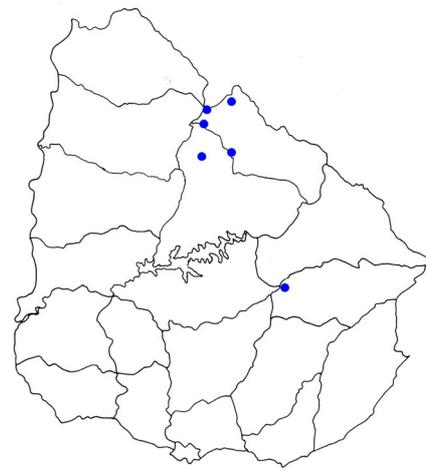
**Erythroxylum myrsinites**



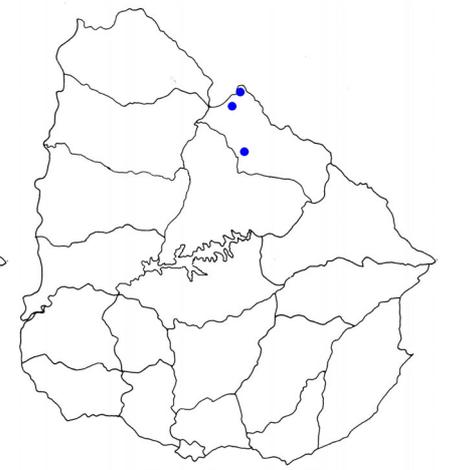
**Gomidesia palustris**



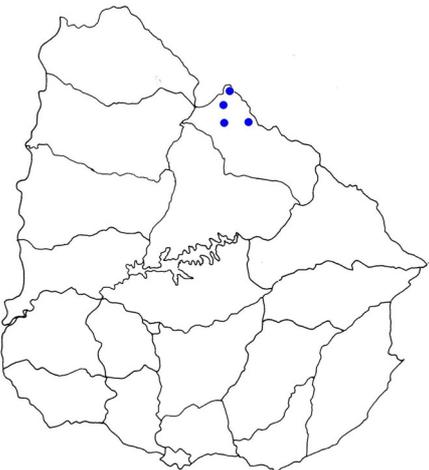
**Heterothalamus alienus**



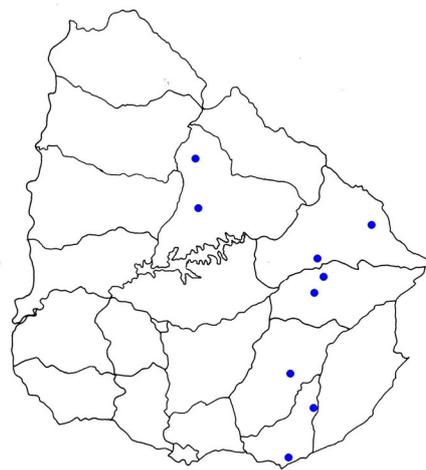
**Heterothalamus psiadioides**



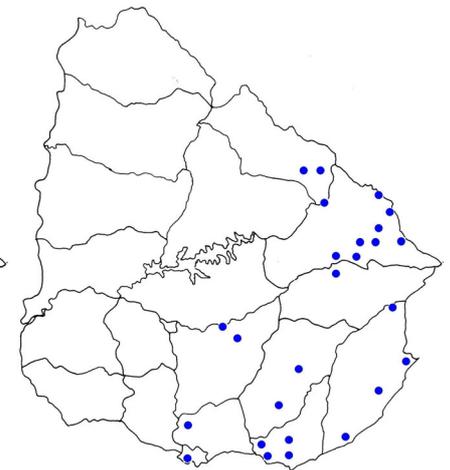
**Hexachlamys humilis**



**Illex dumosa**



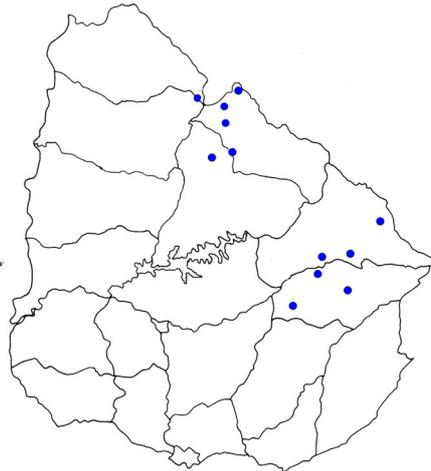
**Illex paraguariensis**



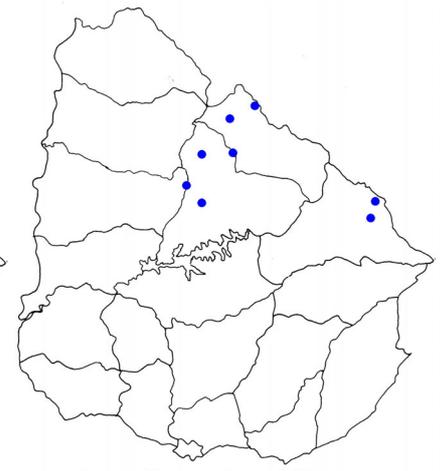
**Lithraea brasiliensis**



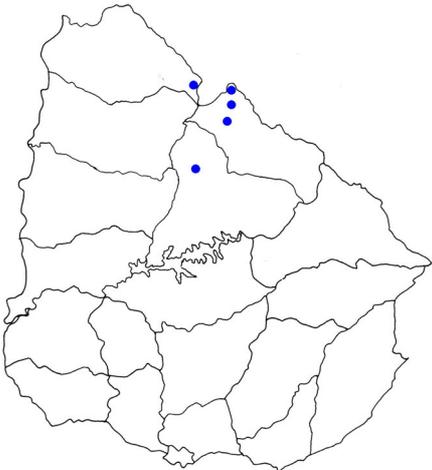
***Miconia hyemalis***



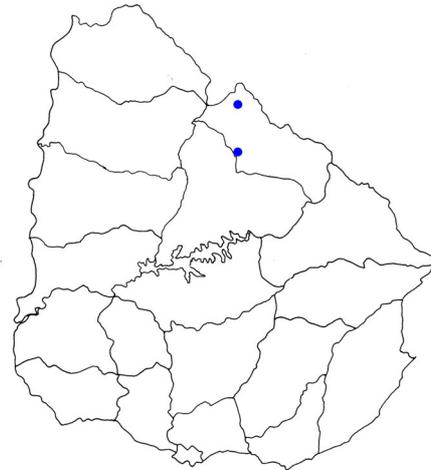
***Myrceugenia euosma***



***Myrceugenia myrtoides***



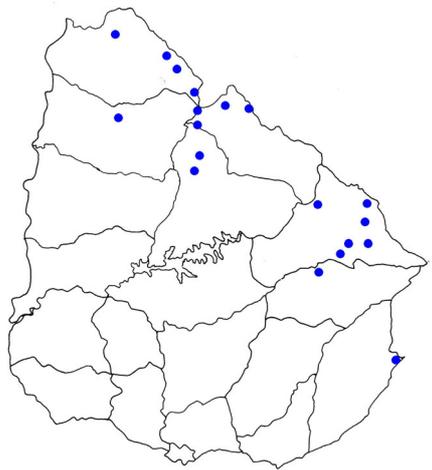
***Myrcia verticillaris***



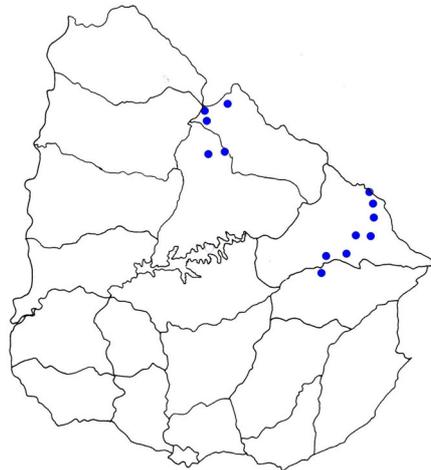
***Myrciaria* sp.**



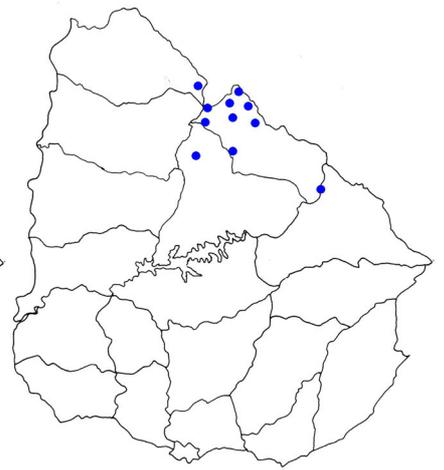
***Myrciaria tenella***



***Nectandra megapotamica***



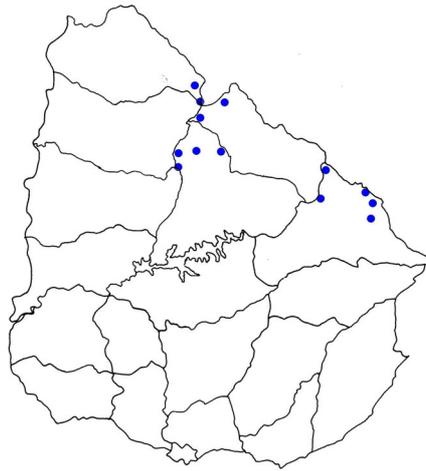
***Ocotea puberula***



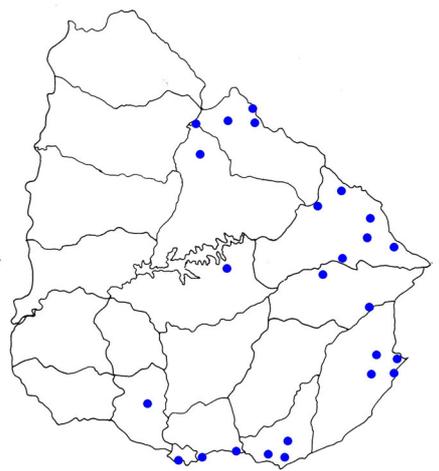
***Ocotea pulchella***



***Parapiptadenia rigida***



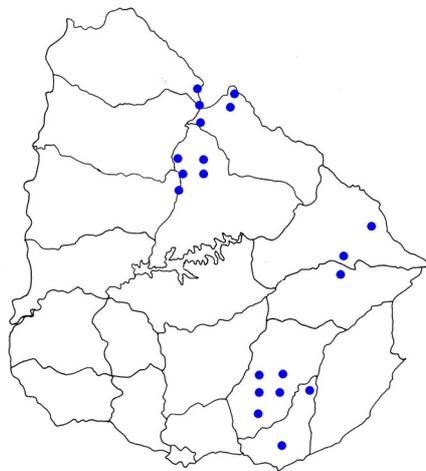
***Quillaja brasiliensis***



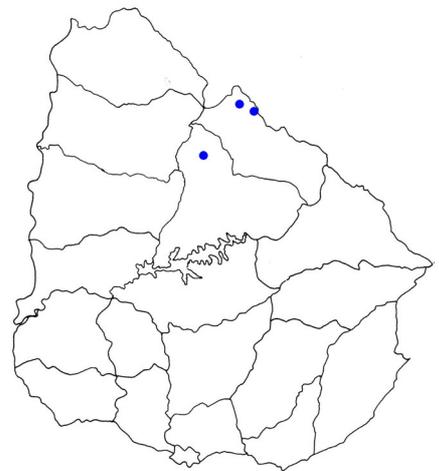
***Sapium glandulosum***



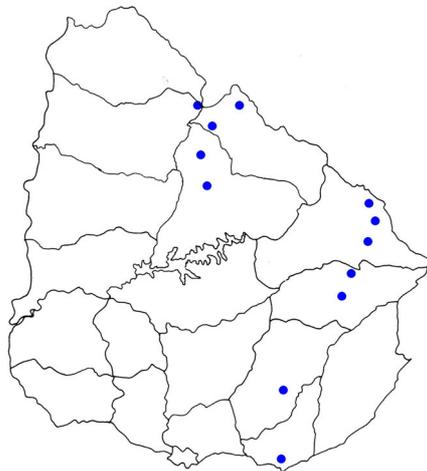
***Schinus ferox***



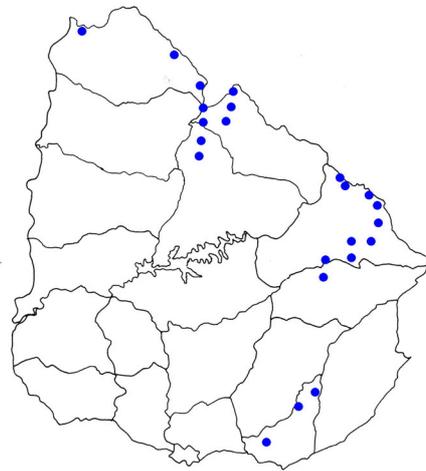
***Schinus lentiscifolius***



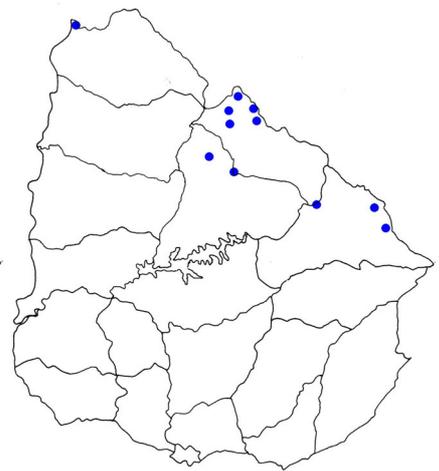
***Sebastiania serrulata***



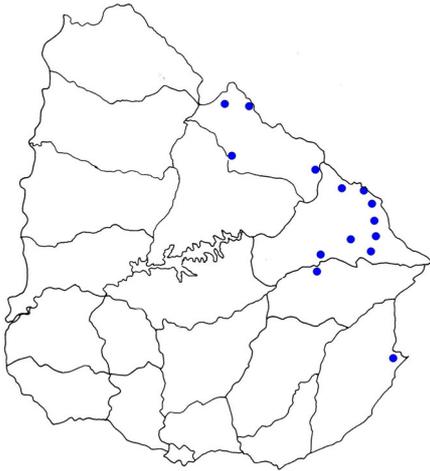
***Solanum sanctae-catharinae***



***Styrax leprosus***



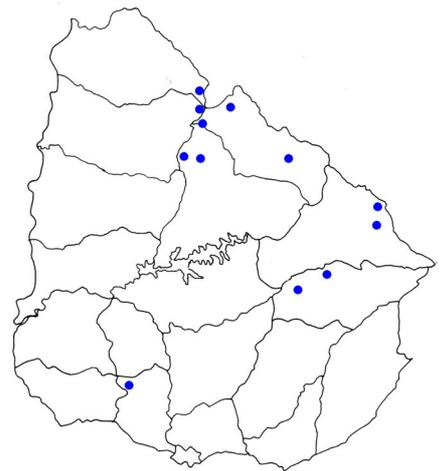
***Symplocos uniflora***



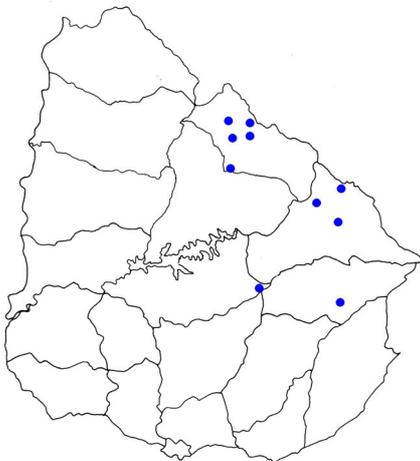
***Vitex megapotamica***



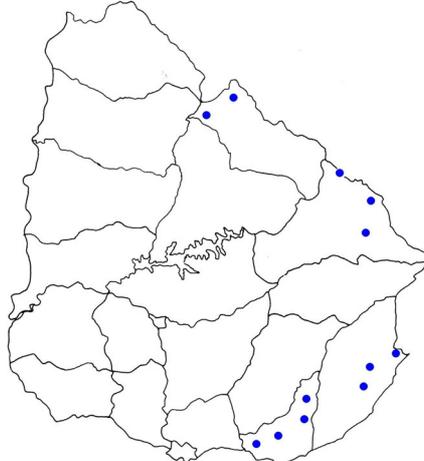
***Xylosma pseudosalzmannii***



***Xylosma schroederi***

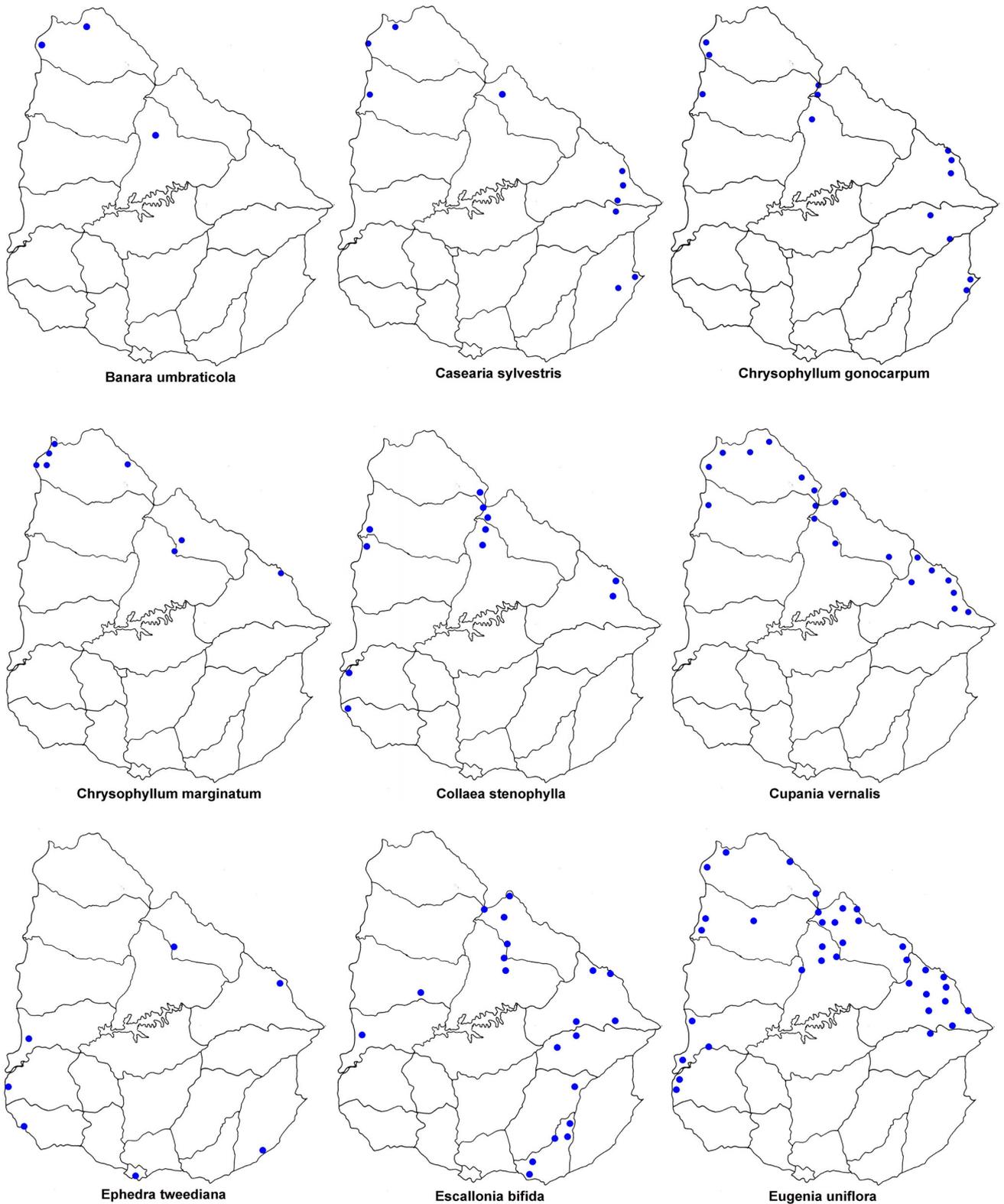


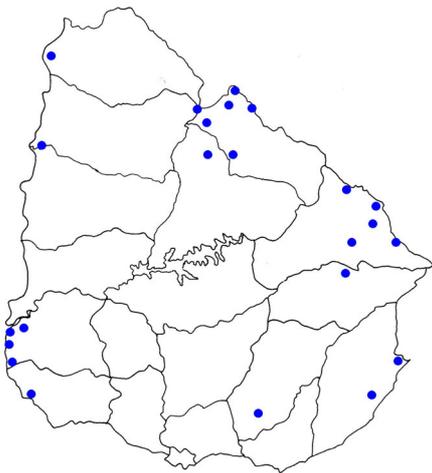
***Xylosma venosa***



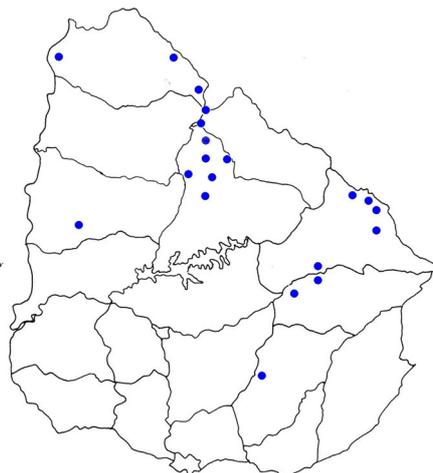
***Zanthoxylum* sp.**

Figura 16: distribución geográfica de las especies que forman el patrón solapado a las floras Oriental y Occidental

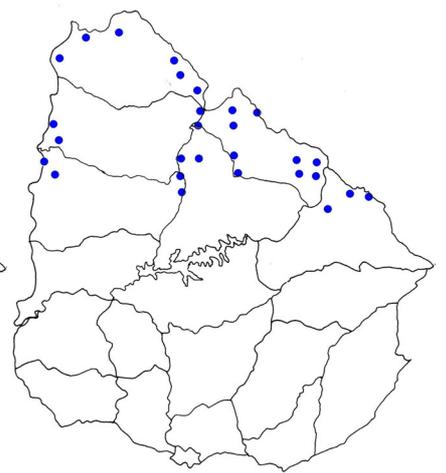




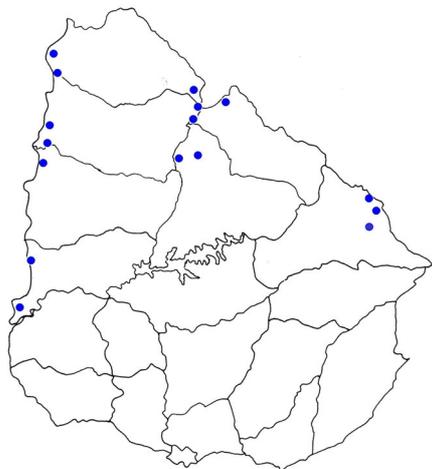
**Ficus luschnathiana**



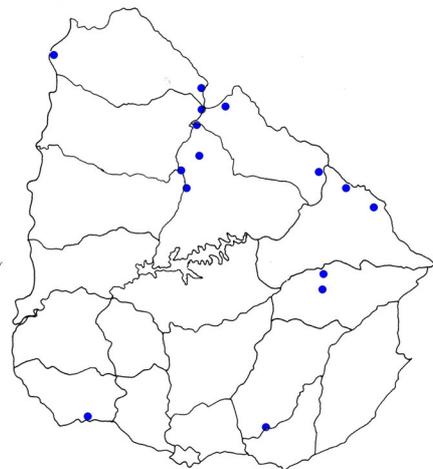
**Gochnatia polymorpha ssp. ceanothifolia**



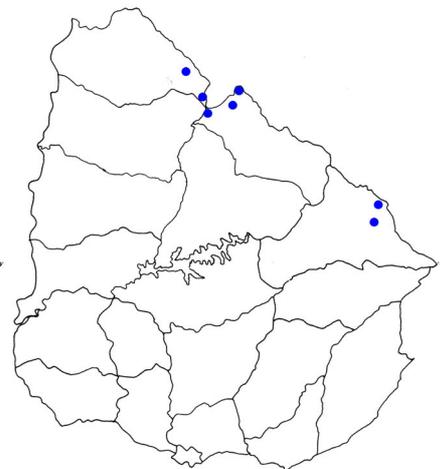
**Lithraea molleoides**



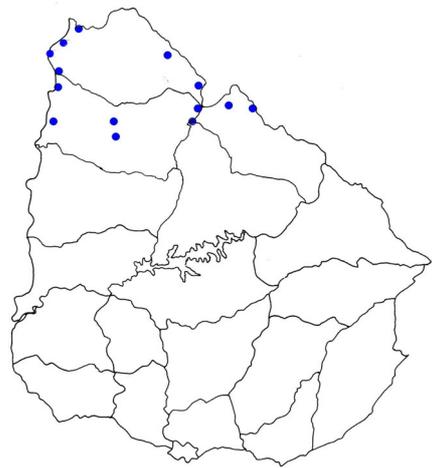
**Luehea divaricata**



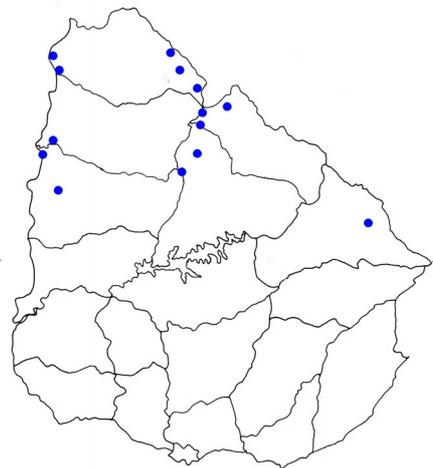
**Manihot grahamii**



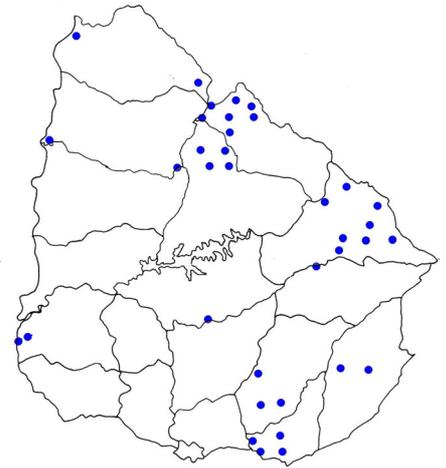
**Matayba elaeagnoides**



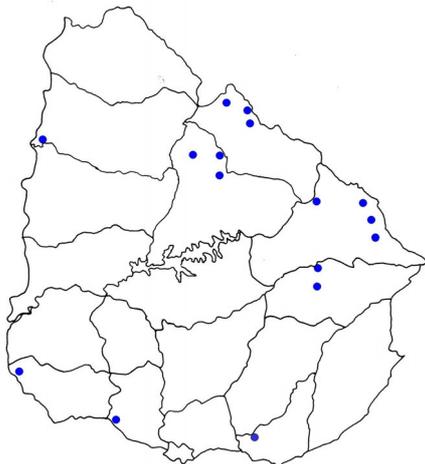
**Myrcia selloi**



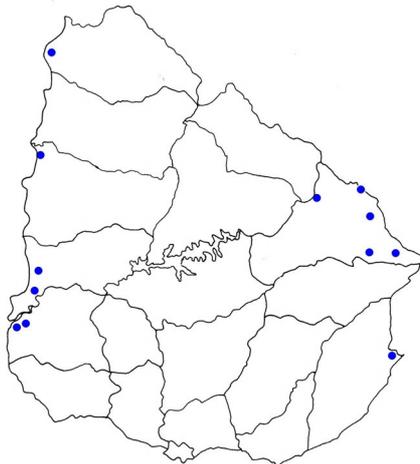
**Myrcianthes pungens**



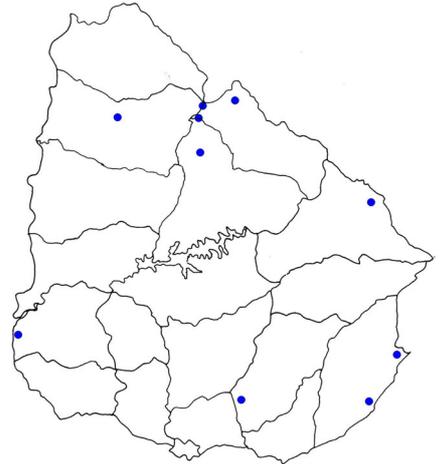
**Myrsine coriacea**



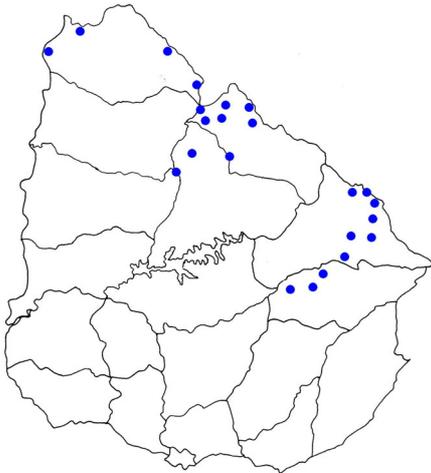
***Myrsine parvula***



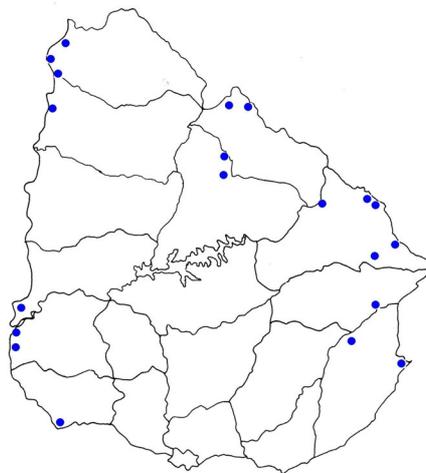
***Myrsine venosa***



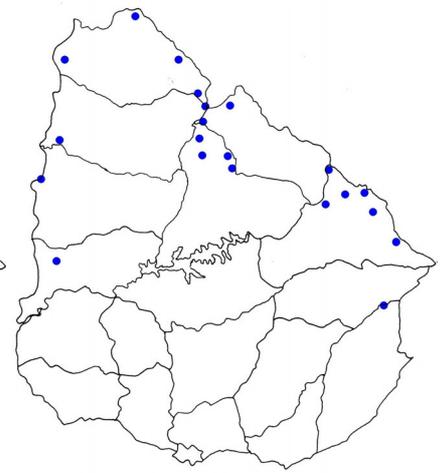
***Phytolacca dioica***



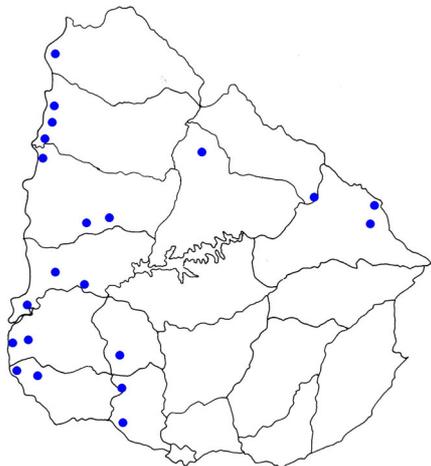
***Prunus subcoriacea***



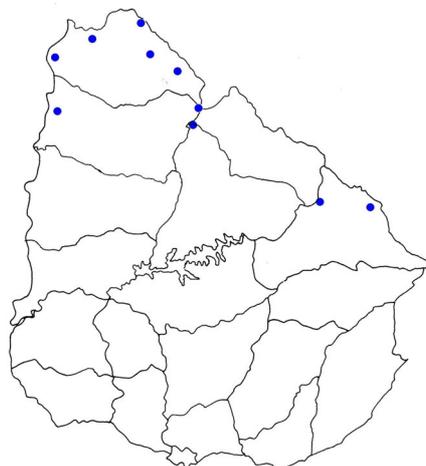
***Psychotria carthagenensis***



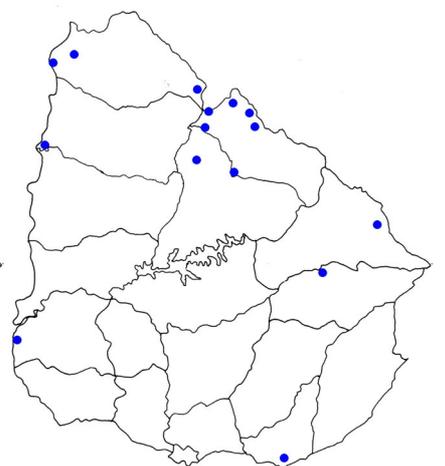
***Ruprechtia laxiflora***



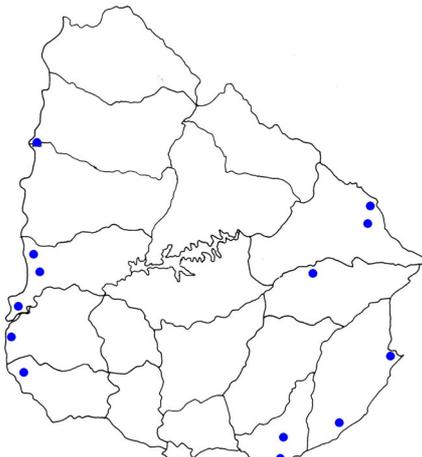
***Sapium haemospermum***



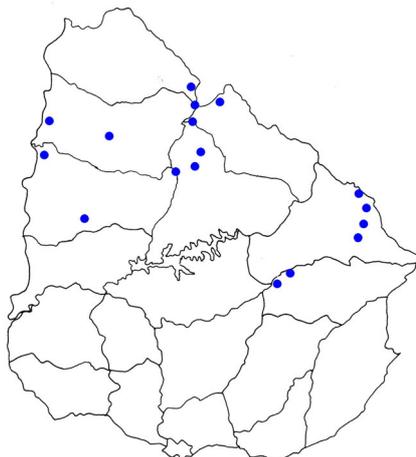
***Schaefferia argentinensis***



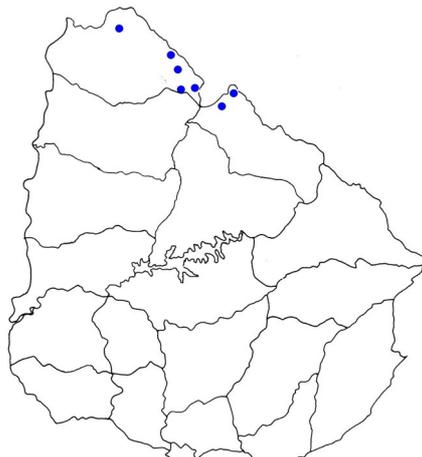
***Senna corymbosa***



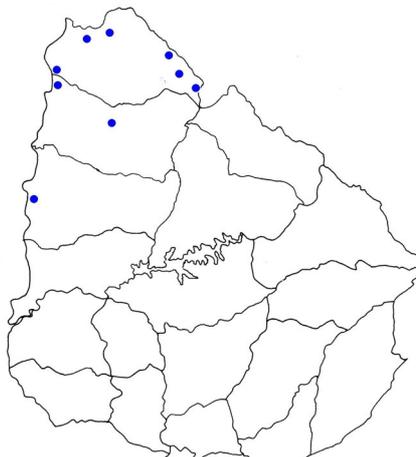
**Trixis praestans**



**Schinus molle**



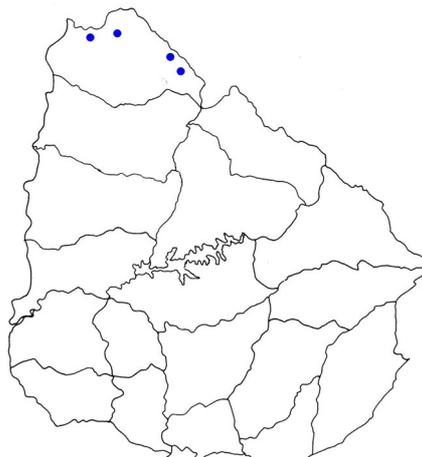
**Allophylus guaraniticus**



**Gleditsia amorphoides**

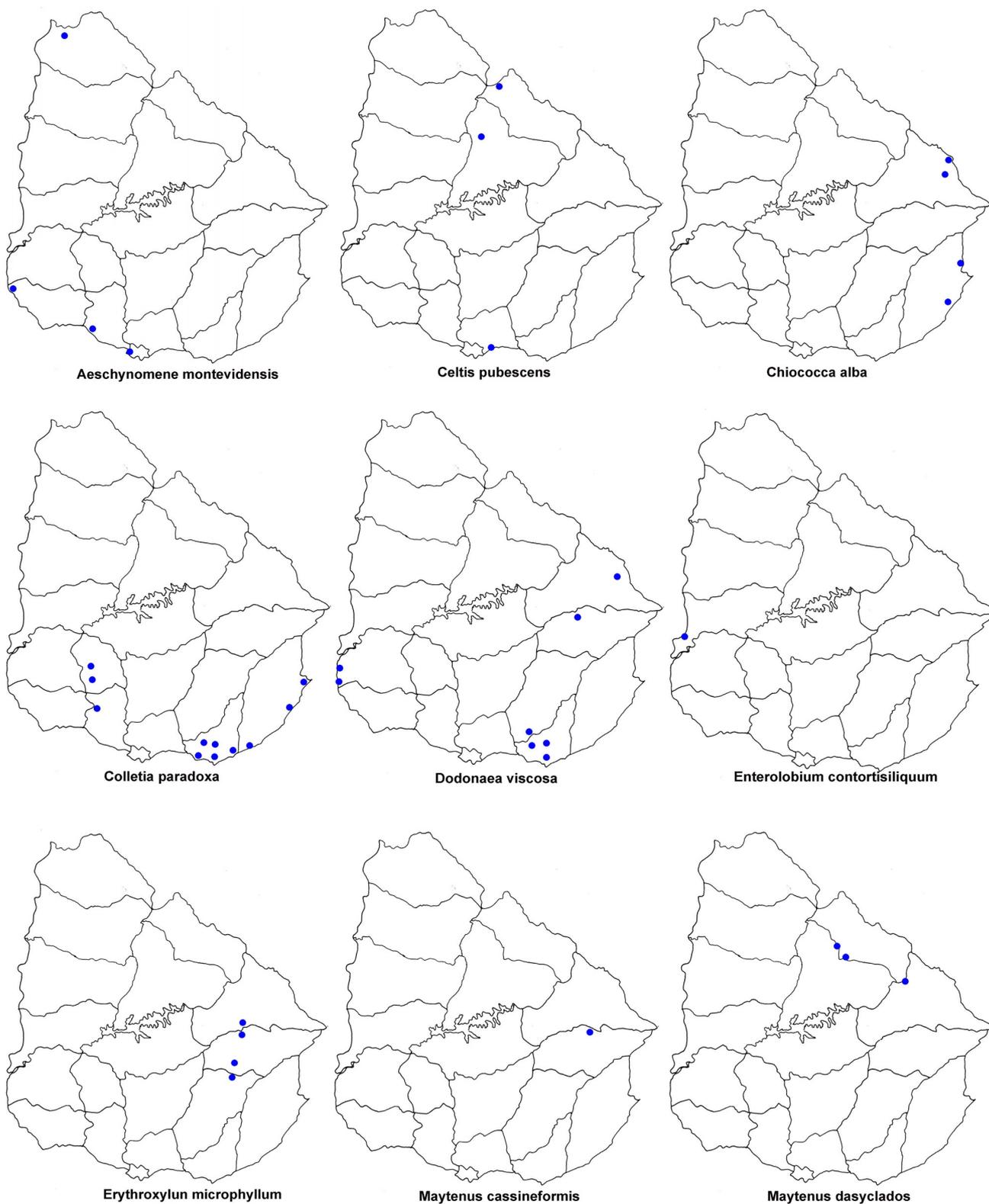


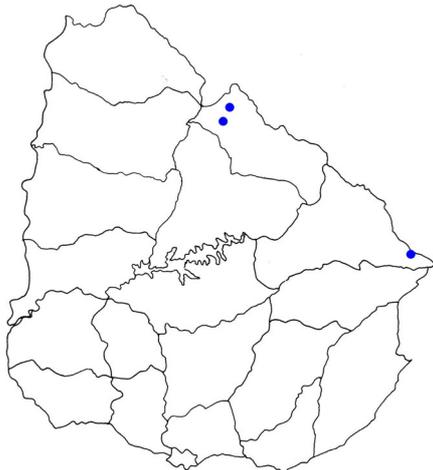
**Patagonula americana**



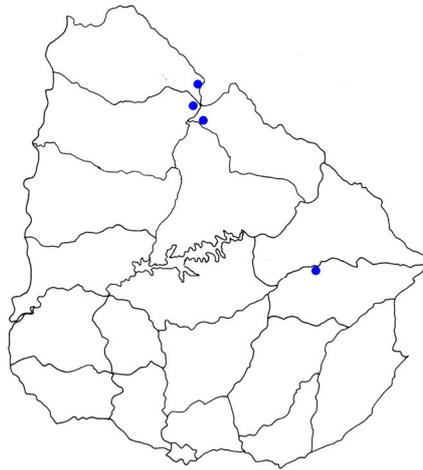
**Trichilia elegans**

Figura 17: distribución geográfica de especies arbustivas raras o poco representadas en las colecciones





***Mimosa bimucronata***



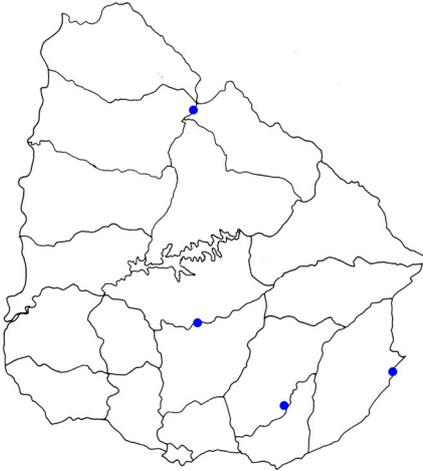
***Myrcianthes gigantea***



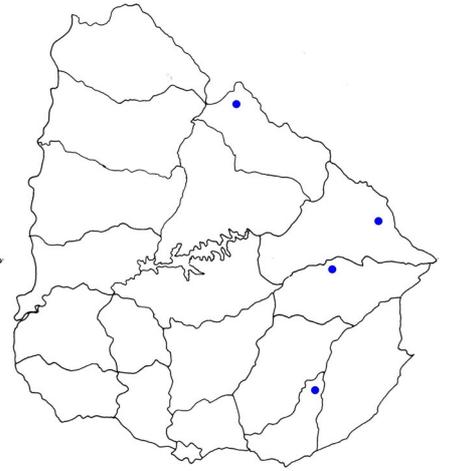
***Myrsine parvifolia***



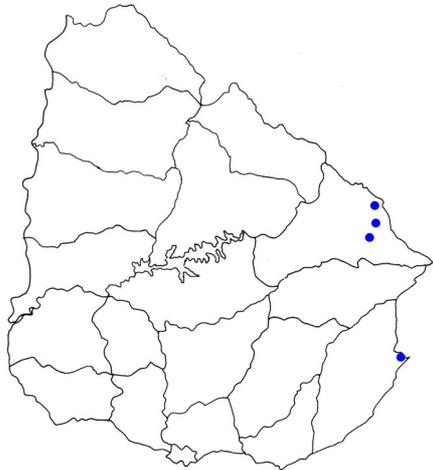
***Myrsine umbellata***



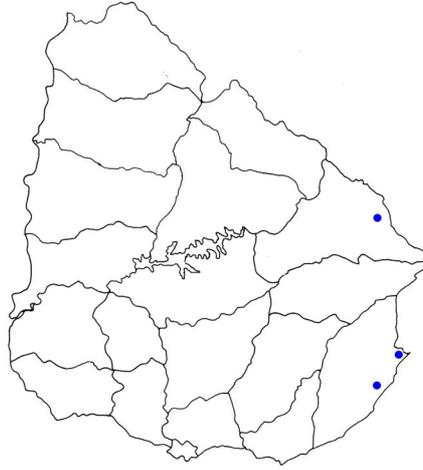
***Phyllanthus ramillosus***



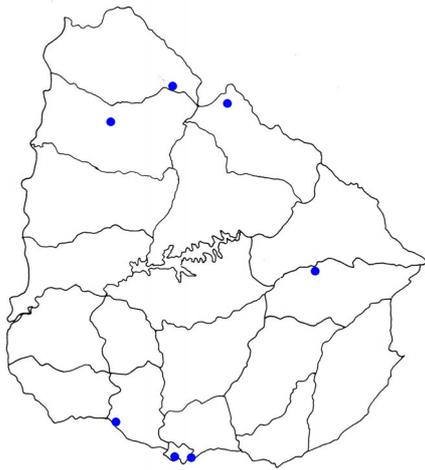
***Phytolacca* sp.**



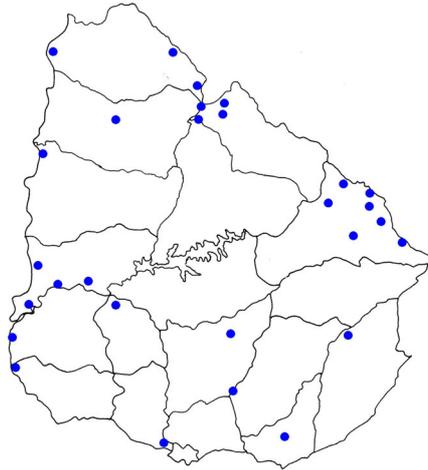
***Psidium cattleianum***



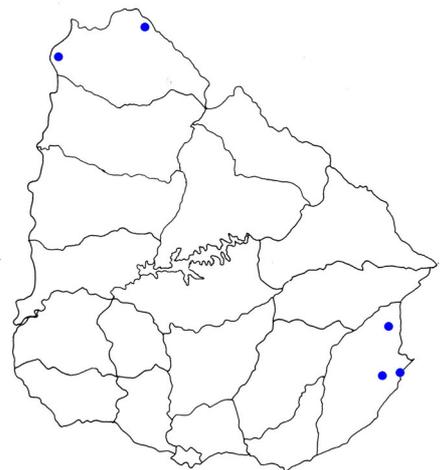
***Rollinia maritima***



***Sambucus australis***



***Sebastiana shottiana***



***Sideroxylon obtusifolium***