

T3097

✓

**UNIVERSIDAD DE LA REPUBLICA
FACULTAD DE AGRONOMIA**

**EFFECTOS DE LA SOMBRA SOBRE LA COMPOSICIÓN BOTÁNICA DE PASTURAS NATURALES
EN ARENISCAS DE TACUAREMBÓ.**

por

Rodrigo Tabaré ZARZA FUENTES

*TESIS presentada como uno de
los requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo
(Orientación Lechero-Agrícola)*

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2002**

Tesis aprobada por:

Director:

Ing. Agr. Juan Carlos Millot

Ing. Agr. María Bemhaja

Ing. Agr. Mónica Cadenazzi

Fecha:

Autor:

Rodrigo Zarza Fuentes

AGRADECIMIENTOS

En el transcurso de este trabajo he recibido la invalorable colaboración de amigos y compañeros a quienes quiero hacer llegar mis más sinceros agradecimientos ya que sin ellos hubiera sido imposible realizarlo.

En especial quiero mencionar a:

- ❖ *Mis padres, hermanos y a Daniela, que desde un principio me brindaron su apoyo.*
- ❖ *Al Ing. Agr. Juan Carlos Millot, director de este trabajo, por su invalorable aporte y su dedicación.*
- ❖ *Las Ing. Agr. María Bemahaja y Zohra Bnnadji, por el tiempo que dedicaron a mis consultas y las facilidades que me brindaron para poder realizar el trabajo de campo.*
- ❖ *Los Ingenieros de facultad Pablo Boggiano, Oscar Bentancour, Virginia Caravia, Elena de Bonis, Horacio Silva y Juana Villalba, por las horas y recursos que dispusieron para este trabajo.*
- ❖ *La Ing Agr. Mónica Cadennazzi, por el procesamiento y análisis de los datos.*
- ❖ *Mis amigos: Adriana, Luis, Renzo, Sebastián, Andrea y Edwin.*
- ❖ *Al personal de: "La Magnolia".
Biblioteca de la EEMAC.
Biblioteca INIA "La Estanzuela" e INIA "Tbó"*

TABLA DE CONTENIDO.

PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
FIGURAS Y GRÁFICOS.....	VIII
CUADROS Y TABLAS.....	IX
I. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
A. OBJETIVOS GENERALES Y ESPECÍFICOS.....	2
1. <u>Objetivo general</u>	2
2. <u>Objetivo específicos</u>	2
II. <u>REVISIÓN BIBLIOGRAFICA</u>	3
A. ECOLOGÍA DE LA FOTOSÍNTESIS AL SOL Y A LA SOMBRA.....	4
1. <u>Adaptación estructural de la composición y función a nivel celular de las plantas en niveles extremos de radiación</u>	5
a. Organización de las membranas tilacoidales.....	6
b. Composición de los pigmentos.....	6
c. Estiequiometría de los centros de reacción.....	7
d. Número y tamaño de las unidades fotosintéticas.....	8
e. Utilización de las reservas.....	8
2. <u>Características diferentes entre plantas aclimatadas a sol vs sombra en niveles extremos de radiación</u>	9
a. Contenido de nitrógeno en la hoja.....	10
b. Respuesta fotosintética a la luz.....	11
3. <u>Utilización de la luz que llega al estrato inferior de las plantas</u>	12

B. LA GEOMETRÍA ADAPTATIVA DE LOS ÁRBOLES.....	13
1. <u>Teorías estratégicas sobre la distribución de hojas</u>	14
C. SISTEMAS SILVOPASTORILES.....	15
1. <u>Interacción ecológica en los sistemas silvopastoriles</u>	16
2. <u>Componente pastoril</u>	17
a. Crecimiento.....	17
b. Rendimiento.....	20
c. Composición botánica.....	24
d. Calidad.....	25
e. Distribución.....	26
f. Malezas.....	27
3. <u>Componente forestal</u>	28
4. <u>Componente animal</u>	30
5. <u>Componente suelo</u>	32
6. <u>Uso del agua en sistemas silvopastoriles</u>	33
D. CALIDAD DE LUZ.....	34
1. <u>Radiación</u>	36
III. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	37
A. LOCALIZACIÓN Y SUELOS.....	37
1. <u>Descripción de la región</u>	37
2. <u>Descripción de los suelos</u>	37
3. <u>Descripción de la vegetación</u>	38
4. <u>Descripción y ubicación de los sitios</u>	39
a. Sitio uno.....	40
b. Sitio dos.....	41
c. Sitio tres.....	42
d. Sitio cuatro	43

B.	DISEÑO EXPERIMENTAL Y ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	44
1.	<u>Hipótesis de muestreo</u>	45
2.	<u>Definición de la unidad de muestreo</u>	45
3.	<u>Análisis estadístico</u>	46
C.	DETERMINACIONES EN LA PASTURA.....	47
1.	<u>Disponibilidad y altura del forraje</u>	47
2.	<u>Suelo descubierto</u>	49
3.	<u>Restos secos</u>	49
4.	<u>Composición botánica</u>	49
5.	<u>Estado fenológico</u>	49
6.	<u>Descripción de los montes</u>	50
IV.	RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	51
A	ANÁLISIS DE LOS RESULTADOS DE DISPONIBILIDAD Y ALTURA DEL FORRAJE.....	51
1.	<u>Disponibilidad del Campo Natural</u>	51
2.	<u>Altura del Forraje</u>	55
B	ANÁLISIS DE LOS RESULTADOS DE RESTO SECO Y SUELO DESCUBIERTO....	58
1.	<u>Resto Seco</u>	58
2.	<u>Suelo Descubierto</u>	60
C.	COMPOSICIÓN BOTÁNICA.....	62
1.	<u>Cobertura</u>	62
2.	<u>Distribución espacial</u>	63
D.	ESTADO FENOLÓGICO.....	86
V.	CONCLUSIONES.....	87
VI.	RESUMEN.....	89

VII. <u>SUMMARY</u>	90
VIII. <u>BIBLIOGRAFÍA</u>	91
IX. <u>ANEXOS</u>	95

Figuras y Gráficos

Página

Figura I.	"EL Pajonal " (Potrero I.a)	40
Figura II.	"EL Pajonal " (Potrero I.b)	41
Figura III.	"EL Pajonal " (Potrero IV)	42
Figura IV.	"La Magnolia "	43
Figura V.	Material de campo	45
Figura VI	Mediciones en la transecta	46
Figura VII.	Corte de los cuadros para determinación de escala	48
Figura VIII.	Material para la medición de los árboles	50
Figura IX.	Distribución espacial de las cinco especies de mayor frecuencia	66
Figura X.	Distribución de las familias más relevantes	68
Figura XI.	Distribución espacial de las especies según metabolismo	69
Figura XII	Cluster de sitios y orientaciones	74
Gráfico I	Disponibilidad promedio de cada sitio y cada orientación (Kg. MS/ha)	52
Gráfico II.	Disponibilidad promedio de los sitios según orientación (Kg. MS/ha)	53
Gráfico III	Disponibilidad promedio de las orientaciones según sitio (Kg. MS/ha)	54
Gráfico IV	Altura promedio de cada sitios y cada orientación (cm)	55
Gráfico V	Altura promedio de los sitios (cm)	56
Gráfico VI	Altura promedio en las orientaciones (cm)	57
Gráfico VII	Porcentaje promedio de Resto Seco para las orientaciones	58
Gráfico VIII	Porcentaje promedio de Suelo Descubierto para las orientaciones	60
Gráfico IX	Número de especies por sitio y orientación	62
Gráfico X	Distribución según análisis de componentes principales	70
Gráfico XI	Disrtibución de las orientaciones según análisis de componentes principales por sitio	71
Gráfico XII	Separación de las especies según el análisis de componenets principales	73
Gráfico XIII	Cobertura promedio de A. affinis para sitio y orientación	76
Gráfico IVX	Cobertura promedio de B. catharticus para sitio y orientación	78
Gráfico XV	Cobertura promedio de C. dactylon para sitio y orientación	80
Gráfico XVI	Cobertura promedio de Juncus sp. para sitio y orientación	82
Gráfico XVII	Cobertura promedio de P. notaum para sitio y orientación	84

Cuadro I.	Número de especies según ciclo, promediados por sitio según orientación.....	63
Cuadro II.	Número de especies clasificadas por orientación según ciclo.....	63
Cuadro III.	Número de especies clasificadas por sitio según tipo productivo.....	64
Cuadro IV.	Número de especies clasificadas por orientación según tipo productivo..	64
Cuadro V.	Porcentaje de variación total para los ejes 1 y 2 de las cinco especies de mayor frecuencia.....	73
Cuadro VI.	Correlación de la cobertura asociada a los sitios de muestreo.....	74
Cuadro VII.	Cuadro resumen Modelo lineal para esp.*sitio*orientación.A.affinis.....	77
Cuadro VIII.	Cuadro resumen Modelo cuadrático para esp.*sitio*orientación A.affins.....	77
Cuadro IX..	Cuadro resumen Modelo lineal para esp.*sitio*orientación.B.catharticus.	79
Cuadro X....	Cuadro resumen Modelo cuadrático para esp.*sitio*orientación.. B.catharticus.....	79
Cuadro XI...	Cuadro resumen Modelo lineal para esp.*sitio*orientación .C. dactylon...	81
Cuadro XII..	Cuadro resumen Modelo cuadrático para esp.*sitio*orientación. C.dactylon.....	81
Cuadro XIII.	Cuadro resumen Modelo lineal para esp.*sitio*orientación .Juncus.sp.....	83
Cuadro XIV.	Cuadro resumen Modelo cuadrático para esp.*sitio*orientación. Juncus.sp.....	83
Cuadro XV..	Cuadro resumen Modelo lineal para esp.*sitio*orientación .P.notatum.....	85
Cuadro XVI.	Cuadro resumen Modelo cuadrático para esp.*sitio*orientación.P.notatum.....	85
Cuadro XVII	Resultados de X ² (P>0.05) para el promedio de las cinco especies en los sitios.....	86
Cuadro XVIII	Resultados de X ² (P>0.05) para el promedio de las cinco especies en las orientacione.....	86
Tabla I.	Diferencias de los cloroplastos desarrollados al sol y a la sombra	6
Tabla II	Características diferenciales entre las plantas aclimatadas a sol vs. sombra en niveles extremos de radiación	10
Tabla III	Propiedades de las distribuciones espaciales de un estrato y varios estratos.....	14
Tabla IV	Producción de forraje anual para areniscas Tbó (ton MS/ha).....	38

I. INTRODUCCIÓN.

La vegetación es la resultante de la acción de los factores ambientales sobre el conjunto interactuante de las especies que cohabitan en un espacio continuo. Refleja el clima, la naturaleza del suelo, la disposición de H₂O y de nutrientes, así como los factores antrópicos y bióticos.

Las condiciones edáficas y topográficas permiten, en la mayoría de las situaciones, el desarrollo de vegetaciones herbáceas con algunos subarborescentes y arbustos. Luego de la introducción del ganado mayor, a comienzos del siglo XVI, y la de los ovinos en el XVIII, es posible que hayan comenzado a ocurrir cambios en la vegetación climax, con la reducción de algunas especies y la aparición de otras que fueron traídas por los colonizadores. No sólo el pastoreo y la agricultura han ocasionado alteraciones (Berreta et al., 1998), más recientemente las sombras sistemáticamente dispuestas, como las creadas en los sistemas silvopastoriles, podrían generar cambios ambientales y en la composición botánica aumentando la presencia de especies de mayor valor forrajero y menor estacionalidad en la pastura (Pezo & Ibrahim, 1995; Wilson & Ludlow, 1991).

El sistema de producción ganadero predominante en Uruguay, es pastoril sobre campo natural. Las pasturas naturales son un valioso recurso natural, pero una de sus limitantes más importantes es la baja cantidad de forraje que aportan en invierno. Esto se debe fundamentalmente a la baja proporción de especies invernales (gramíneas C3) en dichos tapices (Milot, 1987; Carámbula, 1997). Las especies vegetales también son afectadas por otras condiciones ambientales como la temperatura, la evapotranspiración y el balance hídrico del suelo. En nuestro país las condiciones climáticas impuestas durante el verano contribuyen de forma importante a la pérdida de especies perennes invernales en las pasturas naturales bajo pastoreo (Milot & Gallo, 1998), ya que estas condiciones no son toleradas por las mismas (Zelada, 1996).

En una pastura o comunidad vegetal, cada integrante no recibe la luz incidente desde todas las direcciones, sino que ocurre un mutuo sombreado y competencia por dicha fuente de energía, que afectará las posibilidades de crecimiento de la pastura como un todo. Los principales factores involucrados son: el ángulo de elevación solar, el tipo de radiación (directa o difusa), la densidad del follaje, su estructura, y las características que hacen a la absorción de luz; así como de las alteraciones de esas relaciones por el clima, la nutrición animal y la defoliación entre otros (Rhodes & Stern, 1978; citado por Milot et al., 1987).

Por esta razón los sistemas silvopastoriles deben abordar desde aspectos básicos de ecología de pasturas y montes hasta productivos y económicos como sistemas particulares de producción (Milot & Gallo, 1998). Debe considerarse entonces, la caracterización de tapices naturales, fundamentalmente para la asignación de normas de manejo y utilización de pasturas, pues los distintos ambientes ecológicos determinan diferencias en la producción pecuaria y su estabilidad (Milot et al., 1987).

A. OBJETIVOS GENERALES Y ESPECIFICOS

1. Objetivo general

Determinar cambios en la composición botánica de los tapices naturales sometidos durante ocho o más años al efecto de la sombra de árboles aislados o agrupados en montes naturales o artificiales de distintas especies sobre suelos con aptitud forestal, representativos de una región geológica característica del Noreste del país (areniscas de Tacuarembó).

2. Objetivo específicos

- ❖ *Caracterizar las especies de los tapices naturales por su comportamiento frente a diferentes proyecciones de luz y sombras, determinando grupos vegetacionales con similar comportamiento.*
- ❖ *Determinar si existe cambios relativos en la productividad, estacionalidad y calidad del tapiz en las diferentes orientaciones cardinales.*
- ❖ *Cuantificar agrostológicamente los cambios en la frecuencia y área cubierta por las diferentes especies del tapiz.*

II. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

La bibliografía internacional, así como los trabajos de investigación nacionales, son muy escasos y poco precisos en lo que se refiere estrictamente al estudio de la composición botánica de los tapices naturales bajo sombra artificial o natural.

*En el ámbito nacional sólo existen dos trabajos que aportan información sobre el efecto de la sombra en las pasturas. Uno de ellos, se desarrolló en la Estación Experimental de Cerro Largo de la Facultad de Agronomía, donde Martínez et al., (1987) describieron la composición botánica de un tapiz dominado por *Cynodon dactylon*, donde se había instalado un huerto semillero de *Pinus taeda* de 6 años de edad con una densidad de 109 árboles/Ha. Los resultados no muestran variaciones importantes en los componentes de la cobertura vegetal, sin embargo el aporte de las especies y de las acículas fue afectado por la fecha de muestreo, así como la contribución de las especies invernales. La contribución centesimal por tipo productivo resalta la dominancia de especies tipo ordinario frente a los tipos finos y tiernos. Por otra parte, en el muestreo de invierno existe un aumento relativo de las gramíneas invernales, lo que genera un aumento en la contribución de gramíneas tiernas y finas.*

*En el otro trabajo, se evaluó el rendimiento de especies forrajeras bajo distintas densidades poblacionales de *Eucalyptus*, donde los resultados confirman una disminución en el rendimiento de algunas especies, a partir del segundo año de implantación del monte, siendo éstas mayores a densidades crecientes (Olmos et al., 1998)*

En el ámbito internacional, la información del efecto de la sombra sobre las pasturas es más abundante. En los aspectos básicos de ecología de pasturas, si bien existen varias observaciones sobre la respuesta de algunas especies a diferencias de radiación directa e indirecta, rojo/rojo lejano, (Hay et al., 1997; Jefferson & Muri, 1997; citados por Doley et al., 1998), o a los cambios sufridos por las estructuras y los tributos de funcionalidad de las hojas (Bazzaz & Carlson, 1982; Mooney et al., 1984; Oberbauer & Strain, 1985; Kvesiga et al., 1986; citados por Doley et al., 1998), no existen estudios sistemáticos de los cambios en la composición botánica de las pasturas por efectos de la luz y sombra.

A continuación se consideran, algunos de los efectos que las sombras provocan en la cantidad y calidad de luz a nivel del suelo, humedad y temperatura, longitud de las horas de insolación, luminosidad, actividad fotosintética y crecimiento, balance hídrico y pH del suelo. Estas variaciones en los niveles de los factores y las condiciones ambientales generadas, son determinantes en la formación de un tapiz vegetal, lo cual permite que los conceptos básicos extraídos de esta revisión, contribuyan para el posterior análisis de los resultados obtenidos

A. ECOLOGÍA DE LA FOTOSÍNTESIS AL SOL Y A LA SOMBRA

El proceso de asimilación del carbono, en hojas de plantas herbáceas expuestas al sol, requiere un alto valor de saturación de luz comparado con aquellas que se han desarrollado a la sombra. Sin embargo se conoce poco de la capacidad total de expresión de una hoja a la sombra o al sol, y su aclimatación a los cambios de luz en el ambiente. Cuando se transfieren al sol las hojas desarrolladas a la sombra, su respuesta parece depender de la disponibilidad de nitrógeno, aunque existe cierta asociación con la demanda de nitrógeno por parte de la Ribulosa 1-5 Difosfato Carboxilasa Oxigenasa (RUBISCO); también se ha notado que el balance entre la fotoinhibición, la reconstrucción de la fotosíntesis y la aceleración de la senescencia podrían ser diferentes en función de la población de hojas. La respuesta de la hoja a la transferencia sol - sombra estaría determinada por los costos de respiración y redireccionamiento del nitrógeno no utilizado por la RUBISCO. También se ha demostrado que un gradiente de luz a través de la hoja, podría inducir algunas variaciones en las propiedades de los cloroplastos, que serían similares a las fluctuaciones de las propiedades encontradas en hojas de plantas creciendo al sol o la sombra (Terashima & Inoue, 1985). Según Bjorkman, (1981); (citado por Thompson et al., 1988). Aquellas hojas que se han adaptado a ambientes sombríos necesitan menos ribulosa-1-5-bifosfato carboxilasa y menos nitrógeno, para mantener la saturación de luz en la fotosíntesis, comparadas con individuos de la misma especie a pleno sol. Generalmente un alto nivel de radiación permite lograr un mayor contenido de nitrógeno en aquellas plantas que crecen a la sombra, cuando la disponibilidad de nutrientes es suficiente, lo que en términos fotosintéticos significa una mayor eficiencia de uso del nitrógeno (Thompson et al., 1988).

A una escala menor, en el ámbito molecular, un exceso de energía lumínica dañaría el aparato fotosintético de las plantas superiores. El brillo de luz puede inducir una inhibición reversible lenta de la fotosíntesis en las hojas que han sido desarrolladas a la sombra y trasladadas al sol, si su capacidad de realizar un proceso fotosintético normal es dañada. La fotoinhibición del aparato fotosintético de hojas que han crecido a la sombra, por la exposición excesiva a la luz, involucra varios componentes. La duración de la fotoinhibición depende de la historia de luz anterior, la radiación actual, el estrés ambiental, el tiempo de exposición y la capacidad de recuperación del daño. (Osmond et al., 1988).

El efecto benéfico de la sombra bajo la canopia de los árboles es atribuido al aumento de la actividad microbiana y de las lombrices de tierra en los estratos más superficiales, los cuales se encuentran más fríos y mantienen por más tiempo la humedad del suelo luego de una lluvia, comparado con la situación de pleno sol. En la zona cercana al tronco del árbol se produce un incremento en el nitrógeno del suelo, que puede atribuirse al mayor sombreado, y a un déficit hídrico levemente mayor que en el resto de la canopia, esto determinaría las diferencias registradas en el crecimiento de la pastura, y un aumento en el contenido de nitrógeno de la planta, comparado con zonas intermedias entre árboles (Wilson et al., 1990; Belsky 1992; citados por Jackson et al., 1998).

La reducida producción de biomasa en la zona bajo la canopia resulta en una menor dilución del nitrógeno disponible, y mayores niveles de nitrógeno (Cameron et al., 1989; Belsky 1992; citados por Jackson et al., 1998). Sin embargo, según los resultados obtenidos por Jackson et al., (1998), el sombreado de la canopia difícilmente influya en la toma de nitrógeno por parte de la planta alrededor de los árboles individuales en los montes donde las canopias están relativamente separados y el sombreado no es consistente. Horn, (1971), quien ha realizado estudios sobre la geometría adaptativa de los árboles, registró como otro efecto de la sombra en algunas plantas, la disminución del crecimiento relativo de los sistemas radiculares, por lo que presentan una menor tolerancia a la competencia radicular

1. Adaptación estructural en la composición y función a escala celular de las plantas en niveles extremos de radiación.

La capacidad de las plantas para adaptarse a los cambios del ambiente lumínico le permite subsistir en forma exitosa en hábitat muy diferentes, desde áridos hasta los suelos sombreados de los bosques tropicales más densos. Las plantas que se desarrollan a la sombra de un bosque, deben hacer frente a ambientes lumínicos contrastantes, que varían de un árbol a otro en relación con el nivel de radiación. A su vez, la disponibilidad de radiación varía entre estaciones, a lo largo del día y en el espacio, tanto a nivel de la canopia como de cada hoja. Bjorkman & Ludlow, (1972); (citados por Anderson et al., 1988) encontraron que las plantas sombreadas en el interior de los bosques tropicales de Queensland reciben menos de 0.5 % de la radiación experimentada en la parte superior. Esta radiación en el estrato inferior se compone de dos radiaciones diferentes: la continua difusa, caracterizada por un bajo flujo de radiación (40%; 400-700 nm) marcadamente enriquecida por radiación roja lejano, y destellos cortos e intermitentes de radiación directa (60%; 400-700 nm).

La eficiencia de captación de CO₂ en las plantas que crecen en ambientes sombríos es mayor. Esto se debe a una menor tasa de respiración en la oscuridad, relacionada a una mayor cantidad relativa de clorofila b, menor tasa de transporte electrónico por unidad de clorofila y una reducción relativa de la proteína soluble de la clorofila (Evans Jhon R, 1988), un grado de saturación menor en las actividades de los fotosistemas II (PSII) y fotosistemas I (PSI), como también en la fotofosforilación, la cual se satura con bajas radiaciones (Boardman et al., 1972; citado por Anderson et al., 1988). Estos cambios se dan conjuntamente a los que ocurren en la capacidad de las hojas para la absorción de CO₂, en ambientes saturados lumínicamente. La radiación es muy importante en la regulación de la capacidad fotosintética; aunque no está claro hasta qué punto la calidad de luz, y no la cantidad, esta involucrada en las respuestas a la situación de sol-sombra (Melsi, 1984; Anderson & Osmond, 1987; citados por Anderson et al., 1988).

a. Organización de las membranas tilacoidales.

Existe una sorprendente diferencia entre los cloroplastos de plantas que crecen al sol comparados con los cloroplastos de plantas que se desarrollan a la sombra. A continuación se presentan las adaptaciones estructurales de la composición y función de las membranas tilacoidales.

Tabla I Diferencias de los cloroplastos desarrollados al sol y a la sombra.

<i>Características</i>	<i>Luz solar</i>	<i>Sombra</i>
<i>Tamaño del cloroplasto</i>	<i>Normal</i>	<i>Grande</i>
<i>Rel estroma/volumen tilacoidal</i>	<i>Alta</i>	<i>Baja</i>
<i>Membrana tilacoidal por cloroplasto</i>	<i>Bajo nivel</i>	<i>Alto nivel</i>
<i>N° de tilacoides por grana</i>	<i>Muchos</i>	<i>Pocos</i>
<i>Contenido de clorofila por cloroplasto</i>	<i>Bajo</i>	<i>Alto</i>
<i>Rel clorofila a/b</i>	<i>Alta</i>	<i>Baja</i>
<i>Rel xantofila/β carotenos</i>	<i>Baja</i>	<i>Alta</i>
<i>Rel P680/clorofila</i>	<i>Alta</i>	<i>Baja</i>
<i>Rel citocromo f/clorofila</i>	<i>Alta</i>	<i>Baja</i>
<i>Rel P700/clorofila</i>	<i>Cambios pequeños</i>	<i>Idem</i>
<i>Relación Cf1/clorofila</i>	<i>Alta</i>	<i>Baja</i>
<i>Actividad del PSI y PSII</i>	<i>Alta</i>	<i>Baja</i>
<i>Intensidad requerida para la saturación del transporte de electrones</i>	<i>Alta</i>	<i>Baja</i>
<i>Rel de la actividad ATP sintetasa/clorofila</i>	<i>Alta</i>	<i>Baja</i>

Fuente: Adaptado de Anderson et al., 1988

b. Composición de los pigmentos

Las canopias adaptados a la sombra contienen más clorofila por cloroplasto (Anderson et al., 1973; Coryshina, 1980; citados por Anderson et al., 1988) como consecuencia del aumento de membranas compactadas. Típicamente, los tilacoides de planta desarrolladas a la sombra tienen una relación clorofila a/b de 2.0-2.2, y una mayor relación xantofila/ β carotenos, comparadas con aquellas desarrolladas al sol. Quedando clara la relación inversa que existe entre la extensión de las membranas compactadas y la relación clorofila a/b (Boardman et al., 1974; Aro et al., 1986; citados por Anderson et al., 1988).

El contenido total de clorofila aumenta con un mayor nivel de nutrientes, independientemente del nivel de radiación durante el crecimiento. Sin embargo, la clorofila disminuye con aumentos en la radiación para los niveles de nutrientes bajos. La relación clorofila a/b es marginalmente más alta para los niveles de alto suministro de nutrientes, pero no existe un efecto sistemático de la radiación. El contenido de clorofila esta relacionado con el contenido de nitrógeno de la hoja, pero la relación clorofila/nitrógeno disminuye con el nivel de radiación (Thompson et al., 1988).

Las variaciones en la composición de los pigmentos, como respuesta a la situación sol-sombra, reflejan diferencias en aclimatación de las proteínas específicas de los cloroplastos (Staehelin & Arnzen, 1983; citados por Anderson et al., 1988). Las variaciones pueden ser asociadas con modulaciones en la estequiometría del fitocromo 680 (P680) y el fitocromo 700 (P700), y con el número de pigmentos moleculares en la antena asociados a cada centro; considerándose a este número de pigmentos como el tamaño fotosintético de la unidad del fotosistema I (PSI) y del fotosistema II (PSII). Es importante considerar ambos parámetros como una estrategia empleada para permitir la máxima cosecha de luz dentro de las membranas tilacoidales, como respuesta al sol-sombra (Anderson et al., 1988).

Estudios comparativos entre plantas creciendo a la sombra y a plena luz, han revelado que las diferencias en las cantidades de los principales componentes proteicos se deben a diferente respuesta a la luz y al CO₂ en la tasa fotosintética. Las adaptaciones a niveles bajos de radiación están generalmente asociadas con niveles reducidos de: citocromo f (Oquist et al., 1981; Leong & Anderson., 1984 b; Shmeleva & Ivanov, 1985; Evans, 1987; citados por Woodrow., et al., 1988), factor de acoplamiento (Beizbon et al., 1981; Leong & Anderson, 1984; Davies et al., 1986; Evans, 1987; citados por Woodrow et al., 1988), el fotosistema II (Leong & Anderson, 1984; Chow & Anderson, 1987; Chow & Hope, 1987; Evans, 1987 citados por Woodrow et al., 1988.); y las enzimas fotosintéticas del ciclo de reducción del carbono (PCR) (Medina 1971; Boardman, 1977; Bjorkman, 1981; Seeman et al., 1987; citados por Woodrow et al., 1988). También se han registrado pequeños cambios en el contenido del fotosistema I (Leong & Anderson, 1987; Shmeleva & Ivanov, 1985; Chow & Hope, 1987; Evans, 1987 citados por Woodrow et al., 1988) y una reducción en la relación clorofila a/b que indica un incremento en la cantidad de luz cosechada por los complejos de clorofila a/b (Leong & Anderson, 1984; Evans, 1987; citado por Woodrow et al., 1988).

c. Estequiometría de los centros de reacción.

Diversos autores consideran que un aumento de la radiación no induce cambios sustanciales en la relación clorofila/P700 en la mayoría de las especies desarrolladas al sol. Sin embargo, la cantidad de P680 se puede incrementar en un 70% por aumento de la radiación (Leong & Anderson, 1984; Wild et al., 1986; Chow & Anderson, 1987; Chow & Hope, 1987; Evans, 1987; citados por Anderson et al., 1988). En cambio, en las plantas a la sombra no existe unanimidad, aunque es posible sugerir que las plantas a la sombra aumentan la capacidad de cosechar luz en el PSII por una disminución en la concentración de P680 y simultáneamente un incremento en el contenido de las proteínas asociadas a la clorofila a/b (LHCII). (Anderson et al., 1988).

Un ambiente con sombra, además de tener menos radiación, altera la distribución espectral de la luz. Esto se debe, primariamente, a la absorción de la radiación por la clorofila de las hojas; la luz a la sombra es relativamente deficiente en luz roja (600-680nm) mientras que aumentan las ondas de luz de 700nm (Evans, 1986; citado por Evans et al., 1988).

d. Número y tamaño de las unidades fotosintéticas

Con respecto al número de unidades fotosintéticas, Chow et al. (1988) realizaron trabajos sobre la aclimatación de la fotosíntesis en *Alocasia macrorrhiza* a niveles crecientes de radiación, analizando la estructura, función y composición de los cloroplastos. Los niveles crecientes de fluorescencia en la radiación provocan un aumento en el número de células del mesófilo, generando una capa adicional de células en determinados lugares. En lo que se refiere al tejido de empalizada, se muestra más condensado por el incremento en el número de sus células; éstos aumentos son consecuencia de un mayor número de cloroplastos por sección longitudinal. Una proporción grande del área del cloroplasto es estroma, consistentemente con un volumen alto de RUP2 carboxilasa. Al otro extremo, en los niveles bajos de radiación incandescente es donde se encontró la menor relación clorofila a/b, y los cloroplastos con agrupamientos más grandes de granas.

En lo que se refiere al tamaño de las unidades, Thompson et al., (1988) analizando la respuesta del crecimiento y la fotosíntesis a distintos niveles de luz y nutrientes en *Flindersia brayleyana* (especie tolerante a la sombra y al sol), observaron que el tejido de empalizada presenta un aumento de espesor cuando existe un mayor contenido de clorofila asociado a un alto suministro de nutrientes, confirmando los resultados hallados por Kriedemann (1986), quien comprobó que las plantas pueden lograr la expansión de sus hojas al máximo con altos niveles de nutrientes (especialmente N, P, K y Mg). Sin embargo, en este experimento, *Flindersia brayleyana* logró superar dicho máximo, con un crecimiento más delgado de las láminas y con mayor peso específico, logrando una densidad menor en el tejido de la hoja (Thompson et al., 1988).

e. Utilización de las reservas.

La aclimatación de las membranas de los tilacoides a la luz involucra la coordinación de la distribución de las reservas, proteínas, pigmentos y lípidos, para activar y mantener en óptimas condiciones de la fotosíntesis cuando hay baja radiación o para la adaptación a la sombra, donde la luz es un factor limitante. Una cantidad sustancial de reservas fotosintéticas debe ser invertida para la síntesis y mantenimiento de ambos fotosistemas. Sin embargo, no son requeridas grandes cantidades de componentes de los transportadores de electrones, ATP sintetasa o enzimas para la fijación de CO₂ en los estomas. Al disminuir la radiación, relativamente más clorofila rodea los centros de los PSII y PSI, logrando un tamaño de unidad mayor. Como consecuencia del aumento en los niveles proteicos de clorofila a/b, más tilacoides se tornan compactos, y más membranas se pueden acomodar en el cloroplasto. Al bajar la radiación, los tilacoides tienen grandes unidades fotosintéticas del PSII, y pocas con alto contenido proteico de clorofila a/b, clorofila a y de P680, para maximizar la cosecha de luz. Por otro lado, cuando aumenta la radiación, los tilacoides tienen unidades más chicas de PSII con más centros de reacción, pocas proteínas de clorofila a/b, y una antena mas chica que minimiza los efectos deletéreos de la fotoinhibición (Anderson et al., 1988).

2. Características diferenciales entre plantas aclimatadas a sol vs sombra en niveles extremos de radiación.

La fisiología y ubicación de las reservas, así como otras características de las plantas, varían con el nivel de radiación. Tradicionalmente han sido utilizadas tres propuestas para identificar las variaciones en las adaptaciones a un determinado nivel de radiación, basadas en: 1) CONVERGENCIA, 2) CORRELACION CON EL IMPACTO FOTOSINTETICO, y 3) un análisis detallado de la relación COSTOS/BENEFICIOS.

La primer propuesta involucra la "convergencia" entre especies de distintas familias u órdenes que crecen bajo niveles restringidos de radiación, esto es usualmente considerado como un comportamiento originado por selección natural. La segunda propuesta identifica a las variaciones como adaptaciones a distintos niveles de radiación, basándose en estudios detallados de las respuestas fotosintéticas, conjuntamente con un análisis de cómo algunos de los caracteres morfológicos y fisiológicos contribuyen a la performance fotosintética de la planta (Björkman, 1968; Björkman et al., 1972; Boardman et al., 1972; Nobel, 1976; Björkman & Powels, 1984; Ludlow & Björkman, 1984). El análisis "costo-beneficio" tiene el propósito de determinar el efecto neto de las variaciones particulares en la cosecha de luz, considerando un balance entre las ganancias de energía y los costos energéticos en los que incurre la planta, tratando de identificar la variante que maximiza la tasa neta de captación de luz. (Givnish, 1988)

Tabla II Características diferenciales entre las plantas aclimatadas a sol vs. sombra en niveles extremos de radiación

Carácter al nivel de la hoja	Sol	Sombra
Respuesta fotosintética a la luz.		
Tasa de saturación de luz	Alta	Baja
Nivel de compensación de radiación.	Alta	Baja
Nivel de saturación de radiación	Alta	Baja
Bioquímico		
N Rubisco, y nivel de proteína	Alta	Levemente menor
Relación clorofila a/b	Alta	Baja
Relación clorofila/proteína	Baja	Alta
Anatomía y ultraestructura		
Tamaño de los cloroplastos	Pequeño	Grande
Relación tilacoide/grana	Baja	Alta
Morfología		
Peso específico de las laminas	Alto	Bajo
Espesor de las láminas	Alto	Bajo
Tamaño de los estomas	Pequeños	Grandes
Densidad de los estomas	Alta	Baja
Rel tejido de empalizada/mesófilo esponjoso	Alta	Baja
Rel sup.celular del mesófilo/área de la hoja	Alta	Baja
Orientación de la hoja	Erecta	Horizontal
A nivel del canopia		
Índice de área foliar	Alto a bajo	Bajo
Orientación de las ramas	Erecto	+ o - Horizontal
A nivel de planta		
Traslocación fraccional hacia las hojas	Baja	Alta
Traslocación fraccional hacia las raíces	Alta	Baja

Fuente: Adaptado de Boardman 1977; Björkman 1981; Bazzaz et al., 1987; Givnish 1987; citado por Givnish, 1988)

a. Contenido de nitrógeno en la hoja

El sombreado también provoca alteraciones en la composición química de la parte aérea. El aumento en la concentración de nitrógeno foliar en hojas de gramíneas creciendo bajo la influencia de la sombra, ha sido reportado por varios autores. Sin embargo, las leguminosas no parecen tener grandes modificaciones en ese aspecto (Ludlow et al., 1974; Wong & Wilson, 1980; citados por Marasca, 1999).

El aumento en la cantidad de nitrógeno foliar esta relacionado al aumento de los recursos nitrogenados del suelo, en función de las mejores condiciones de humedad y temperatura en la superficie próxima al mantillo, acelerando los procesos de descomposición y mineralización, tornando los nutrientes más disponibles para las raíces superficiales (Wong & Wilson, 1980; Wilson & Wong, 1982; Cameron et al., 1989; Wild et al., 1993; citados por Marasca, 1999)

Las hojas adaptadas a condiciones de alta radiación tienen, generalmente, una mayor tasa de fotosíntesis, expresada por unidad de área foliar, que aquellas aclimatadas a un nivel bajo de radiación (Bjorkman et al., 1972; Boardman, 1977; Bjorkman, 1981; citados por Givnish, 1988). Bjorkman, 1981; (citado por Givnish, 1988) analizó las correlaciones entre los picos de las tasas fotosintéticas y muchos aspectos bioquímicos de la hoja, fisiología y morfología. Estos autores encontraron que a través de las especies, las tasas de saturación de la fotosíntesis mostraban una pequeña relación con aquellos factores que determinan la eficiencia en la absorción de luz, pero una fuerte relación con aquellos que limitan la tasa de las reacciones oscuras como el contenido de Rubisco y proteína soluble. Análisis hechos por diversos autores (Bjorkman et al., (1972); Bjorkman, 1981; Fraquihar & Shackey, 1982; citados por Givnish, 1988) indican que las hojas al sol presentan un aumento de la tasa fotosintética como resultado de una mayor conductancia estomática y un aumento en la capacidad de fotosíntesis del mesófilo a una determinada conductancia. Presumiblemente, éstos cambios se deban en parte a mayores niveles en la concentración de Rubisco y otras enzimas fotosintéticas.

b. Respuesta fotosintética a la luz.

Conjuntamente con las alteraciones morfológicas, en el ambiente sombreado se promueven modificaciones a escala fisiológica. La respiración es un proceso más lento que la fotosíntesis y se satura a niveles de radiación más bajos (Salisbury & Ross, 1991; citados por Marasca, 1999). En estas condiciones ocurre un descenso de la asimilación neta, principalmente por la reducción fotosintética, la menor extensión ¿fuente?, y por el menor crecimiento compensatorio en área foliar, consecuentemente la producción de biomasa es menor (Ludlow et al., 1974; Givnish 1988; citados por Marasca, 1999). La fotosíntesis no es capaz de mantener la demanda respiratoria, y como consecuencia, las plantas sombreadas pueden perder biomasa por abscisión de hojas más viejas (Schmitt et al., 1987; citados por Marasca, 1999). Las hojas a la sombra invierten más energía en pigmentos fotosintéticos para utilizar más eficientemente la poca luz incidente. Esto permite una fijación neta de CO₂ a niveles de radiación bajos, con un costo energético mínimo para producir y mantener el aparato fotosintético (Bjorkman, 1981; Salisbury & Ross, 1991; citados por Marasca, 1999).

Bjorkman et al., 1972; citados por Givnish, (1988) observaron las respuestas fotosintéticas de hojas aclimatadas a distintos niveles de radiación, encontrando que:

- ❖ *Las hojas que crecen con altos niveles de radiación presentaron una máxima tasa fotosintética.*
- ❖ *Las hojas de las plantas que crecieron con baja radiación mostraron una menor tasa de respiración y un punto menor de compensación de luz, comparadas con los otros niveles de radiación.*
- ❖ *Las hojas que se desarrollaron en los niveles intermedios y altos de radiación tenían la mayor tasa de respiración, y el mayor punto de compensación de luz, y su fotosíntesis se saturaba a mayores radiaciones.*

Las hojas aclimatadas a bajas radiaciones presentan una menor tasa fotosintética por unidad de área a esos niveles, pero también tienen menor biomasa y contenido proteico soluble por unidad, comparadas con aquellas adaptadas a mayores niveles. Por lo tanto, cuando la fotosíntesis es expresada por unidad invertida de masa de hoja o contenido proteico soluble, aparentemente las tasas más altas corresponden a los niveles más bajos de radiación en hojas aclimatadas. Los costos energéticos de producción de hojas y raíces pueden ser reducidos en las hojas aclimatadas a la sombra, presentando menores niveles de enzimas y menor tasa de transpiración (Givnish, 1988).

3. Utilización de la luz que llega al estrato inferior de las plantas

La luz que llega a los estratos inferiores es caracterizada por un nivel muy bajo de luz difusa que es acentuada por rayos de luz intermitentes intensos que duran desde un segundo o menos hasta 15 minutos o más. Una característica importante del ambiente lumínico en los estratos inferiores es el alto grado de variabilidad espacial y temporal causado por los rayos solares. El modelo diurno de luz en el estrato inferior es periódico, con una relativa frecuencia de rayos separados por períodos de unos pocos o ningún rayo. Existen datos que muestran que el 70 % de los rayos ocurren con una frecuencia de un minuto, mientras que sólo el 5% es precedido por un período de baja luminosidad de una hora o más. (Percy, 1988). Los rayos de sol captados por estas hojas, son menos de un 10 % durante el día. La contribución de estos rayos se estima que tiene un rango de 10 a 78 % de la densidad flujo de fotones (PFD) diarios (Chazdson, 1988). Las características de los rayos de luz dependen de los atributos de la canopia; altura, flexibilidad de los elementos de la canopia, distancia del área foliar, y las condiciones climáticas imperantes. En los bosques, la mayoría de los rayos de luz son breves, pero el mayor aporte del PFD diario, esta dado por unos pocos rayos de luz de mayor duración (Percy, 1983; Chazdson & Larson, 1984; Chazdson, 1988; Pfitsch & Percy, 1989; Glinder & Larson, 1992).

Luego de un período largo en la oscuridad o baja intensidad de luz, hay una inducción en el aparato fotosintético que resulta en un aumento bastante lento de la tasa de asimilación cuando la luz es incrementada (Osterhout & Haes, 1918; Razinwitch, 1956; citados por Pearcy 1988). Sin embargo existe un aumento inicial rápido en los primeros minutos, seguidos por un lento aumento hasta alcanzar el máximo de la tasa de saturación de luz, luego de aproximadamente unos veinte minutos. Cuando la luz disminuye y aumenta de nuevo, la respuesta siguiente es mucho más rápida, paralelamente con el aumento de la asimilación también hay un incremento en la conductancia estomática. Las limitaciones debido al estado de inducción y a los aumentos provocados por la fijación de CO₂ post-iluminación, son componentes importantes en las respuestas dinámicas de la asimilación a la luz y ejercen una gran influencia sobre la capacidad de las hojas en la utilización de los rayos de sol. (Percy, 1988).

Varios autores citados por Percy, (1988) coinciden en que durante un flash de luz, la eficiencia de utilización por las hojas, para la toma de CO₂, puede ser mayor que la observada bajo una luz continua. A su vez la ganancia total de carbono durante el período de luz se ve incrementada.

Sobrevivir en los estratos inferiores de los bosques demanda una maximización de la captura de luz para la fotosíntesis, concomitantemente con la minimización de pérdidas de energía y de carbón en la respiración (Bjorkman, 1987). Los rayos solares o aun los cambios normales en la radiación solar ocurren rápido en el tiempo para la aclimatación; por eso los mecanismos regulatorios como la activación de enzimas que operan rápidamente (minutos o segundos), son de mayor importancia en estos períodos de cambio a corto plazo. (Percy.& Sims, 1993)

La longevidad de las hojas esta influenciada por el ambiente donde se desarrollan. En lugares sombríos tienen una mayor duración que las que se encuentran a campo abierto. La mayor capacidad fotosintética de las hojas expuestas al sol es mantenida sólo por un corto período. La capacidad de éstas, comienza a declinar inmediatamente después de la expansión completa, por lo que a los 20 días o más es menor que la presente en hojas a la sombra. En ambientes abiertos la tasa de producción de hojas es cercana al doble, comparado con plantas que se encuentran a la sombra; lo que permitiría compensar la mayor tasa de senescencia de las hojas expuestas al sol. (Percy & Sims, 1993)

B. GEOMETRÍA ADAPTATIVA DE LOS ÁRBOLES.

La luz es captada progresivamente por las plantas de mayor altura y solo una pequeña fracción de luz es interceptada y convertida en energía almacenada; el resto es disipado en forma de calor. La distribución la luz, el calor y las hojas afectan la evapotranspiración y el balance del agua, modificando el aporte de nutrientes desde el suelo durante la evolución de la sucesión (Horn, 1971).

FACULTAD DE AGRICULTURA

COLEGIO DE INGENIEROS
BIBLIOTECA

1. Teorías estratégicas sobre la distribución de hojas.

A continuación se describen dos distribuciones espaciales diferentes de las hojas en una comunidad de vegetal. Aquella en la que existe un solo estrato de hojas densamente empaquetadas, y otra donde las hojas están distribuidas de forma más laxa en varios estratos. La primera no puede exponer más de una unidad de área de la hoja para cada unidad de superficie; la segunda, presenta una mayor exposición del área foliar, sus hojas deben presentar un tamaño menor y encontrarse suficientemente alejadas como para no eclipsar la luz de los estratos inmediatamente inferiores.

Tabla III. Propiedades de las distribuciones espaciales de un estrato y varios estratos.

Propiedades	Un estrato	Varios estratos
Propiedades intrínsecas		
La fotosíntesis al sol varía con	Proyección	Área de la hoja
Distancia de las hojas en el estrato	Uniforme	Aleatoria
Rel. pérdida de calor / área de la hoja	Alta	Baja
Propiedades extrínsecas directas		
Tamaño de la hoja	Grande	Pequeña o lobulada
Resistencia a la sequía	Baja	Alta
Tasa de crecimiento al descampado.	Baja	Alta
Tolerancia absoluta a la sombra	Tolerante	Intolerante
Cobertura de la sombra	Alta	Baja
Propiedades extrínsecas derivadas		
Distribución climatológica	Zonas húmedas	Zonas secas

Fuente: Adaptado de Horn, 1971

La fotosíntesis neta de las hojas se incrementa hasta niveles cercanos al 20% de la luz solar, en este punto la fotosíntesis está cerca del máximo y no es afectada por futuros incrementos en la intensidad lumínica. La luz que reciben las hojas que se encuentran en la parte inferior de un multiestrato puede ser tan baja que no alcance para cubrir el costo de su propia respiración. Los excesos de luz interceptados se disipan como calor. Estas pérdidas se hallan esparcidas por todos los estratos en la distribución multiestrato, aumentando la resistencia a la sequía. Esto ocurre gracias al menor tamaño de las hojas que permiten que las corrientes de convección logren una mayor circulación favoreciendo las pérdidas de calor. Sin embargo en una distribución monoestrato no sucede lo mismo debido a la concentración de las pérdidas (Horn, 1971).

C. SISTEMAS SILVOPASTORILES

Los tres componentes básicos de un sistema silvopastoril son los árboles, los animales y las pasturas, las cuales integran varios aspectos y necesitan de cuidados específicos para producir. En lo que respecta al manejo, los sistemas silvopastoriles deben ser estudiados, principalmente en cuanto a los retornos económicos, los posibles mercados consumidores y qué productos de los obtenidos pueden ser comercializados. También se debe considerar que especies son tolerantes al sombreado, cual es la competencia entre árboles y pasturas, el espaciamiento más apropiado, la duración de las asociaciones, alteración físicas y químicas del suelo, especie y tipo animal, calidad y niveles de oferta de forraje y reciclaje de nutrientes (Manidool, 1985; García & Couto, 1997; citado por Marasca, 1999). Los conocimientos de estas interacciones y sus efectos aditivos o restrictivos son muy importantes, porque son los puntos de referencia para el manejo y responden a los éxitos o fallos del sistema. Entre las interacciones posibles, las que relacionan los árboles y las pasturas son las más relevantes, pero sus componentes presentan grandes diferencias morfológicas a pesar de que comparten el mismo espacio físico; compiten además por los mismos recursos edafoclimáticos, especialmente luz, agua y nutrientes (Veiga & Serrao, 1990; citado por Marasca, 1999). Los árboles afectan directamente la producción de biomasa del sub-bosque, promoviendo además una restricción de la radiación fotosintéticamente activa, aumentando la competencia por los recursos del suelo (Evans, 1978; Easthan et al., 1990; citado por Marasca, 1999) en función de la mayor o menor densidad de población forestal. Las especies forrajeras, sufren alteraciones morfológicas en mayor o menor grado como forma de adaptación a la reducida luminosidad. Esas alteraciones algunas veces promueven cambios en la composición química y la calidad del forraje, pudiendo afectar la producción animal. El éxito del desempeño animal estará condicionado según la magnitud de los efectos de los árboles sobre las especies que componen la pastura, en términos de cantidad y calidad de biomasa, además de aceptabilidad por el tipo animal utilizado. Por otro lado, la carga animal puede ser considerada el factor principal para el rebrote de las pasturas y la cobertura del suelo, la erosión que se puede establecer, la cantidad de agua almacenada en el suelo, el reciclaje de nutrientes y los daños causados por los árboles y sus rebrotes (García & Couto, 1992; Varella, 1997; Silva, 1998; citados por Marasca, 1999). El efecto benéfico de los árboles sobre los animales puede ser directo, a través del pastoreo con especies leguminosas arbustivas (ramoneo) o indirectamente por la formación de un microclima favorable (efecto de abrigo).

Estos sistemas han recibido muchas evaluaciones críticas en los tiempos recientes como alternativas potenciales capaces de liberar tierras para las pasturas o para la rehabilitación de suelos degradadas. La producción de pasturas crece marcadamente luego de clarear los árboles (Scanlan y Burrows, 1990; citados por Wilson, 1998), pero algunas veces se han encontrado que estos estímulos disminuyen a través del tiempo (Harrington y Johns, 1990; citados por Wilson, 1998). Investigaciones sobre varios tipos de suelos (Wilson et al., 1986; Wild, 1995; Wilson 1996; citados por Wilson, 1998), han demostrado que el sombreado artificial disminuye el déficit de nitrógeno de las pasturas, incrementando el crecimiento en forma significativa a través de una mayor distribución de nitrógeno inmovilizado en el suelo.

Resultados similares han sido reportados en una variedad de oportunidades en Australia para pasturas tropicales bajo cobertura de árboles a una densidad moderada (Lowry et al., 1988; Wilsy et al., 1990; Wild 1995; citados por Wilson, 1998); en el sur de África (Stuart-Hill et al., 1987; Belsky et al., 1989; Weltzin y Coughenour, 1990; citados por Wilson, 1998) confirman un aumento en la producción de materia seca de las pasturas por efecto del sombreado. Estas respuestas son atribuidas mayormente al aumento de fertilidad o del nitrógeno disponible bajo la canopia de los árboles (Belsky, 1994, Wilson & Wild, 1995; citados por Wilson, 1998). Por otra parte, altas densidades de árboles generan un sombreado excesivo y condiciones de competencia que van en detrimento de la pastura (Cameron et al., 1991; Robinson, 1991; citado por Wilson, 1998).

En los sistemas silvopastoriles es imprescindible el conocimiento de los factores tecnológicos que regulan la producción. El efecto de la densidad arbórea sobre la producción de biomasa herbácea, es considerado uno de los más importantes (Acciaresi y Marlats, 1991; citado por Acciaresi, et al., 1994). El balance de la pastura y la producción de madera requeridas, determinan la elección de la densidad de árboles. En Nueva Zelanda las recomendaciones para la producción de madera libre de nudos admiten una densidad no mayor a 100 árboles/Ha, que estaría cercana al óptimo, permitiendo un crecimiento razonable para las pasturas de la mayoría de las rotaciones (Percival y Knowles, 1983; citados por Anderson, et al., 1987). El principal objetivo de la selección de los árboles es producir madera vendible libre de nudos y reducir el sombreado a la pastura; por lo que las decisiones importantes, como cuándo pastorear, cuándo cortar los árboles y la densidad final deben ser hechas durante los primeros años del sistema (Anderson, et al., 1987).

Investigaciones en Nueva Zelanda y Australia indican que la integración de *Pinus Radiata* y pastura es un método útil en el manejo de la tierra, (Batini et al., 1983; Knowles & Percival, 1983; Malajezuk et al., 1984; citados por Anderson, et al., 1987) logrando una mayor rentabilidad a largo plazo comparado con las pasturas puras para pastoreo. Los sistemas silvopastoriles pueden diversificar el ingreso de los productores, proveer protección para el ganado y los cultivos, reducir la erosión y minimizar la salinidad del suelo (Batini et al., 1983; citado por Anderson, et al., 1987).

1. Interacción ecológica en los sistemas silvopastoriles.

Según Anderson Lloyd, et al., (1993) el silvopastoreo abarca el uso de ciertas prácticas que tienen por objetivo obtener beneficios del crecimiento conjunto de especies madereras y herbáceas, en tierras donde comúnmente se han utilizado como pasturas o con cultivos anuales de granos. En ambas circunstancias importa el modo en que la presencia de otra planta cambia el ambiente de sus vecinos; generando un balance favorable en las interacciones entre plantas, que permiten un incremento del rendimiento total, la reducción de la varianza del rendimiento y conservación de los recursos.

Tanto la morfología como la historia de vida de una planta están gobernadas por el medio, pero al mismo tiempo la planta puede generar cambios en ese ambiente. La naturaleza de las interacciones dentro y entre especies considera la forma en que las plantas pueden influenciar a sus vecinos alterando el ambiente ya sea de forma directa por adición o por sustracción (nutrientes). o indirectamente (estimulando los insectívoros). Una especie A puede afectar el ambiente en forma negativa o positiva con respecto a una especie B, por otra parte un aumento individual de la especie A puede causar un incremento o descenso o no tener efecto en la especie B (Willamson, 1972; citado por Anderson Lloyd, et al., 1993). La competencia es definida como una interacción entre dos plantas individuales donde se reduce la adaptabilidad de una o de ambas. La explotación e interferencia, ocurren cuando las plantas compiten por una fuente de disponibilidad reducida y compartida, como lo es la luz, el agua o los nutrientes del suelo.

Las interacciones entre plantas vecinas son densidad-dependientes, y las relaciones espaciales son en consecuencia críticas dentro de una población vegetal. La interacción planta – planta no tiene efecto directo de una sobre la otra pero si sobre el ambiente que actúa como intermediario. Entonces cuando la competencia se da por medio de la interferencia, cambios en la densidad o la biomasa de una especie vegetal probablemente afectan la disponibilidad de varios recursos en el ambiente como el nitrógeno, agua, fósforo y luz; de este modo existe una influencia en el crecimiento de otras especies en forma indirecta. Por lo tanto cuando la densidad y/o la biomasa de la población aumenta se da un incremento en la tasa de consumo de los recursos y la disponibilidad de estos descende. Harper, (1977); citado por Anderson Lloyd, et al., (1993) listó una serie de mecanismos de interacciones como algunas de las formas en las que la presencia de una planta puede afectar el crecimiento de otras.

- ❖ Reduciendo la intensidad lumínica.
- ❖ Cambiando la calidad de luz.
- ❖ Limitando la transpiración del agua.
- ❖ Absorbiendo los nutrientes limitantes.
- ❖ Suministrando el nitrógeno limitante.
- ❖ Aumentos en la acumulación de materia orgánica.
- ❖ Cambiando la reacción de suelo.

La optimización del rendimiento puede ser obtenida por la combinación de especies con una explotación adicional de la interacción interespecífica que puede ocurrir, donde una especie provee algún tipo de beneficio a la otra especie por la alteración del ambiente de una forma positiva. Una revisión de la literatura ha revelado muchas instancias donde una especie, usualmente, el componente arbóreo del sistema agroforestal, produce un mejoramiento del ambiente para otras especies, comúnmente una especie herbácea, incrementando la cantidad de recursos limitantes (agua, nitrógeno, y otros nutrientes) o modificando el microclima. También debe considerarse la reducción en la variación del rendimiento, basada en que más especies en el sistema tienen una mayor capacidad para manejarse con la variación ambiental, lo que permite evadir o distribuir los riesgos a través de la diversificación, logrando una mayor estabilidad del sistema. (Vandermeer, 1992); citado por Anderson Lloyd, et al., 1993).

2. Componente pastoril

a. Crecimiento

Los árboles alteran el crecimiento de las pasturas de distintas manera; Jackson, (1998), estudiando la influencia de los árboles en la productividad, calidad y distribución de las especies, en un bosque abierto del noreste de Australia determinó que los árboles afectan el crecimiento modificando la disponibilidad de recursos como la luz, el agua y los nutrientes del suelo.

Según Amparo (1987); citado por García Artola, et al., 1996) el crecimiento vegetativo es muy exigente en luz, pudiéndose comprobar cambios en él habito de crecimiento de rastrero a erecto (lo que causaría un consumo más rápido de las reservas energéticas). La acción de la luz puede explicarse por su intervención en el proceso fotosintético y consecuentemente en los niveles de azúcares de las plantas que determinan la dirección y del crecimiento. El grado de control de la planta madre, disminuye a la sombra después de retirarle todas las hojas o con la iniciación de la senescencia radicular, debido a la menor concentración de azucars (Palmer 1968; citado por Montaldi 1970; citado por García Artola, et al., 1996). Los rizomas unidos o la planta madre desenvuelven mayor cantidad de láminas y vainas en la oscuridad comparados con aquellos desarrollados en presencia de luz (Moreira, 1982; citado por García Artola, et al., 1996).

Algunos autores sugieren que el proceso de elongación puede promover una redistribución de los asimilados, priorizando el crecimiento de los tallos en detrimento de la formación de hojas y raíces. Este comportamiento fue verificado en gramíneas y leguminosas tropicales no adaptadas a la sombra, por el aumento de la relación parte aérea/raíz (Wong & Wilson, 1980; Eriksen & Whitney, 1981; citados por Marasca, 1999). Por otra parte la producción de tallos más largos y pesados promueve la alteración del arreglo espacial de las hojas en las plantas sombreadas. Esto aumenta la intercepción de radiación fotosintéticamente activa (RAF), con incrementos en la fotosíntesis neta de la planta, no existiendo por lo tanto competencia por fotoasimilados entre parte aérea y raíz (Ballaré et al., 1991; citados por Marasca, 1999).

La reducción en el número de macollos al aumentar los niveles de sombreado ha demostrado ser casi lineal para gramíneas, porque los tallos sombreados presentan mayor acortamiento de los entrenudos, siendo más pesados (Ludlow et al., 1974; Wong & Wilson, 1980; Castro et al., 1997; citados por Marasca, 1999) reduciendo la relación hoja/tallo. Las hojas más grandes, largas y finas bajo la sombra tienen mayores índices de área foliar (IAF) que las hojas al sol y las plantas tienden a ser más altas con un aumento lineal del tallo (Wong & Wilson, 1980; Eriksen & Whitney, 1981; Wong & Stür, 1996; citados por Marasca, 1999) distribuyendo de mejor forma el área foliar a través de la cobertura vegetal principalmente en dirección a la cima de la copa (Ballaré et al., 1991; citado por Marasca, 1999).

También se observó un aumento de la proporción de tejido epidérmico por la formación de hojas más finas en función de la reducción del número de células del mesófilo, menor espesor de la cutícula, reducción de la proporción de tejidos vasculares y estructurales de las hojas, así como una menor densidad de estomas (Wilkinson & Beard, 1995; citados por Marasca, 1999).

En los ambientes la cantidad de energía lumínica recibida para fotosíntesis en un determinado punto en el espacio es extremadamente variable a través del tiempo. Parte de esa variabilidad está asociada con cambios estacionales, a la actividad de la vegetación, a las escalas de tiempo, los factores climáticos y ángulos del sol durante el día. En situaciones donde la luz es limitada, el crecimiento y la habilidad de las plantas para localizar y explotar eficientemente la luz podría ser determinante para la sucesión evolutiva. Los fotosistemas I y II pueden actuar como sensores de las variaciones de luz en el clima vía la participación de ATP y NADPH en los mecanismos de retroalimentación de la fotosíntesis, lo que altera la estequiometría y la capacidad fotosintética de los cloroplastos. Más indirectamente las plantas podrían adaptarse a las variaciones en las condiciones de luz detectando y reaccionando a los cambios en los niveles de los productos de la fotosíntesis que funcionan como señales morfogénicas internas (Ballaré, 1994).

Muchos cambios microambientales causados por la presencia de la cobertura de la hojas estimulan la elongación de los tallos bajo las copias. Este fenómeno es altamente sensible a los cambios de humedad en el aire, los disturbios mecánicos, el total de radiación, y la calidad de luz espectral. Las características ópticas de las hojas que se desarrollan bajo un copio son:

- ❖ *Bajos niveles de radiación ultravioleta (UV) y de luz visible*
- ❖ *Reducida relación rojo/rojo lejano*

La radiación ultra violeta (Uv-B) inhibe la elongación de los tallos en muchas especies, la alteración de UV-B por la hoja del copio sería la responsable del incremento en elongación en las especies sensibles. Otro aspecto de la luz bajo la copio, es la reducción en la tasa de flujo entre los 320 y 800 nm (luz blanca), que permite la elongación del hipocótilo de las plántulas (Meijer, 1959; citado por Ballaré, 1994). La reducción de la relación rojo/rojo lejano (R:RL) bajo la copio es función de la cantidad de hojas encima del punto de consideración, y también está estrechamente correlacionado con la reducción de la radiación fotosintéticamente activa (RPA).(Smith & Holmes, 1977; citado por Ballaré, 1994)

En ambientes controlados, bajo niveles de luz comparables a aquellos encontrados en una copio densa (10% de la luz solar que llega al estrato superior), las plantas intolerantes a la sombra responden reduciendo la relación rojo/rojo lejano, con un incremento en la tasa de elongación, y la respuesta esta cuantitativamente relacionada al efecto del tratamiento de R:RL sobre el fotoequilibrio alcanzando con muestras purificadas de fitocromo (Morgan & Smith, 1978/79) ; citado por Ballaré, 1994).

Las plantas vecinas, en canopias uniformes no causan un cambio espectral significativo dentro de la mayoría de las hojas horizontales. Esto se debe a la contribución abrumadora de luz del sol al régimen interno de las hojas que están casi perpendiculares al vector directo de luz. La situación es muy distinta en el caso de hojas y tallos verticales, donde la luz reflejada por las plantas vecinas puede causar un sustancial incremento en la cantidad de luz rojo lejano esparcida dentro de los tejidos, aun cuando el índice de área foliar de la canopia sea bajo. (Ballaré et al., 1987; citado por Ballaré, 1994). La reducción de la radiación total, ha demostrado un incremento en la dominancia apical reduciendo la ramificación en situaciones de invernáculo (varios autores; citados por Ballaré, 1994) y a campo (Bubar y Morrieson, 1984; Thompson & Harper, 1988). Deregibus et al., (1983) demostraron que el macollaje de los pastos es reducido por la luz rojo lejano a través de fitocromo. Casal et al., (1990); (citado por Ballaré, 1994) encontró que los macollos de *Lolium anual* tendían a adoptar una posición más erecta en el canopia cuando la densidad de plantas aumentaba, y hay evidencias de que las señales R:RL percibidas por el fitocromo activan los mecanismos que controlan la inclinación de los tallos

b. Rendimiento.

En los sistemas silvopastoriles al hacer referencia al rendimiento, se debe considerar la producción de madera más la producción de la pastura que luego se convierte en carne, leche o lana. Densidades mayores de árboles producen más madera pero deprimen el crecimiento de la pastura; siendo que la remoción de algunos árboles permite mayor penetración de luz por lo tanto mayor producción de la pastura (Malajczuk G., et al., 1996).

Jackson, et al., (1998) estudió la influencia de los árboles sobre la productividad, calidad y distribución del forraje en dos localidades del noreste de Australia en el mismo año El autor no encontró efectos ($P < 0.05$) de la distancia de los árboles en el rendimiento de la pastura, tanto en los tratamientos que incluían árboles vivos o en aquellos donde se los había eliminado. El aumento en la fertilidad del suelo debido a los árboles y sus canopias generan cambios en la productividad y calidad de la pastura que dependen de la disponibilidad de humedad del suelo. En años secos, la competencia entre árboles y pastura por la humedad del suelo deprime el rendimiento de la pastura pero la calidad de la misma es mayor bajo los árboles. En años húmedos el rendimiento de la pastura acompaña el gradiente de fertilidad fuera de los árboles, mientras que la calidad puede ser similar entre zonas bajo la canopia y aquellas áreas entre los árboles.

Percival, et al., (1984) comprobaron que existe una clara disminución en la producción anual de forraje a medida que aumenta la densidad de los árboles. Otro trabajo realizado por Anderson., et al., (1987), evaluó la productividad de una pastura anual durante los primeros siete años de un sistema, manejando cuatro tratamientos (0, 380, 760 y 1140 árboles /ha). Los resultados mostraron que una vez que los árboles llegaron a la edad de cuatro años y se comenzó con el pastoreo, hubo una promoción de la producción en la pastura y la composición botánica.

En el mismo año no se registró efecto alguno en la cantidad de luz transmitida por las copias de las diferentes densidades. Sin embargo en el año siete, la intersección total de luz, sufrió un incremento a pesar del reducido número de árboles, disminuyendo la transmisión de luz en el tratamiento de mayor densidad lo que provocó un menor crecimiento de la pastura.

Smith & Whiteman, 1983; Wilson, 1996; (citados por Muir et al., 2001) observaron que algunos pastos aumentan tanto la materia seca como el rendimiento de nitrógeno bajo condiciones de sombreado, mientras que otros sólo aumentan la materia seca; Wong y Stur; (1996); (citados por Muir et al., 2001) advirtieron sin embargo que esta respuesta diferencial responde a la defoliación de aquellas pasturas tolerantes a la sombra donde lo primero que se afecta es el transporte del carbono no estructural incidiendo así sobre la persistencia de las plantas.

Muir et al., (2001) evaluaron la composición de especies, el rendimiento y la concentración de nitrógeno del estrato herbáceo de 50, 100 y 200 % del radio de la copa desde el tronco de árboles maduros de: *Albizia peeternisiana* con diámetro promedio de la copa de 11.25 m, *Acacia nigrescens* con 8 m, *Sterocarpa birrena* 7,5 m, y *Acacia nilotica* con 8,5 m; los cuales estaban a una distancia de 20 m del vecino más próximo. Los resultados indicaron que las especies arbóreas seleccionadas no afectaron el rendimiento de materia seca ni la diversidad de especies, tampoco se registraron efectos de las orientaciones o de la distancia desde el tronco en lo que se refiere a la materia seca y la diversidad de especies. Sin embargo, se registraron incrementos en el porcentaje de proteína cruda, tanto en leguminosas como en gramíneas cuando se evaluó a 50 % del radio de la copa desde el tronco de los árboles. Esto indicaría un aumento del valor nutritivo de las pasturas que se encuentran más próximas al tronco y con mayor nivel de sombreado.

Varela et al., (2001) aplicaron distintos niveles de sombreado (pleno sol, 60 % sombreado por árboles, 45% árboles + sombreado artificial y 25% sombra artificial) a un ensayo de alfalfa y *dactylis* instalado en un monte de *Pino radiata* de 10 años de edad con 200 arbolezca. La producción de materia seca de alfalfa en primavera-verano, y la tasa de producción de nitrógeno, fueron mayores que las de *dactylis* en la pastura a pleno sol comparadas con el resto de los tratamientos bajo sombra. *Dactylis* fue deficiente en nitrógeno y sensible al estrés hídrico En contraste, la alfalfa no resultó afectada por el nivel hídrico siendo más eficiente que *dactylis* bajo las distintas condiciones de luz. Las diferencias a nivel nutritivo fueron relativamente pequeñas entre especies y niveles de luz. *Dactylis* demostró ser tolerante a la sombra, pero la alfalfa fue productivamente superior.

Gutamis, et al., (2001) evaluando seis forrajeras tropicales bajo dos densidades de *Pinus elliottis*, (200-400 árboles/Ha) y un testigo a pleno sol; comprobó que la producción de materia seca disminuye a medida que aumenta el sombreado. Sin embargo, la concentración de nitrógeno aumenta con la sombra, y el nitrógeno total en el rendimiento fue menor que en el tratamiento pleno sol debido a la mayor acidez de los suelos y un menor contenido de nutrientes bajo los árboles. En lo que se refiere a la composición química, la concentración de fósforo, potasio, magnesio y azufre resultó más alta bajo la sombra siendo menor para el calcio .

En Samford, sureste de Queensland, se compararon, la producción de materia seca y las características morfológicas y químicas en un área uniforme de *Paspalum notatum*, creciendo bajo una plantación de *Eucalyptus grandis* (12m de altura), contra un área adyacente de *P. Notatum* de similar uniformidad, creciendo bajo luz solar total. Durante la primavera 1987-1988 los rendimientos de materia seca acumulada de *P.notatum* fueron 35% mayor a la sombra de los árboles que en la luz solar. Durante un período de 10 semanas de crecimiento en el invierno siguiente, no hubo diferencias en el rendimiento de materia seca entre los tratamientos. Bajo los árboles el forraje presentó mayor proporción de hojas verdes, N, K y humedad comparados con los valores en la situación de pleno sol (Wilson et al., 1990)

El mismo autor, 8 años más tarde, analizó la influencia de cuatro especies arbóreas (*Eucalyptus argophloia*, *Acacia steophylla*, *Albizia lebbes* y *Leucaena diversifolia*) sobre el rendimiento de una pastura y el contenido de agua del suelo en la zona subhúmeda al sudeste de Queensland. Al analizar los datos se observó que el rendimiento de la pastura en los cortes de evaluación mostró una interacción significativa ($p < 0.05$) entre la posición, las especies arbóreas estudiadas y la cosecha. Sin embargo, no hubo efecto de la posición de muestreo con relación al tronco que fuera evidente para *Acacia* y *Albizia* en los primeros años del experimento. Por otro lado hubo una disminución progresiva en el rendimiento con la distancia desde los troncos de *Eucalyptus*, y un rendimiento más alto en la base del tronco de *Leucaena*. En la cosecha del último año se registró la misma tendencia para *Eucalyptus*, *Acacia* y *Leucaena*, donde el rendimiento fue significativamente menor ($p < 0.05$) en los puntos intermedios (3.55 m desde el tronco), en relación al registrado en las proximidades de la base del tronco (0.9-1.8 m), y comparado con el resto de las parcelas con pasturas abiertas. Esto sugiere una probable influencia de las raíces de los árboles en el límite externo sobre el estatus de agua del suelo. En el séptimo año del experimento, el rendimiento de la pastura disminuye en un 35% bajo *Eucalyptus* ($P < 0.05$) comparado con la pastura a campo abierto y los otros tratamientos. Los resultados indican que las plantaciones de *Acacia*, *Albizia* y *Leucaena*, no tienen efecto en la producción de pasturas medida como forraje cosechado, aún luego de ocho años, y no hay efecto del *Eucalyptus* hasta el séptimo u octavo año. También el grado de agregación de los árboles individuales pasando por los agrupamientos hasta las filas agrupadas posee un efecto similar. (Sharrow, 1991). El trabajo de Jackson, et al., (1998) citado anteriormente, confirma la disminución del rendimiento con la distancia desde los árboles muestreados en suelos de menor fertilidad.

En un experimento en Australia, Cameron, et al., (1989) observaron el crecimiento de especies forrajeras nativas del sub-bosque con 4.6 años de edad, en diferentes densidades de *Eucalyptus grandis*. Los resultados confirman que el crecimiento de la vegetación herbácea es afectado negativamente por la mayor densidad de árboles. El efecto de las mayores densidades sobre la biomasa del sub-bosque fue progresivamente más severo con el tiempo. En poblaciones de 3850 árboles/Ha, el punto crítico en la producción vegetativa herbácea fue extinguido después de un año de plantío forestal, en densidades por encima de 1000 árboles/Ha después de 1.5, y luego de 4 años de edad en plantíos de 305 árboles/Ha. Las densidades arbóreas menor o iguales a 158 árboles/Ha no presentaron reducción en la producción de biomasa de la pastura, al final de los 4.6 años de evaluación.

De este modo, se concluye que poblaciones menores de *Eucalyptus* proporcionarían mejores condiciones para el crecimiento de las especies forrajeras nativas del sub-bosque y por un período más largo.

Kellas et al., 1995; (citado por Marasca, 1999) analizaron los rendimientos de una pastura compuesta por *Lolium perenne*, *Trifolium subterraneum* y *Holcus lanatus* bajo una plantación de *Pinus radiata*, desde los 2 hasta los 9 años de edad. Las tasas de crecimiento en los tratamientos con densidades entre 60 y 200 árboles/Ha fueron similares o levemente inferiores a la de los tratamientos sin árboles con edades entre los 9 y 11 años. Los autores observaron que el mayor impacto en la producción de pastura en ese período fue atribuido a la reducción del área disponible para la producción de forraje debido a las acículas y ramas de los pinos, y no por la competencia entre árboles y pastura por luz y nutrientes. En los años 12 y 13 la producción de forraje se vio reducida significativamente bajo la densidad de 200 árboles/Ha, comparada con los tratamientos sin árboles, debido a la influencia del mayor tamaño de los árboles. Silva, 1998; citado por Marasca, (1999) en una plantación de *Eucalyptus saligna*, obtuvo información similar en lo que se refiere al efecto de la proyección de las copas sobre la producción de forraje, donde fue muy reducida la influencia sobre la tasa de crecimiento a la edad de 10 meses. Sin embargo, fue verificada una reducción del 15 y 8.7 % en el área efectiva de pastura para el tratamiento de alta densidad (1666 árboles/Ha) y baja (833 árboles/Ha), respectivamente.

La manipulación de la densidad arbórea en un sistema silvopastoril puede modificar la producción de biomasa de los componentes, a través del control de la competencia intra e interespecífica. Easthan et al., 1991; Easthan & Rose, 1990; citados por Marasca, 1999), en Australia evaluaron la distribución de la densidad arbórea en un sistema silvopastoril con *Eucalyptus grandis* bajo tres tratamientos (2150, 304 y 82 árboles/Ha en una pastura de *Setaria sphacelata*). A medida que aumentó el número de árboles/Ha, se redujo la densidad de raíces y el rendimiento de la pastura, siendo más severo el efecto en las proximidades de los troncos. Esta reducción estaría explicada por la mayor profundidad del sistema radicular de los árboles, permitiendo una utilización del agua y nutrientes bajo la zona explorada por la vegetación herbácea. Variando las densidades de los árboles en un sistema silvopastoril, se puede modificar la producción de raíces, afectando la habilidad de los árboles y la pastura en la competencia por agua y nutrientes.

En la Estación Experimental de INTA Mercedes, Corrientes, Argentina; se evalúan ensayos de crecimiento de la vegetación herbácea debajo del área de copa y a cielo abierto. Los datos obtenidos hasta la fecha registran un aumento mensual del crecimiento de un 40% para la vegetación debajo del área de la copa. Esto ocurre para todos los meses del año, sin embargo hay meses como los de mayo, octubre y enero que superan en un 137%, 89%, y 78%, respectivamente, el crecimiento a cielo abierto; mientras que para los meses de agosto y setiembre la diferencia de crecimiento no supera el 20% con respecto al crecimiento que ocurre a cielo abierto. Si se distingue el crecimiento de las herbáceas acompañantes en dos épocas, estival (octubre-marzo) y otoño-invernal (abril a setiembre) existen diferencias a favor de la época estival con un crecimiento 46% para la situación de área de la copa con respecto al cielo abierto.

Pero la diferencia de importancia se da para el crecimiento durante la época otoño-invernal en donde la situación de área de copa supera en un 41% al crecimiento de las herbáceas a cielo abierto, siendo el nivel similar al del crecimiento estival a cielo abierto. Ello se debe a que las temperaturas invernales debajo de la copa son más altas (Montoya 1980; citado por Pérego, 2002) y no ocurren heladas por efecto de la protección del árbol.

c. Composición botánica

El efecto más importante del árbol, en cuanto a la composición botánica, es el alto porcentaje de gramíneas encontrado bajo el área de influencia de la copa. Algunos autores (Montoya & Mesón, 1980) atribuyen esto último a que las gramíneas, en el caso de las templadas, alcanzan su máximo crecimiento a intensidades de luz menores, con una tasa de radiación fotosintética para el estrato herbáceo de entre el 35 y el 50 % de la radiación incidente; dichas tasas de luz parecen ser suficientes para el crecimiento de las gramíneas en relación a las requeridas por las leguminosas y además se ven favorecidas por el aumento del nitrógeno del suelo debajo de los árboles. Esta situación es muy semejante a la hallada en numerosos censos botánicos realizados en el área de influencia de la copa de los árboles. Además, las especies que crecen bajo los árboles tienen un retardo en casi todas sus fenofases (crecimiento, floración, fructificación y senescencia), lo cual lleva a una predominancia de especies tardías en respuesta a las condiciones favorables bajo los árboles (Ovalle & Squella, 1996; citados por Pérego, 2002) lo que permite en el caso de las especies invernales, un período de pastoreo más prolongado en la primavera.

Puerto, et al., (1980) estudiaron el efecto del arbolado sobre los estratos inferiores de vegetación en distintas comunidades de pastizal en la provincia de Salamanca, considerando por separado tres localizaciones (bajo la copa, en la proyección del borde de la misma sobre el suelo y alejado del tronco). Esto permitió una tipificación de las comunidades, donde se dio un efecto de convergencia que diluye en gran parte las diferencias bajo la copa; y hacia el borde de la copa, la composición específica muy distinta de las orientaciones N y S. Estas diferencias en las orientaciones, permiten establecer a grandes rasgos dos grupos de especies: a) dependientes y b) independientes del árbol.

El primer grupo (especies dependientes del sol) resulta bastante homogéneo para todos los casos, pudiéndose citar, entre otras muchas, a *Dactylis glomerata* L., *Hordeum murinum* L., *Bromus mollis* L., *Bromus sterilis* L., *Vulpia myuros* (L.) Gmel., *Bellis perennis* L., *Taraxacum officinale* Weber, *Geranium molle* L., *Vicia lathyroides* L.

Las especies en las que se aprecia un notable alejamiento del árbol son mucho más variables para las distintas comunidades. Entre ellas está: *Trifolium arvense* L., *Anthoxanthum aristatum* Boiss., etc. Se pueden añadir otras como *Agrostis castellana* B et R., *Poa bulbosa* L., y *Trifolium striatum* L., que, sin embargo son frecuentes bajo árboles en algunas comunidades.

Como resultado de una valoración cualitativa empleando afinidades (coeficiente de Czechanovski), se trató de resaltar la disimilitud entre los pares de muestras (norte y sur) de cada uno de los enclaves, y con la aplicación de la noción de espectros de diversidad (H' de Shannon-Weaver), en la que se indica el incremento en la diversidad que se produce al fusionar las dos muestras (norte y sur) frente a la media de sus valores de diversidad individuales; se observa como la mayor heterogeneidad se produce en la proyección del borde de la copa sobre el suelo, como consecuencia de la extinción más rápida del efecto el arbolado hacia el sur. Dichas diferencias son menores hacia la copa, aunque todavía apreciables respecto al pastizal abierto. A partir del análisis de los datos surge, que a una distancia considerable de los árboles, se encuentra una heterogeneidad básica, debida al azar en comunidades mal estructuradas, pero que posiblemente adquieren niveles mayores de dependencia con variaciones ambientales a pequeña escala en las de mejor estructura, a lo que se le agrega que en la organización subsiguiente, en la que obviamente el arbolado no presenta una influencia tan directa. Por lo tanto, en la forma de transecciones a partir del tronco de los árboles, se puede apreciar las variaciones en la intensidad del efecto, dejando establecido de manera muy clara su carácter discontinuo; al mismo tiempo, se hace evidente la convergencia originada por la presencia de los árboles (Puerto, et al., 1980).

En lo que respecta a la composición botánica, como porcentaje de la disponibilidad, Pérego, (2002), en su ensayo de cargas (baja, media y alta) para un sistema de silvopastoreo con *Euclyptus grandis*, observó que existe un incremento con respecto a las condiciones iniciales de las especies consideradas como pastos finos/ tiernos, destacándose entre ellos al *Paspalum notatum* y *Panicum milloides*. En lo que se refiere a los pastos ordinarios/duros y las malezas, se registró una disminución de 7% y 35.7 %, respectivamente, comparados con las condiciones iniciales. Con la particularidad de que éstas últimas presentaron los mayores descensos en las cargas media y altas.

d. Calidad.

En los resultados obtenidos por Jackson, et al., (1998) se registro un aumento de la calidad de las pasturas bajo los árboles. La concentración de nitrógeno en la pastura fue mayor bajo los árboles, si se las compara con las áreas entre los árboles, a pesar de haber registrado niveles iguales de biomasa, esta diferencia se debe al mayor nivel nutricional que se encuentra debajo de los árboles. Este resultado indica que mientras la remoción de los árboles estaría aumentando el rendimiento de la pastura, este aumento estaría compensado por una disminución en la calidad del forraje. Otro de los trabajos que hace referencia a la calidad de las pasturas.

Anderson, et al., (1987) obtuvieron datos que revelan un mayor contenido de nitrógeno en planta y una mayor producción de biomasa en un bosque de *Pinus radiata* de siete años de edad en el oeste de Australia.

También se pudo observar que con densidades intermedias y altas (760 y 1140 árboles/Ha) en algunas áreas libres de residuos las pasturas todavía permanecían verdes luego de tres o cuatro días comparadas con aquellas expuestas a plena luz. Castilhos, (1999) (citado por Saibro, 2001) notó que en un bosque de *Araucaria mearnsii* con densidades de 1000 y 1666 árboles/Ha, *Brachiaria brizantha* cv. Marando, *Panicum maximum* cv. Gatton y *Eragrostis plana* mantenían a pesar de las heladas registradas durante el invierno de 1998 forraje de mayor calidad, gracias al efecto protector de los árboles.

Wilson, (1998), encontró que la calidad de la pastura medida como porcentaje de hoja verde y porcentaje de nitrógeno del forraje fue más alta en las parcelas con árboles, especialmente bajo *Eucalyptus*, comparadas con la pastura a campo abierto. La diferencia en el porcentaje de nitrógeno entre la pastura bajo *Eucalyptus* y a pleno sol, fue más pronunciada en las últimas cuatro cosechas de un ciclo de ocho años, (1.38 vs 1.03 % ($P<0.05$); 1.21 vs 0.88 % ($P<0.05$); 0.94 vs 0.69 % ($P<0.05$) y 0.74 vs 0.56% ($P<0.05$)); un comportamiento similar fue observado bajo acacia y leucaena.

Gutamis, et al., (2001) analizaron la calidad de seis forrajeras tropicales que se encontraban bajo dos densidades de *Pinus elliottii*, (200-400 árboles/ ha) y un testigo a pleno sol, comprobaron un aumento significativo en el contenido de proteína, y un descenso tanto en la fibra detergente neutro como en la celulosa en las densidades crecientes. Comparando los resultados obtenidos bajo sombra con aquellos a pleno sol, se observó un incremento en proteína bruta, fibra detergente ácido, lignina, cenizas y en la digestibilidad. A su vez hubo descensos en la fibra detergente neutro, hemicelulosa y celulosa. La sombra afecta principalmente el rendimiento y el tejido estructural de la planta (fibra detergente neutro y hemicelulosa), a pesar de un aumento en la digestibilidad y el alto contenido de proteína cruda del forraje producido en la sombra. También hay un considerable descenso en el contenido de hemicelulosa, que se refleja en el bajo nivel nutritivo, lo que significa un contenido menor de energía disponible para la alimentación de los animales. Kephart y Buxton, (1993); (citados por Gutamis, et al., 2001) probaron especies C3 y C4 bajo distintos niveles de sombreado, sus resultados mostraron que las forrajeras C4 disminuyen el contenido celular de la pared y la digestibilidad de la materia seca aumenta con los niveles de sombra, probablemente por las diferencias anatómicas (reducción del tamaño de las células).

Por otra parte para Campbell, (1946); quien trabajó en la determinación de los valores de pastoreo sobre la vegetación nativa comprobó que el uso del fuego como una herramienta en los silvopastoriles disminuye los riesgos de incendio y promover una mayor calidad en el forraje.

e. Distribución.

Los resultados obtenidos por Jackson, et al., (1998) muestran que no existieron mayores cambios en la distribución de las especies con el aumento de las distancias desde los árboles. Para la mayoría de las especies, la relación "presente-ausente" no mostró diferencia entre las siete posiciones analizadas en el experimento.

Algunas especies mostraron una tendencia a aumentar o disminuir de acuerdo con la distancia desde los árboles, pero estas tendencias representaron cambios menores. Por otra parte Jackson cita varios trabajos donde la distribución de las especies herbáceas fue afectada, dentro y fuera del área de influencia de los árboles, debido a la reducción de la luz solar provocada por la canopia, que puede alcanzar niveles de hasta 65%.

f. Malezas.

Existe la tendencia de que algunas poblaciones de malezas en los sistemas silvopastoriles aumentan comparadas con las situaciones de pastura abierta. Sin embargo, la mayoría están asociadas a los residuos acumulados de las sucesivos raleos y podas. En el corto plazo algunas malezas anuales reducen la capacidad de pastoreo, pero hay evidencia de que con el desarrollo de la canopia de los árboles no son capaces de competir; mas las malezas perennes son un problema a largo plazo y es aconsejable que sean tratadas de la forma clásica (con aplicaciones de herbicidas). Uno de los factores de mayor importancia en minimizar las malezas, es poder escoger el momento oportuno para realizar las operaciones silviculturales tratando de minimizar la cobertura por residuos y lograr mantener la presión de pastoreo sobre el forraje (Percival, et al., 1984).

Una de las mayores consecuencias de la remoción de la cobertura arbórea es la modificación del régimen térmico de la superficie del suelo, particularmente la amplitud diurna, es mayor en la superficie de un suelo desnudo que bajo una canopia densa. Las semillas de las malezas usualmente muestran un nivel mayor de germinación bajo regímenes de temperaturas alterados comparados con temperaturas constantes (Aldrich, 1984). Los estudios clásicos de fotocontrol en la germinación de semillas, han mostrado que la fotoestimulación de la semilla requiere una exposición a una fuente lumínica donde logre estabilizar una relación alta fitocromo rojo lejano / fitocromo rojo, aunque el efecto potencial de la luz puede ser anulado si el contenido de Pfr es inmediatamente reducido con un pulso saturado de radiación rojo lejano. La semilla expuesta en el suelo a una luz filtrada a través de una cobertura de hojas (baja relación rojo/rojo lejano) podría ver impedida su germinación; sin embargo al abrir la canopia, aumenta la relación y este cambio sería suficiente para promover la germinación (Vasquez-Yanes & Orozco-Segovia 1994; citados por Pearcy, 1994).

El sombreado tiene implicancias similares a la fragmentación de estolones y rizomas en cuanto a las estrategias de control. Por un lado la planta pierde capacidad de rebrote por falta de acumulación de reservas que no se reponen y pronto se favorece la actividad de los herbicidas sistémicos, aumentando la proporción de parte aérea y tornando a las yemas más receptivas a los carbohidratos y por lo tanto receptivas al herbicida. Schmidt y Blazer, (1968) citados por los mismos autores determinaron que bajas intensidades de luz provocaban un escaso desarrollo, y una disminución en las reservas de carbohidratos y una inhibición en la utilización del nitrógeno, el cual se acumula en las raíces.

Los autores también hacen referencia a un trabajo de Goncalvez, (1988) que trabajando con *Cyperus rotundus* demostró el efecto del sombreado en el crecimiento aéreo y subterráneo, encontrando que aumentos en los niveles de sombreado ocasionaban disminuciones en la parte aérea con reducciones significativas en el número de bulbos y tubérculos.

El sombreado afecta un número importante de características relacionadas a la capacidad de infestación de *Cynodon dactylon*, dentro de las cuales se encuentra el número de brotes que se reduce hasta en un 95%, resultando la variable más afectada por el factor luz, lo que provoca una disminución del porcentaje de infestación de 20 veces. También se reduce el largo total del estolón en un 80 %, y se incrementa el largo de entrenudos. La combinación de entrenudos más largos y menor número de brotes por entrenudos es la que explica el menor número de brotes/centímetro. Las reducciones en la parte aérea y sistema radicular son 86 y 87% respectivamente donde la parte aérea en condiciones de sombra constituye el 95%, lo que aumenta significativamente la relación fitomasa aérea/fitomasa radicular. También se registran reducciones diferenciales de los parámetros peso de las hojas (85%) y peso aéreo total (86%) que disminuyen el área foliar, y por ende el área foliar específica (favoreciendo la actividad de los herbicidas). La composición química también responde a las variaciones lumínicas aumentando el porcentaje de nitrógeno de las hojas, ya que el menor crecimiento vegetativo que se da en condiciones de baja luminosidad conduce a mayores concentraciones de nitrógeno en las hojas (García Artola, et al., 1996).

3. Componente forestal.

Los árboles son el componente permanente de un sistema silvopastoril y determinan condiciones microclimáticas particulares sobre el sub-bosque forrajero, siendo el nivel de sombreado el factor más significativo, determinando el rendimiento de materia seca (MS) de las pasturas (Anderson & Batini, 1983; Shelton et al., 1987; Polla, 1992; García & Couto, 1997; citados por Marasca, 1999). Los sistemas multiestratificados favorecen el componente arbóreo en cuanto a captación de luz por su mayor altura, fijando la producción de la vegetación herbácea sujeta a la densidad poblacional forestal y su adaptación fisiológica a baja intensidad lumínica incidente a nivel del suelo (Veiga & Serrao, 1990; citado por Marasca, 1999). La interferencia entre árboles y pastura también puede ocurrir a través de modificaciones en la disponibilidad de nutrientes, humedad y a porcentajes de alopatía (Couto et al., 1998; citados por Marasca, 1999).

Las características de la especie arbórea, la densidad de población, y la distribución espacial de los árboles, determinan el manejo silvicultural, estableciendo la intensidad de la competencia con la vegetación herbácea por los recursos del medio. Los árboles con sistemas radiculares más extensos, capaces de explorar el perfil del suelo a profundidades mayores comparada con la vegetación del sub-bosque, ofrecen mayor competencia por agua y nutrientes (Mnidoool, 1985; García & Couto, 1992; Yunusa et al., 1995; citados por Marasca, 1999).

El nivel de sombreado puede ser definido por el tamaño y el área de la copa de los árboles, espaciamiento utilizado, edad y orientación de las hileras de plantación (García & Couto, 1997; citados por Marasca, 1999).

Eucalyptus es considerado un género adecuado para sistemas silvopastoriles, pues algunas especies tienen copas estrechas, las cuales dejan penetrar una mayor cantidad de luz directa o difusa a nivel del suelo, cuando los espaciamientos y manejos son adecuados, presentando también un sistema radicular desarrollado que explora el suelo en mayor profundidad. Hay una variación muy grande de especies dentro del género, cerca de 500, con diferentes características morfológicas y de calidad de madera, con desarrollos relativamente rápidos (Couto et al., 1998; citados por Marasca, 1999).

Poblaciones forestales más o menos densas afectan de manera diferente el crecimiento de especies forrajeras del sub-bosque, en función de la competencia por los recursos naturales disponibles. La calidad y la cantidad de luz transmitida al sub-bosque a través del dosel de vegetación arbórea se alteran rápidamente a medida que los árboles crecen. En muchas plantaciones comerciales, el dosel alcanza su desarrollo en 1 o 2 años, provocando una caída de la radiación a menos de 30% y se reduce la relación rojo / rojo lejano a niveles muy bajos comparado con los ambientes abiertos (Shelton, 1993; Silva, 1998; citado por Marasca, 1999). Los efectos directos de esas alteraciones espectrales son una gran reducción en el crecimiento de las especies herbáceas, y cambios en composición botánica a favor de las especies más tolerantes al sombreado.

En un sistema silvopastoril seminatural caracterizado por *Albizia lebbek* y una mezcla de plantas herbáceas naturales y mejoradas, Pentón & Blanco, (2001) estudiaron el nivel de sombra proyectada y su variación estacional, observando que durante el período lluvioso llegó a presentar valores de 51,7 %, mientras que con la llegada de la estación invernal la caída de las hojas de los árboles trajo consigo una significativa disminución de este indicador, que se ubicó en un 36.9 %. Bajo esta condición ocurre un aumento significativo en el contenido de proteína y cenizas en el pasto, lo cual depende en gran medida, de la composición botánica del tapiz.

La presencia de árboles puede afectar la evaporación de las plantas herbáceas del sub-bosque, debido a las variaciones microclimáticas de energía radiante incidente y la velocidad de los vientos. Lynch et al., (1980); citado por Marasca, 1999) observaron que la utilización de las cortinas rompe vientos, permitieron una mayor producción de forraje, sobre todo en períodos de déficit hídrico, que se traducían en mayores ganancias de peso vivo de los ovinos y mayor producción de lana. Gregory, 1995; (citado por Marasca, 1999) en una revisión sobre la utilización de rompe vientos, encontró efectos benéficos en la reducción de la velocidad de los vientos promoviendo una reducción en la evaporación del suelo y de la transpiración de las plantas. Vientos fuertes provocan el cierre estomático, con pérdida de turgencia, reducción de la fotosíntesis y disminución del crecimiento. Mediciones micrometeorológicas realizadas en plantaciones comerciales, muestran que al interior de la plantación la velocidad de los vientos puede ser reducida drásticamente, con una menor ocurrencia de extremos climáticos de frío o calor y donde la humedad relativa tiende a ser mayor. (Knowles, et al., 1992; Krause, et al., 1993; citados por Marasca, 1999).

La competencia de la pastura reduce significativamente la supervivencia en la línea de siembra, la altura y el diámetro durante el crecimiento, incluyendo el número de ramas, además del incremento de las enfermedades y el daño por insectos. El efecto del estrés provocado por la competencia es diferente según la pastura y la especie arbórea que se utilice. El hábito de crecimiento de las pasturas determina la forma en que las plantas van a explotar el espacio y las fuentes. Así, por ejemplo, la arquitectura de una especie erecta probablemente permita que llegue mayor radiación para la fotosíntesis creando una menor competencia por luz, humedad y espacio comparada con una especie estolonífera. Las diferencias en la producción de fitomasa por encima y por debajo de la superficie entre los árboles multipropósito en respuesta a la competencia por la pastura, demuestran la necesidad de considerar todos los atributos biológicos de las plantas con respecto al estrés, tolerancia y habilidad competitiva de los árboles multipropósito (Lambri, et al., 1998).

Según los resultados obtenidos por Constantini, et al., (1992), en su estudio sobre el efecto de la competencia de las pasturas sobre el desarrollo de *Pinus caribea* variedad honduriensis en el sur este de Queensland, los resultados indican que el control de la pastura más allá de la línea basal de la cual es normal en el manejo; aumenta el volumen de crecimiento temprano (seis años) alrededor de un 30 %.

La densidad óptima depende de los objetivos que se persigan. Si el propósito es aumentar el volumen de madera utilizable /ha, entonces altas densidades como las utilizadas son apropiadas. Sin embargo, si lo que se pretende es la producción de la pastura, las bajas densidades son aconsejables. Por lo tanto se concluye que generalmente densidades de 50-100 árboles/Ha permiten unir el objetivo de producir la madera y la pastura a nivel satisfactorio, al menos durante la primera mitad de una rotación de 25 años. (Anderson, et al., 1987).

4. Componente animal

El componente animal contribuye dentro de los sistemas silvopastoriles a la disminución de los costos de implantación de los montes y a la manutención de los mismos, ya que ellos controlan el crecimiento de la vegetación herbácea que se desarrolla bajo los árboles. El pastoreo contribuye a reducir la competencia entre árboles y pastura, reduce los riesgos de incendio, y mejora el reciclaje de nutrientes del suelo.

El pastoreo de los sistemas silvopastoriles posee una serie de ventajas, tanto para el árbol como para la vegetación herbácea acompañante, el suelo y el animal, en relación a cuando se pastorea a cielo abierto. Entre las ventajas más importantes se encuentra la calidad del forraje que consumen, constituida por gramíneas de buena calidad. Siendo mayor su importancia durante el período invernal debido a que las gramíneas que crecen debajo de la copa son especies de alto valor forrajero (*Bromus*, *Piptochaetium*, *Stypa*, etc.) que ayudan a mejorar enormemente la calidad de la dieta de los herbívoros.

Sin embargo, los animales pueden provocar ciertos daños a través del pisoteo, ramoneo o rotura de los árboles en la etapa de crecimiento. Pérego (2002) señala que tanto el pisoteo como el ramoneo son de poca importancia como factor de daño sobre el crecimiento del árbol. Contrariamente se aprecia un efecto de la carga en la rotura de ramas y/o árboles cuando se aumenta el número de animales por ha. La mayor parte de esos daños se producen al inicio del pastoreo, cuando el animal comienza a pastorear dentro de la forestación. La zona de mayor daño por pisoteo y roturas se produce donde los animales establecen su lugar de descanso.

Otro de los efectos del árbol sobre los animales es la sensación de bienestar que encuentran a su sombra, principalmente durante la época estival, donde la temperatura puede estar hasta 7°C por debajo de la temperatura a cielo abierto. Durante los meses invernales el efecto es inverso, las temperaturas son más elevadas que en el exterior de los árboles. Ello es importante para el caso del ganado lechero, ya que el disponer de sombra evita que disminuya la producción de leche. Este efecto de bienestar ayuda a mantener la estabilidad térmica corporal por una menor pérdida de energía para disipar calor en los meses estivales o bien en los meses invernales un menor consumo de tejido graso para elevar la temperatura corporal. Por ello es que las producciones animales a esperarse en estos sistemas serán mayores que en sistemas pastoriles desprovistos de árboles (Pérego, 2002).

El mismo autor en la provincia de Corrientes, Argentina, instaló un ensayo en una plantación de *Eucalyptus grandis* implantada en el otoño del año 2000, a una densidad de 833 plantas/Ha (3*4 m), con una altura promedio de 1.7 m y un diámetro a la altura del pecho (DAP) de 1.46 cm; donde evaluó, la evolución de vaquillonas de un año de edad con tres cargas, baja (0.54), media (0.73), y alta (0.91). Los resultados obtenidos durante el primer año de pastoreo muestran una muy buena ganancia de peso, logrando 0.440 kg. diarios (238 días de pastoreo) en el tratamiento de carga baja, 0.299 (225 días) y 0.218 kg. (168 días) para la carga media y alta, respectivamente. Estos últimos valores se debieron a que en el tratamiento de carga media hubo un período de seca durante la época estival y en la carga alta por un menor tiempo de pastoreo y al efecto de la sequía.

Los cambios morfológicos y fisiológicos de las plantas forrajeras sombreadas pueden reducir el consumo de energía digestible, perjudicando el desempeño animal. Hight et al., (1968); citado por Marasca, (1999) observaron que borregas de la raza Romney Marsh alimentadas con *Lolium perenne* sombreado fueron un 29 % más livianas, en función de una reducción del consumo de materias seca de 13.8 %, comparadas con aquellas alimentadas bajo el tratamiento sin sombra. La reducción del consumo de la gramínea sombreada estuvo asociada a una menor digestibilidad in vitro de la materia seca, en función de un menor contenido de carbohidratos no estructurales (CNE) y un mayor contenido de celulosa + hemicelulosa + lignina. Samarakoon et al., (1990); citados por el mismo autor atribuyen la reducción del consumo de los animales, alimentados con *Pennisetum clandestinum*, a una mayor proporción de tallos, una menor proporción de hojas y una reducción de la patabilidad en función de la menor concentración de los CNE.

Otros autores atribuyen una menor calidad de las gramíneas sombreadas debido a una menor digestibilidad in vitro de los constituyentes de la pared celular, al aumento en el contenido de lignina, la reducción de los CNE y el contenido de pared celular de los tejidos de las plantas (Burton et al., 1959; Wilson & Wong, 1982; Samarakoon et al., 1990; citados por Marasca, 1990).

5. Componente suelo

Existe información de que los árboles también inciden sobre el suelo, modificando varias de sus propiedades. Dentro de las de mayor importancia se pueden citar los aumentos en la disponibilidad de nitrógeno y las variaciones en el régimen hídrico. Campbell et al., 1994; citado por Wilson, (1998) observó que el secado del suelo particularmente entre los 10 y 50 cm ocurre más rápido bajo los árboles, y esto es más notorio cuando nos referimos a Eucalyptus. Por lo que en una secuencia de años secos, la competencia entre árboles y pastura por agua del suelo compensa cualquier influencia positiva de la sombra de los árboles en la capacidad de aporte de nitrógeno del suelo. Tras una exhaustiva revisión de la literatura, Campbell et al., 1994; hallaron que los árboles tienen una influencia positiva en la fertilidad del suelo a través del aumento en la actividad microbiana bajo la canopia. Sin embargo el potencial de incremento en el crecimiento de la pastura a través del aumento en la disponibilidad de nitrógeno por el sombreado de los árboles puede ser contrarrestado por el uso extremo del agua por parte de las canopias de los árboles (Wilson, 1998). La presencia de mantillo en la superficie del suelo promueve la infiltración del agua y reduce el escurrimiento y la evapotranspiración, influyendo sobre la dinámica de los flujos de agua y los regímenes de humedad conjuntamente con la materia orgánica del suelo (Swift, 1987; citado por Anderson Lloyd. et al., 1993).

Por otra parte los trabajos realizados por Anderson, et al., (1987), no mostraron cambios en los suelos debido a la densidad de los árboles ni cambios en el pH, pero sí hubo incrementos en la fertilidad, aumentando el carbono orgánico, el nitrógeno total, el bicarbonato de fósforo, y los cationes intercambiables; todos ellos como consecuencia del sombreado.

Jackson et al., (1998), sostiene que los suelos bajo los árboles tienen mayores niveles de carbono orgánico y una mayor cobertura de mantillo comparado con las áreas de los suelos entre los árboles. Belsky et al., (1989) y Georgiadis, (1989), observaron que los mayores niveles de mantillo sobre el suelo estarían contribuyendo al aumento de los niveles de nutrientes bajo el suelo, conjuntamente con la materia orgánica (Campbell et al., 1994; citado por Jackson et al., 1998). Dado los efectos beneficios de los árboles en los nutrientes del suelo, la remoción de los árboles estaría teniendo implicancias a largo plazo en lo que se refiere a la dinámica de los nutrientes del suelo. Las modificaciones en los nutrientes del suelo varían con las especies y las condiciones del sitio.

Las tendencias en el rendimiento, la absorción y la calidad de las pasturas, indican que bajo los árboles la fertilidad es mayor que en las áreas entre los árboles. El impacto de la alteración provocada por los árboles en el estatus de nutrientes en el crecimiento de la pastura es consecuencia entonces de la disponibilidad de agua.

Otro aspecto que debe ser considerado es la capacidad del componente arbóreo en traslocar nutrientes desde las zonas más profundas del suelo hacia la superficie, donde quedan disponibles para las plantas de raíces más superficiales (Veiga & Serrao, 1990; citados por Marasca, 1999). Estos resultados son muy similares a los encontrados por Pérego, (2002) quien analizó composición química del forraje creciendo a cielo abierto y debajo del área de la copa, en una situación de monte con 18 % de cobertura arbórea durante tres años; encontrando que la cantidad de los elementos creciendo bajo el área de la copa eran 40.4 %; 44.4 %; 103.8 % y 33.3 % superior en proteína bruta, fósforo, potasio y sodio, respectivamente, con respecto al forraje que crecía cielo abierto, indicando mejores condiciones de nutrición o mayor disponibilidad de dichos elementos.

6. Uso del agua en sistemas silvopastoriles

Eastham et al., (1990) evaluaron los efectos de la densidad de plantación sobre la eficiencia del uso del agua por parte de los árboles y la pastura; relacionando, la transpiración de los árboles y la evaporación de las pasturas con sus respectivas producciones de biomasa para estimar la eficiencia a densidades de 2150, 304, y 82 árboles/Ha. Según los datos aportados por los autores cuando la densidad de los árboles disminuye, es común que la competencia por agua sea menor en la zona donde se solapan árboles entre sí, donde el sombreado mutuo es reducido y la conductancia en el límite del estrato de la canopia se incrementa. En un sistema agroforestal, la densidad de los árboles también afecta la transpiración de los cereales o pasturas asociadas, modificando el microclima, compitiendo por la intercepción del agua de lluvia y la absorción del agua del suelo. La evaporación de las pasturas es generalmente más alta en las densidades menores y la evaporación del agua del suelo es menor en las densidades más altas, esto genera un incremento en la competencia por agua cuando se aumenta la densidad de los árboles. El rendimiento de la pastura y la eficiencia en el uso del agua es consistentemente menor con las densidades más bajas debido a una menor proporción de asimilados traslocados hacia la producción de raíces. La baja producción de pastura esta asociada con una reducción en la radiación que atraviesa la canopia de árboles y a los menores contenidos de humedad del suelo. Esto sugiere que las altas densidades (2150 árboles/Ha) no son apropiadas para el pastoreo. La evaporación de la pastura resulta ser menor y la eficiencia del uso del agua mayor para las densidades intermedias (304 árboles /ha) comparadas con las densidades más bajas (82 árboles /ha)

Wilson, (1998) cita datos encontrados por Eastham & Rose, (1990) para Eucalyptus y Blesky (1994) para Acacia que indican que las pasturas y las raíces de los árboles estaban compitiendo por el agua del suelo a una profundidad de por lo menos un metro. En la práctica, la eficiencia de las pasturas no tiene importancia porque bajo pastoreo, la canopia de los árboles es permanente y las hojas de la pastura son removidas, por ello es inevitable que la pastura vaya a sufrir una competencia significativa cuando el agua del suelo es limitante.

Jackson, et al., (1998), encontraron que dentro de sus experimentos, trabajando con árboles vivos y muertos, los primeros deprimieron el rendimiento de la pastura en menor grado en los suelos de menor fertilidad, demostrando que los efectos de los árboles sobre la disponibilidad de agua son más limitantes para el crecimiento. Los efectos de los *Eucalyptus* en la humedad del suelo no se restringen a la zona bajo el canopy, hay datos como los aportados por Wilson J. R., (1998), que indican que el secado del suelo también ocurre entre los 1.8 y 3.6 m, desde la base del tronco, en forma más rápida y con mayor extensión que para otros árboles.

Más allá del caso particular de los *Eucalyptus*, existe una interacción positiva entre los árboles y los cultivos, debido al incremento de agua en los estratos del suelo, hecho que considera una mayor intercepción del agua por parte de los árboles, el aporte vía escurrimiento de las ramas y el aumento en la infiltración del agua (Jimenez Otarola 1989; citados por Anderson Lloyd, et al., 1993). También se da una mayor conservación de la humedad del suelo, debido a la reducción de la evapotranspiración como efecto de la cobertura vegetal (Penman, 1948; Caloer, 1972; Eastman y Rose, 1988; Grewal y Abrol 1986; Carder et al., 1991, también citados por Anderson Lloyd, et al., 1993).

D. CALIDAD DE LUZ

Bajo condiciones naturales, las plantas en la parte inferior de un dosel experimentan no sólo una reducción en la cantidad de radiación, también sufren una alteración en la calidad espectral de luz. Esas alteraciones de absorción preferencial en la región de ondas azul y rojas (660 nm) por la clorofila, provocan un aumento en la proporción de radiación en la zona de onda rojo lejano (730 nm), reduciendo la relación rojo/rojo lejano (Schmitt & Wulff, 1993; citados por Marasca, 1999). Las alteraciones en la calidad de luz son percibidas por los citocromos y las alteraciones en la cantidad por los criptocromos. Ambos son responsables de las respuestas de elongación de la plantas.

Gilbert, et al., (1995) estudiando aspectos sobre la fotomorfogénesis y la dinámica de la canopy hace referencia a los trabajos de Smith, (1982)L; Casal & Smith, (1989); Smith & Whitelam, (1990); Smith (1993); donde estos autores sostienen que las señales de transducción de los fotoreceptores de la familia de los fitocromos proveen a las plantas la capacidad de percibir las variaciones relativas de los flujos de longitudes de onda roja y de rojo lejano. Esta capacidad ha sido propuesta como de valor ecológico en la percepción de la proximidad de las plantas vecinas y las consecuentes respuestas de evadir la inducción de sombra. La dinámica en el desarrollo y regeneración de las comunidades vegetales son función de las plantas vecinas. Ésta es explicada por los fisiólogos como una interacción competitiva en términos de comportamiento de las plantas en forma individual que caracteriza esa comunidad. El tamaño desigual es uno de los factores de mayor significancia en la competencia entre plantas, pudiendo ser trasladado en grandes diferencias en la sobrevivencia y sucesos reproductivos de las plantas (Weirner y Caswel, 1987; Schmitt et al., 1987; citados por Gilbert, et al., 1995).

A partir de estas consideraciones surgen diferentes hipótesis sobre la competencia. La competencia asimétrica según Weiner, 1994; citados por Gilbert, et al., (1995) significa que las plantas más grandes tienen una mayor ventaja competitiva sobre aquellas de menor tamaño, lo que lleva a que en determinada población los individuos que oportunamente logren un mayor tamaño inicial tendrán más chance de capitalización, aumentando la probabilidad de sobrevivir y reproducirse. Estas ideas tienen implicancias sustanciales para el entendimiento de las estructuras poblacionales, los mecanismos de competencia interplanta en todos los niveles de jerarquía, y la importancia de la competencia como fuerza selectiva de evolución. La asimetría es generalmente mayor cuando la competencia es por luz con relación a la que se da por los recursos del suelo. La visión general de la competencia por luz como la planteada por Weiner, (1990) es aquella que ocurre solamente en plantas lo suficientemente grandes como para sombrearse unas a las otras. Investigaciones paralelas a nivel fisiológico han mostrado que esta visión es incompleta y hay algunas omisiones en las descripciones de las interacciones entre plantas vecinas. Las plantas serían capaces de detectar la competencia potencial de los vecinos, e iniciar cierto desarrollo antes de que ocurra el sombreado (Ballaré et al., 1987,1989,1990; Smith et al., 1990; citados por Gilbert, et al., 1995). Dentro de una canopia, las proporciones de radiación rojo y rojo lejano son moduladas a través de la reflexión de las hojas. Los pigmentos fotosintéticos absorben radiación roja pero no roja lejano, y luego de la interacción de la vegetación la relación R/RL es reducida comparada con la luz del día no filtrada (Holmes y Smith, 1975,1977; citados por Gilbert, et al., 1995). Según el autor, dentro de las canopias, la distribución de la radiación muestra cambios diurnos típicos de cantidad, con reducciones adicionales, causadas por las variaciones en la cobertura de las nubes. Las mediciones de la radiación que se propaga horizontalmente muestra un descenso en la densidad de flujo de cada canopia en crecimiento. La radiación recibida por las hojas de los árboles será una combinación de una alta densidad de flujo, alta relación R/RL desde la superficie del canopia y una reducción en el flujo de densidad y una reducción en la relación R/RF desde los flujos cercanos que se propagan horizontalmente. La relación R/RL dentro de la zona plana horizontal de la canopia suministra una señal que le permite a la planta determinar la densidad de la canopia. La señal indica la cantidad de clorofila contenida en los órganos, como hojas de las plantas alrededor. Una reducción en la relación R/RL en la radiación propagada horizontalmente dentro del canopia de los árboles causa un incremento en la tasa de crecimiento del tallo principal. El porcentaje de incremento está linealmente relacionado al foto equilibrio de los fitocromos, la radiación propagada horizontalmente también se ve afectada pero de forma indirecta por la distancia entre árboles.

Cruz et al., (2001) sostienen que la competencia por luz debe ser analizada como un efecto simple y continuo de la sombra de una especie sobre la otra. Bajo la sombra natural, la pastura aumenta la eficiencia de uso de la radiación (RUE) comparada con la situación de pleno sol, y sus hojas presentan el máximo de asimilación de CO₂. Estos valores altos de RUE y de asimilación pueden explicarse por el mejor nivel en la nutrición nitrogenada de las pasturas en condiciones de sombreado como consecuencia de una mayor mineralización, cuando el nitrógeno es limitante.

Esto fue demostrado por Wilson & Wild, (1991); (citados por Cruz et al., 2001) quienes comprobaron que sin suelo el efecto benéfico de la sombra no existe. En condiciones de mayor estrés hídrico, es posible asociar mayor disponibilidad de nitrógeno con un mejor uso del mismo por las plantas a la sombra, como consecuencia de la reducción de la demanda climática.

1. Radiación

La energía de onda corta del sol (400-3000 nm) absorbida por el suelo y tejido vegetal, es remitida como energía de onda larga (calor), o reflejada de nuevo al espacio contribuyendo al albedo de la tierra. La presencia de clorofila, carotenos y otros pigmentos permite a las hojas de las copias sean capaces de absorber fuertemente fotones en la región del espectro de radiación fotosintéticamente activa (400-700 nm) (Salisbury & Ross, 1969; Wooley, 1971; Mass & Dunlap, 1989; citados por Asner, et al., 1998). La fracción PAR (radiación fotosintéticamente activa) absorbidas por las copias de las plantas (fPAR) afecta significativamente la fotosíntesis de la copa, la asimilación del carbono y la tasa de evaporación (Ehleringer & Pearcy, 1983; Balcoch & Hutchinson, 1986; Collatz et al., 1991; Norman, 1993; también citados por Asner, et al., 1998). Una comparación entre plantas, maderas y formas de vida graminoides realizada en la Savannas de Texas revelaron mayores valores de refractancia en las hojas para la pastura a través de la región visible, mientras que las plantas leñosas tuvieron valores mayores a través de la región cercana al infrarrojo. La masa, la delgadez, y el contenido de clorofila en las hojas pueden interactuar dinámicamente para la mantención de relaciones similares en las propiedades ópticas de las hojas en la región de PAR, aun a través de fuertes gradientes en la intensidad de luz dentro de las copias (Lee & Graham, 1986; Poorter et al., 1995; citados por Asner, et al., 1998). Los tallos leñosos absorben PAR en cantidades comparables al material verde de las hojas, por lo que no habría diferencias significativas en la absorción (Asner, et al., 1998).

Acciares, et al., (1994), analizaron los efectos de la densidad arbórea en la penetración solar y producción de forraje en rodales de álamos; manejando cuatro tratamientos: 625 416; 312 y 250 árboles/Ha; con una pradera como control donde la pastura dominante era *Bromus unioloides*, *Lolium multiflorum*, *Paspalum dilatatum* y *Cynodon dactylon*, encontrando que la modificación en la distribución espectral de la radiación solar tiene una marcada influencia sobre la fotosíntesis (Wong y Wilson, 1980); el crecimiento (Ludlow y Wikson 1971; citados por el autor del trabajo) y en la producción subyacente de la pastura (Anderson & Batini, 1983; también citados por Acciares, et al., (1994). El análisis de los datos concuerdan con estas afirmaciones, observándose que con densidades de 312 y 250 árboles/Ha los registros lumínicos ascendieron al 72 y 88 %, respectivamente de los valores obtenidos en el pastizal; mientras que con densidades de 625 y 416 árboles/ha se alcanzaban valores significativamente menores ($P < 0.5$) de 34 y 51 % respectivamente. En lo que se refiere a la cobertura vegetal presentó un comportamiento similar, ya que los valores se ubicaron en orden decreciente en relación a las densidades. La mayor disponibilidad en la parcela sin árboles siempre fue significativamente más alta ($P < 0.5$) que en los tratamientos.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

A. LOCALIZACIÓN Y SUELOS

1. Descripción de la región

La región de Areniscas comprende varias formaciones, entre las que por su extensión, Areniscas de Tacuarembó y Rivera con alrededor de 600.000 ha, Yaguarí con 850.000, y Fraile Muerto con 370.000 ha, constituyen las principales unidades de esta región que incluye la isla cristalina de Rivera y un complejo mosaico de unidades de mapeo en el departamento de Cerro Largo.

La temperatura media es de unos 24,6 °C en enero y de 12,3 °C en julio, la precipitación media anual se aproxima a los 1.300 mm, el déficit hídrico, si se produce, es de corta duración y el período de heladas muy variable entre años, se extiende desde mediados de mayo hasta primeros días de septiembre.

2. Descripción de los suelos

Los suelos de la zona tienen como material generador las Areniscas de Tacuarembó y sedimentos arenosos cuaternarios. Presentan un relieve en colinas no rocosas, con praderas arenosas de 50 a 60 cm de espesor, de color amarillento grisáceo, de pH 5,6 con 0,8 a 2% de materia orgánica y alto contenido de aluminio intercambiable. Los suelos profundos se localizan en las lomas y laderas altas, apareciendo suelos superficiales donde el relieve es más fuerte y praderas planas.

La fertilidad es muy baja y presentan alto riesgo de erosión en régimen de agricultura. La capacidad de almacenaje es de unos 150 mm (Corsi et al., 1973), lo que junto con la presencia de especies estivales muy competitivas, le confieren alta capacidad de tolerancia a la sequía.

A continuación se presenta la descripción de los tres grupos CONEAT con los suelos dominantes y asociados que se encuentran en la zona de muestro:

7.32 Este grupo ocupa extensas zonas en los alrededores de la ciudad de Tacuarembó, entre los arroyos Tranqueras y Batovi. El material geológico está constituido por areniscas de Tacuarembó, de color rosado o areniscas retransportadas apoyadas sobre la formación Tacuarembó. El relieve está formado por colinas sedimentarias no rocosas con pendientes entre 6 - 10%. Los suelos dominantes son Luvisoles Ocrícos/Melánicos Abrupticos Típicos (Praderas Arenosas gris amarillentas) muy profundos de color pardo amarillento oscuro, textura arenoso franca, bien drenados y fertilidad muy baja; y Acrisoles Ocrícos/Abrupticos (Praderas Arenosas) de color pardo amarillento oscuro, textura arenoso franca, bien drenados y fertilidad extremadamente baja.

La vegetación es de pradera estival, existiendo en algunas zonas pasturas finas que permiten realizar invernadas. Si bien en uso es pastoril puede realizarse agricultura de verano con medidas intensas de conservación. Integra la unidad Tacuarembó de la carta a escala 1:1.000.000 (D.S.F).

GO 3.11 Son llanuras bajas, adyacentes a vías de drenaje. Las pendientes son prácticamente de 0%, aunque puede haber mesorelieve. Los suelos son principalmente Gleysols Lúvicos Melánicos (Gley húmicos), de texturas variables, aunque generalmente finas, muy profundos y Fluvisols Heterotexturales Melánicos (Suelos Aluviales), con texturas variables, muy profundos. Pueden ocurrir inundaciones por periodos de tiempo variable. La vegetación es normalmente de selva fluvial y parque cerca de las vías de drenaje e hidrófila, herbazal limpio, en los lugares mas alejados. En depresiones donde el drenaje es más pobre pueden aparecer pajonales. El uso de este grupo esta limitado por el riesgo de inundación a pastoril de verano.

GO 3.21 Comprende las llanuras medias y altas, adyacentes o no a vías de drenaje. Las pendientes son prácticamente de 0%, aunque puede haber mesorelieve. Los suelos son Planosols Dísticos Ócricos Úmbricos, de textura variable pero generalmente franca a franca arenosa, profundos de colores variables y drenaje imperfecto. Asociados, se encuentran Brunosols Subéutricos Típicos (Praderas Pardas hidromórficas), de texturas francas, colores oscuros, profundos y drenaje imperfecto. Puede haber un pequeño porcentaje de Solonetz Solodizados Ócricos. Estos suelos no sufren, salvo casos excepcionales, inundaciones pero debido a su mal drenaje pueden pasar encharcados algún tiempo. La vegetación es hidrófila, herbazal limpio y pradera estival. El uso es pastoril, principalmente de verano. Son zonas aptas para el cultivo de arroz, que actualmente se hace pero en pequeña escala.

3. Descripción de la vegetación

La producción de forraje estacional tiene una distribución muy estable entre años, con un fuerte pico de primavera y un pronunciado déficit durante el invierno. El tapiz denso se integra fundamentalmente por especies estoloníferas estivales que ofrecen una gran producción desde fines de primavera hasta el comienzo del otoño, cuando comienza a disminuir la calidad del forraje, cuyo valor nutritivo y crecimiento son mínimos en el invierno. Las leguminosas nativas son muy escasas, mientras que las malezas perennes son frecuentes.

Tabla IV. Producción de forraje anual para areniscas Tbó (ton MS/ha)

	Prim.	Ver.	Oto.	Inv.	Total
Cuchillas	1,6	2,5	0,7	0,4	5,1
Bajos	2	2,5	0,7	0,3	5,1

Fuente: Pérez Gomar y M Bemhaja, 1991

4. Descripción y ubicación de los sitios

Los tres primeros sitios se encuentran dentro del predio " EL Pajonal" del Sr. Fernando Kuster, ubicado en el Km. 245 de la Ruta 26. El predio, dedicado a la cría, dispone de una superficie de 430 Ha, donde se manejan 1,6 UG/Ha. bajo un sistema de pastoreo continuo de carga variable. Los sitios I y II se ubican en el potrero 1 de 70 Ha, separados por una pequeña cañada. El sitio III se encuentra en el potrero 4 de 50 Ha.

El sitio IV se ubica en la Estación Experimental "La Magnolia", perteneciente al INIA- Tacuarembó Regional Norte, en un potrero de 35 Ha.

a. Sitio I

Se compone de un grupo de árboles con una edad de 17 años, que ocupan un área de aproximadamente 320 m², sobre una loma de pendiente suave con orientación. Su población es de 20 plantas con una distancia entre hilera de 5,5 m y 1,5 m entre fila. Las especies presentes son: *Melia azedarach* en un 50%, y el resto corresponde a *Eucalyptus tereticornis*. El promedio de altura para el grupo es de 21,2 m. con un dap (diámetro promedio a la altura del pecho) de 32,3 cm para los paraísos y de 44,8 para los *Eucalyptus*.



Figura I "EL Pajonal " (Potrero I.a)

b. Sitio dos

*A diferencia del primero se ubica sobre una loma de pendiente moderada a fuerte, con signos de erosión, hacia el lado Este. Este grupo de árboles se compone de 7 árboles de la especie *Eucalyptus terti cornis*, con un promedio de edad de 25 años, con distancias de plantación de 2,5m por 2,5 m. Este grupo ocupa un área de 120 m², con un promedio de altura de 23,6 m y un dap también promedio de 62,3 cm.*



Figura II "EL Pajonal " (Potrero I.b)

c. Sitio tres

Este sitio posee dimensiones mayores a los anteriores, por lo que se lo ha considerado como un monte. La especie presente es *Eucalyptus tereticornis*, se estima la edad en aproximadamente 40 años y abarca un área de 9.780 m². Las distancias de plantación es de 2,5 m en la fila y 5.5m en la entrefila, que determinan una densidad inicial de 725 árboles/Ha que en la actualidad se encuentra con aproximadamente 300 plantas/Ha . La altura promedio es de 23,4m, con un dap promedio de 56,2 cm. Este monte se ha talado en varias oportunidades según el dueño del establecimiento para su uso como leña y para la extracción de postes. El monte se encuentra sobre una ladera con poca pendiente baja hacia el sur donde corre una pequeña cañada.



Figura III "EL Pajonal " (Potrero IV)

d. Sitio cuatro

El sitio cuatro, es un grupo de 50 árboles con 10 años de edad y que ocupa un área de 700 m². La especie, *Eucalyptus grandis*, es distinta a la de grupos anteriores, debido a la antigüedad de la plantación. El promedio de altura es de 20,7m, con un dap promedio de 35,2cm. La distancia de plantación es de 3m entre fila y 3m para la entrefila. Si se considera la posición topográfica se encuentra sobre una loma suave, que da a una cañada sobre el lado Oeste.

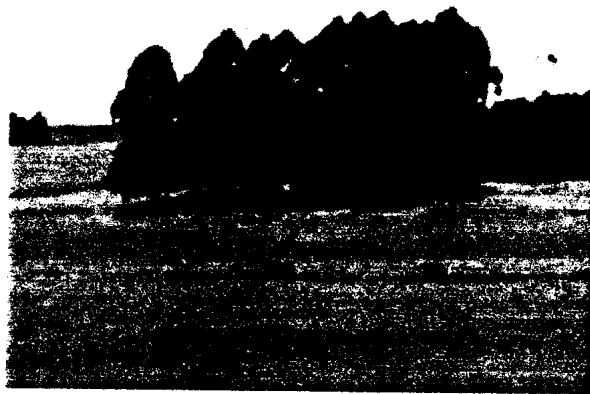


Figura IV " La Magnolia"

B. DISEÑO EXPERIMENTAL Y ANÁLISIS ESTADÍSTICO

1. Hipótesis de muestreo

Se parte de la hipótesis de que las sombras modifican las condiciones ambientales en lo que respecta a la cantidad y calidad de luz a nivel del suelo, humedad y temperatura, longitud de las horas de insolación, luminosidad, actividad fotosintética y crecimiento, balance hídrico y pH del suelo; siendo éstas condiciones determinantes de un tapiz vegetal. Esta evolución se manifiesta en el corto y largo plazo, pudiéndose observar como una respuesta a la sombra proyectada por una pared, techo o cubierta arbórea.

Estos cambios pueden tener ventajas desde el punto de vista forrajero (estacionalidad y calidad) dada la presencia de especies gramíneas (C3) poco probables sin el efecto de sombras parciales. Es el caso de especies de los géneros foráneos, *Brachipodium*, *Festuca*, *Dactylis* y *Lolium*; o las nativas, *Axonopus compressus*, *Cebadilla*, *Setaria argentinensis*, *Stypa hialina* y *Stypa megapota mica*. También se pueden esperar ventajas productivas en lo que se refiere a la producción animal, por las razones explicadas anteriormente.

Las sombras de un árbol o un monte, sobre una superficie horizontal tienen diferentes longitudes o áreas según sea su orientación cardinal y ubicación topográfica. Esto genera ambientes con relaciones de tiempo sombra/sol de distintos rangos de amplitud y momentos del año y con radiaciones cualitativamente diferentes. La dinámica poblacional de un tapiz natural puede determinar distintas frecuencias de algunas especies en particular frente a la posición relativa de los componentes sombra (altura de los árboles, especies, densidad del follaje, distancias, etc.).

2. Definición de la unidad de muestreo

El método que se empleó para definir la unidad de muestreo fue adaptado de Gonzales Bernández et al., 1969; citado por Puerto et al., 1979. Se utilizó un cuadrado de 10 * 10 cm de lado; el cual se encuentra unido a través de una varilla de 1,5 m de largo a otro cuadrado de iguales dimensiones, lo que nos permitió tomar muestras en áreas adyacentes.



Figura V Material de campo.

La información se registró en planillas de campo que incluyan todas las variables a medir. Las áreas adyacentes se evaluaron cada 0,5m en los primeros cuatro metros (zona bajo el canopia) de una transecta de 40 m a partir de la base del tronco de un árbol ubicado en uno de los bordes del grupo o monte considerado; luego la evaluación se realizó cada 1,5 m, logrando un total 32 pares de datos por transecta. Cada área se identificará con un número y letra que se corresponden con las distancias desde la base del tronco, obteniendo de esta forma 32 cuadros A y 32 cuadros B.

Se trazaron 4 transectas por sitio de muestreo que se correspondían con las direcciones cardinales (N, S, E, W), donde se efectuó el procedimiento descrito en el párrafo anterior para cada una.

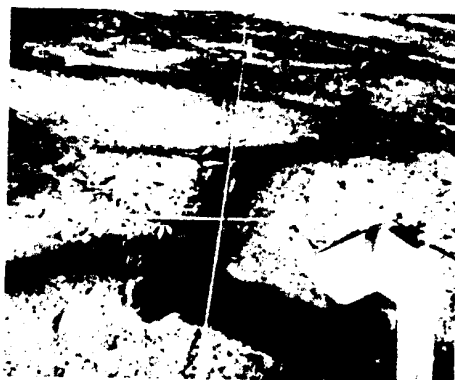


Figura VI Mediciones en la transecta

A. Análisis estadístico

Se realizó un análisis particular de cada orientación para determinar las diferencias que puedan existir entre cada una, mediante un Test de Pearson sobre distintas clases que surgen del agrupamiento de pares de datos.

De esta forma se separan estas clases ya sea por especies o por grandes tribus.

Estivales

- Paniceae
- Andropogoneae
- Chlorideae

Invernales

- Poae ó Festuceae
- Arundinaceae
- Agrostidae

Fueron realizados análisis de varianzas (ANOVAS) para las variables de rendimiento (Kg.MS/Ha., altura, % resto seco y suelo desnudo) para testear la hipótesis de diferencias entre sitios y de orientaciones dentro de cada sitio. Para comparar la composición botánica de los sitios y de las orientaciones dentro de cada sitio se realizaron ANOVAS basados en test de aleatorización.

Los análisis fueron realizados utilizando los paquetes estadísticos SAS (V.8.1) y Multiv (V. 2000). Este último paquete realiza análisis multivariados basados en test de aleatorización, por lo que fue utilizado para el estudio de las variables con distribución normal, como lo son la frecuencia de especies relevadas por sitio y por orientación.

Se hizo un análisis multivariado de coordenadas principales que consideró las variables descriptas anteriormente. Con los datos ordenados en una matriz se determinaron distintos agrupamientos, utilizando distancias Euclidianas o Coeficiente de Jaquards; estos agrupamientos se confeccionaron al nivel de especies o de tribus.

La presencia y frecuencia de las especies, resumidas por coeficiente de similitud y distancia, fueron presentadas en dendrogramas que asocian sitios más parecidos en composición botánica.

B. DETERINACIONES EN LA PASTURA

1. Disponibilidad y altura del forraje

Para la determinación de la disponibilidad y altura del forraje se utilizó, el método de doble muestreo; según los principios y supuestos citados por Moliterno, 1997.

- ❖ *En primer lugar se recorrió el área seleccionada.*
- ❖ *Luego se procedió a elegir una zona reducida en la cual se marcará una escala de tres o cinco puntos(según el estado y composición de la pastura), que servirá de referencia para el muestreo posterior. Para la construcción de la escala se utilizó como unidad de muestreo un cuadrado de $0,2 * 0,5m$ de lado ($0,1 m^2$). Cuando se logró identificar el punto que presentaba mayor crecimiento, se le marcó y numero como el punto más alto de la escala; luego se procedió de la misma manera pero con el punto de menor crecimiento. Después de haber marcado los extremos se ubicaron los puntos intermedios.*
- ❖ *Tras haber identificado todos los puntos, se tomaron los registros de altura, midiendo con una regla desde el nivel del suelo hasta el punto más alto a partir del cual la densidad del perfil de la pastura comienza a decrecer; se midieron tres datos de alturas dispuestos en la diagonal del cuadrado, se calculó el promedio de la altura y se registró en la planilla de campo.*

- ❖ Luego se recorrieron las transectas depositando el cuadrado en los lugares de muestro, estimando la similitud existente con respecto a los puntos la escala definida anteriormente, registrando conjuntamente las medidas de altura. Una vez finalizado la estimación y el registro de altura para cada una de las transectas de un determinado sitio, se cortaron cuadrados similares a los identificados en la escala, con tijera de aros al ras del suelo, se los colocó en un bolsa de nylon claramente identificada con el número de sitio, la transecta correspondiente y el punto de la escala, para poder obtener luego el dato de rendimiento de cada punto expresado en Kg./Ha.MS.



Figura VII Cortes de los cuadros para la determinación de la escala

Las bolsas fueron llevadas al laboratorio, donde se registró el peso fresco de la muestra y luego de ser secadas a estufa durante 48 has a una temperatura de 60°, se determinó por diferencia los Kg. MS /Ha.

Los datos se analizaron por sitio, y dentro de este se promediaron las dos transectas A y B de cada orientación.

Para la variable disponibilidad se hizo un análisis factorial, utilizando el siguiente modelo:

$$\text{disponibilidad} = \text{sitio orientación sitio*orientación.}$$

La variable altura se analizó de igual forma que la disponibilidad, considerando para este caso el modelo:

$$\text{altura} = \text{sitio orientación sitio*orientación.}$$

2. Suelo descubierto

El dato correspondiente a suelo descubierto (SD) se estimó en forma porcentual dentro de la unidad de muestreo, considerando como tal, las áreas que se encontraban sin vegetación, o aquellas en las zonas bajo influencia del canopy de los árboles donde el suelo se encontraba cubierto por mantillo.

3. Restos secos

El resto seco (RS) fue estimado también dentro de la unidad de muestreo y en forma porcentual tomando considerando la vegetación que se encontraba en estado de senescencia.

A las variables RS y SD por sitio y por orientación, se les ajustaron los modelos de regresión lineal y cuadrática según la distancia al tronco para determinar su comportamiento

4. Composición botánica

La composición botánica fue relevada registrando la cobertura del total de especies que se encontraban en cada unidad de muestreo. Para estudiar si existe asociación entre diferentes niveles de clasificación de las especies y los sitios o las orientaciones, se construyeron tablas de contingencia, analizadas por Chi Cuadrado (χ^2).

5. Estado fenológico

La determinación del estado fenológico de cada una de las especies fue registrada de acuerdo a una escala donde:

- ❖ 1 → se correspondía con estado vegetativo.*
- ❖ 2 → se correspondía con floración.*
- ❖ 3 → se correspondía con estado semillazon. (se desgranaba la espiga o panoja al frotarla en la palma de la mano)*

Para determinar la existencia de asociación entre el estado fenológico de las especies y la distancia desde el tronco para los distintos sitios y orientaciones que se relevaron, se realizaron tablas de contingencia analizadas por Chi ² (χ^2).

6. Descripción de los montes

Para cada uno de los montes se registraron: la altura de los árboles, diámetro a la altura del pecho (DAP), y el diámetro de la copa.

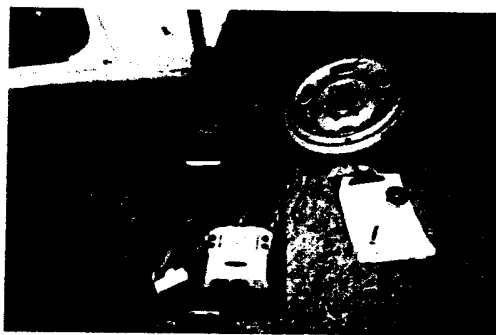


Figura VIII Material para la medición de los árboles

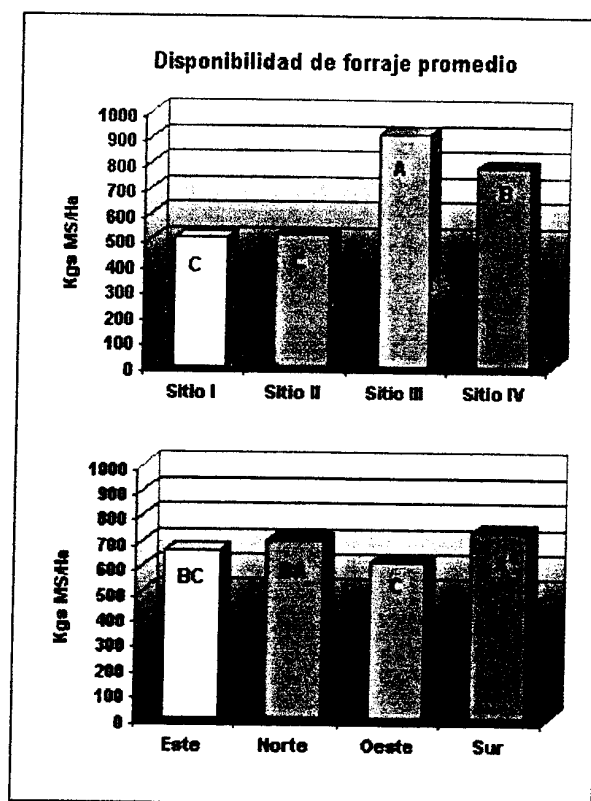


Gráfico I. Disponibilidad de forraje promedio de cada sitio y cada orientación (Kg. MS/ha).

También se consideraron los efectos promedios, por ejemplo, el análisis de los sitios por las orientaciones, y el de las orientaciones por sitio.

Cuando se describen los resultados obtenidos con los sitio, (Gráfico II) siempre trabajando con ($P > 0.1$), se observa que:

- ❖ Sitio I. Presenta la orientación Sur como la de mayor disponibilidad, luego Este en una posición intermedia, y con la menor disponibilidad se encuentran Norte y Oeste.
- ❖ Sitio II. En este caso el análisis separa, a la orientación Sur; Norte; y en forma conjunta Este y Oeste.
- ❖ Sitio III. Los datos no son significativos, por lo que el análisis no detecta diferencias entre orientaciones.
- ❖ Sitio IV. Se agrupan las orientaciones Sur y Norte como las de mayor disponibilidad, y Este y Oeste con la menor.

Estos datos confirman de alguna manera la hipótesis, donde se considera que las orientaciones Este y Oeste no deberían presentar diferencias en disponibilidad (Kg. MS/Ha), ya que las horas de insolación que ambas reciben son similares. Por otro lado, la hipótesis sostiene que Sur y Norte, al no recibir iguales horas de insolación, sí deben presentar diferencias.

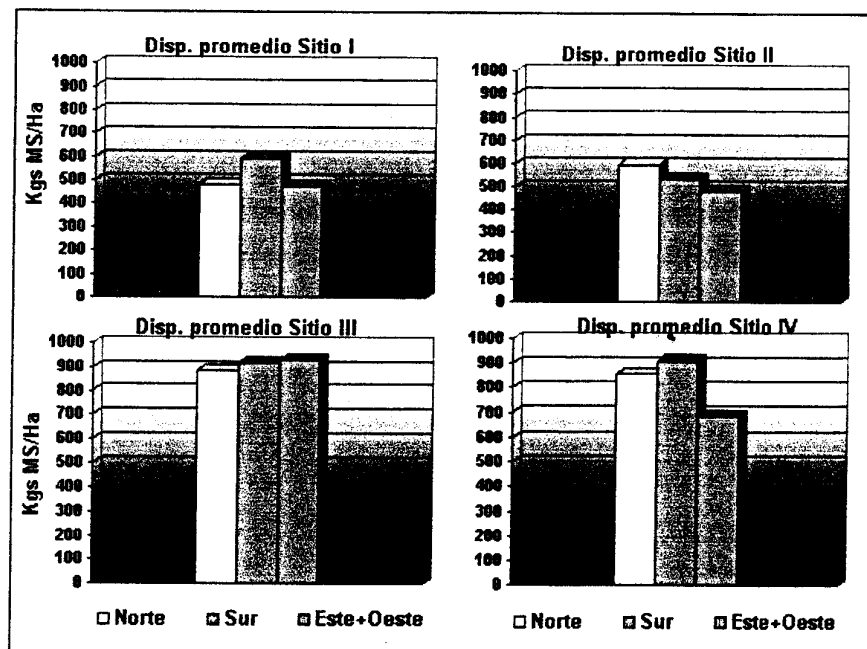


Gráfico II. Disponibilidad promedio de los sitios según orientación (Kg. MS/ha).

Al analizar los resultados de las orientaciones, en el gráfico III, también con ($P > 0.1$), se observa que se agrupan las orientaciones Este y Oeste por un lado y Sur y Norte por otro, lo que confirma nuevamente en parte la hipótesis a la que se hacía referencia en el párrafo anterior; ya que Sur y Norte no muestran diferencias entre sí.

- ❖ Este y Oeste. Aquí el análisis separa a los sitios III y IV como los de mayor disponibilidad, seguidos por el sitio II, y finalmente el sitio I.
- ❖ Sur y Norte. Presentan también al sitio III y IV como los de mayor disponibilidad, sin embargo el sitio I y II aparecen en forma conjunta con la menor disponibilidad.

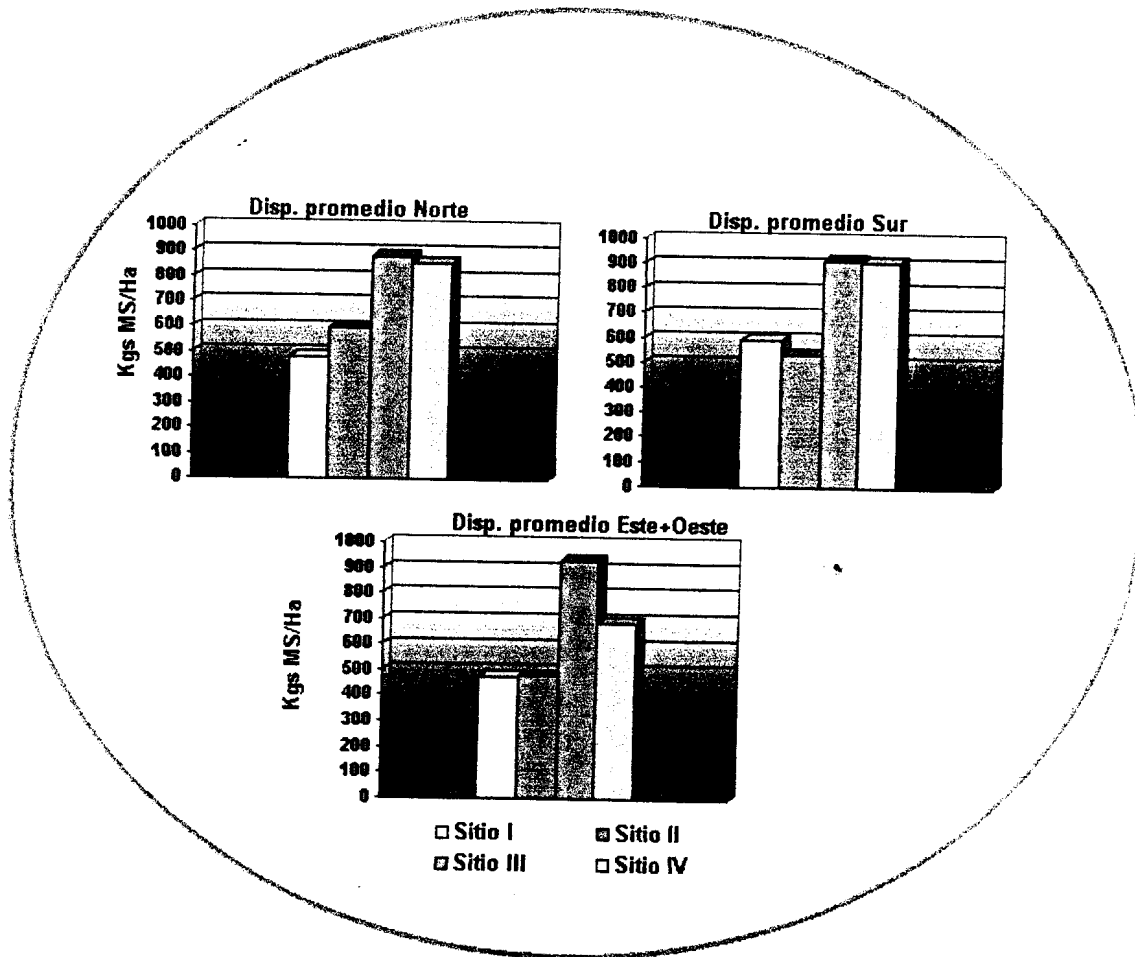


Gráfico III Disponibilidad promedio de las orientación según sitios (Kg. MS/ha).

2. Altura del Forraje

A diferencia de lo ocurrido con la disponibilidad, el promedio de altura para los sitios presentó diferencias significativas ($P > 0.1$), sin embargo cuando se promedió la altura para las orientaciones las diferencias desaparecen.

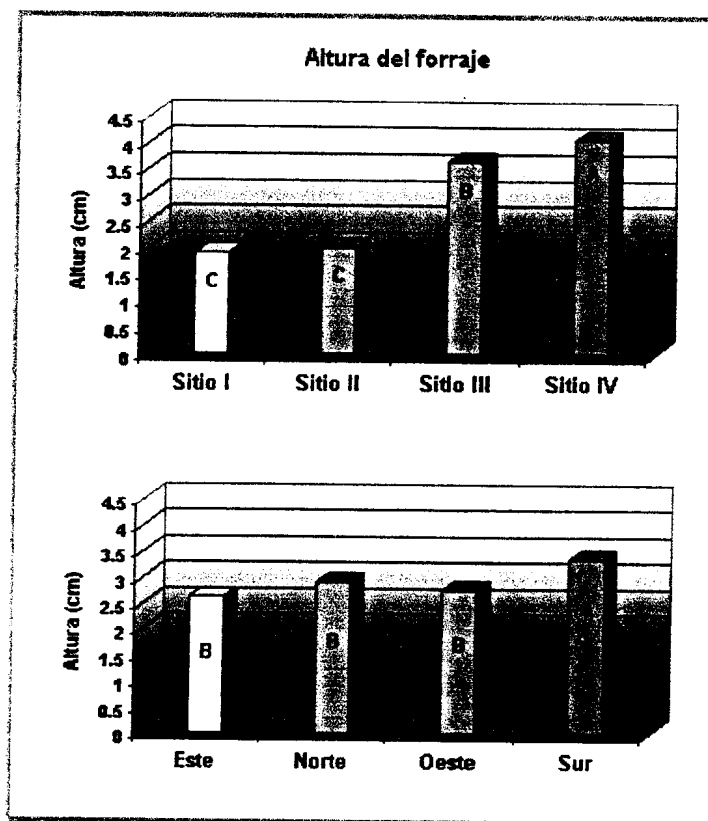


Gráfico IV Altura promedio para cada sitio y cada orientación (cm).

En el gráfico IV, se presentan los resultados de los contrastes de los efectos promedios con el Test (LSD), para los cuatro sitios y para las orientaciones. Los sitios I y II, aparecen con los registros más bajos, de igual forma a lo que sucedía con la disponibilidad, luego está el sitio III, y con los valores más altos se encuentra el sitio IV. En este caso particular las razones que explican el comportamiento de los sitios I y II, son las mismas que las citadas para el caso de la disponibilidad para los otros sitios. También puede deberse a los descansos, pero no se debe descartar el posible efecto suelo que no fue analizado; o el efecto de la sombra que podría estar produciendo cambios en el crecimiento vegetativo modificando su hábito rastrero en algunas especies a erecto, según Amparo (1987) citado por García Artola, et al, 1996.

Cuando se estudiaron los resultados de las orientaciones se observó que la orientación Sur se separó como la de mayor altura, no existiendo diferencias significativas para el resto de las orientaciones.

Si se analiza la altura en función de la distancia al tronco, se observa que no existen grandes diferencia en los sitios (gráfico V) o en la orientaciones (gráfico VI) a lo largo de la transecta.

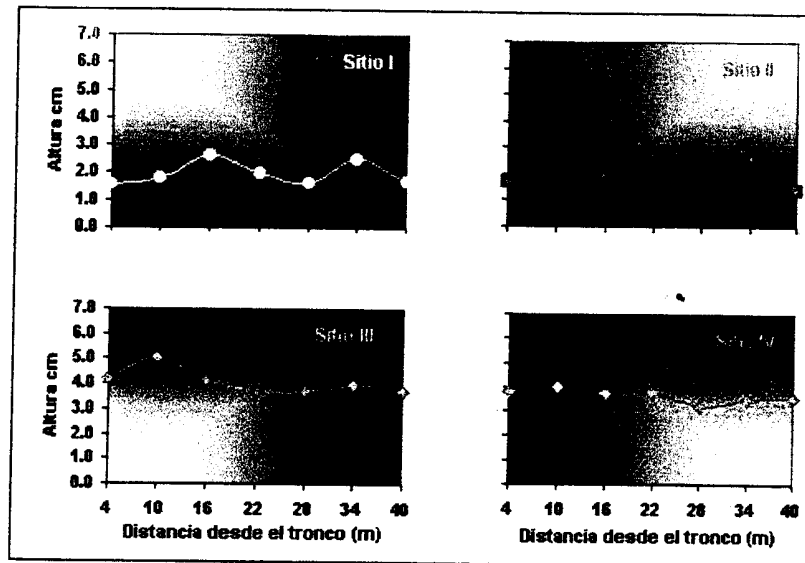


Gráfico V Altura promedio de los sitios (cm).

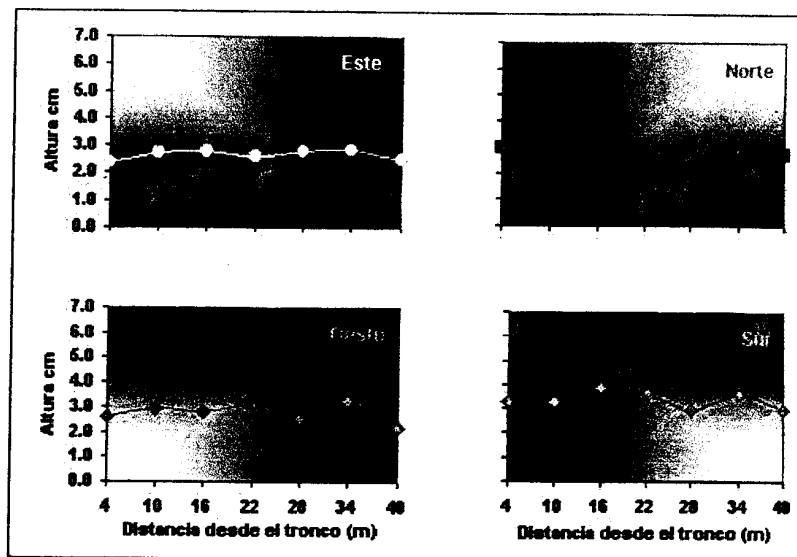


Gráfico VI. Altura promedio en las orientaciones (cm).

También se ajustaron modelos de regresión lineal y cuadrática a partir de los valores de altura según la distancia desde el tronco. (Ver Anexo II.). La altura en el sitio I, ajustó una regresión cuadrática, con signo negativo en la orientación Este, con un valor de R^2 muy bajo. El sitio II, mostró una asociación lineal positiva para la orientación Oeste, y una asociación cuadrática negativa para el Sur, ambas con valores de r^2 muy bajos. Por otro lado el sitio III, ajustó una regresión lineal con signo negativo únicamente para la orientación Oeste, con un valor de $r^2=0.21$. Por último el sitio IV presentó un ajuste lineal positivo para el Este y cuadrático positivo para el Norte.

B ANALISIS DE LOS RESULTADOS DE RESTO SECO Y SUELO DESCUBIERTO

Los resultados de los análisis no coinciden con lo que plantea la hipótesis de trabajo, donde en la orientación Sur se debería presentar un aumento o un descenso con una pendiente mayor o menor a la de la orientación Norte debido a la diferencia en horas de sombra. Por otro lado Este y Oeste deberían comportarse de forma intermedia comparadas con las orientaciones anteriores.

1. Resto Seco

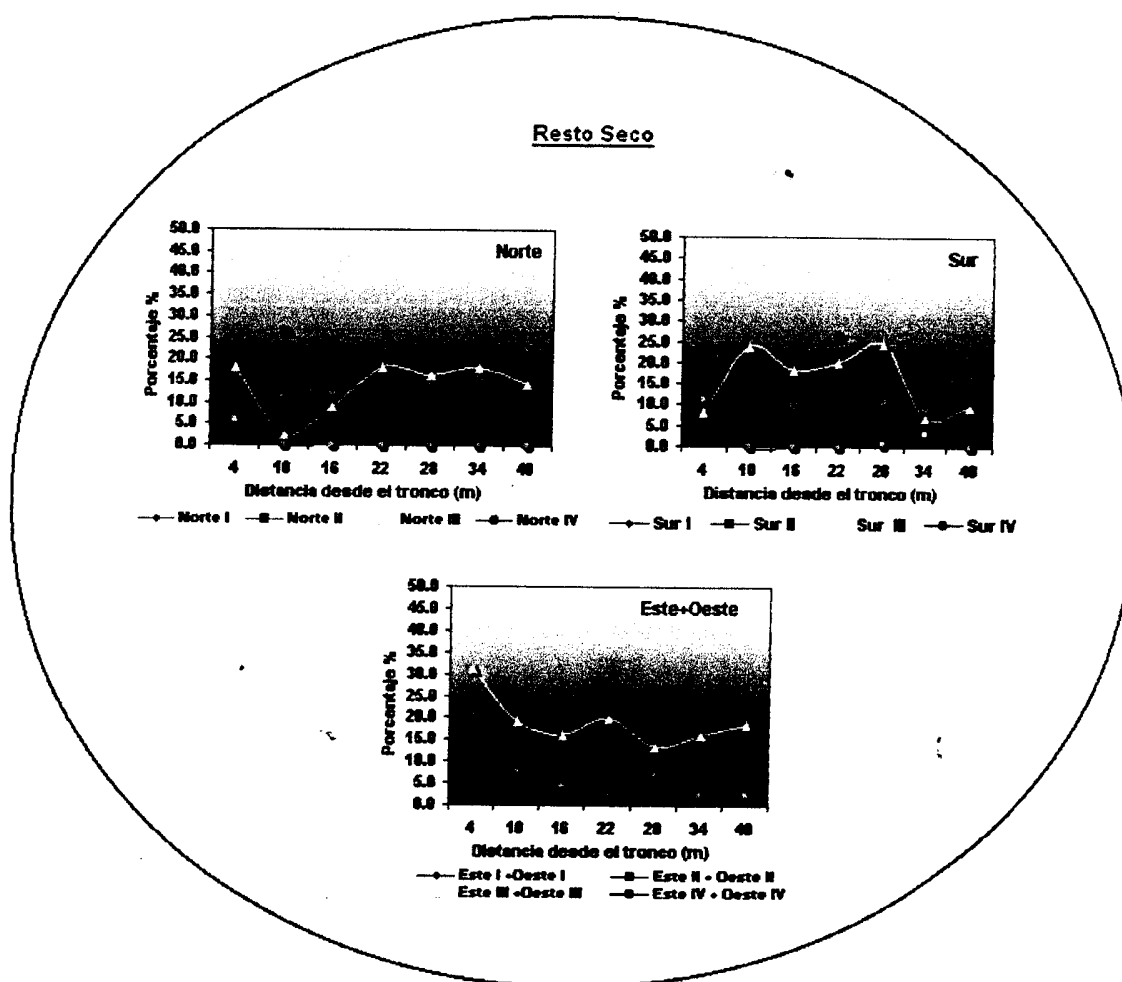


Gráfico VII. Porcentaje promedio de Resto Seco para las orientaciones

Como se ve en el gráfico VII, la orientación Norte no presentó ajuste para los modelos analizados en ninguno de los sitios. Si nos referimos a las orientaciones , para el Sur, hubo ajuste cuadrático con un máximo en la zona intermedia de la distancia desde el tronco, para el sitio I. Finalmente para la orientación Este+Oeste el sitio III presentó un ajuste cuadrático, con un mínimo en la región media de la transecta. Por otro lado en el sitio IV, presenta una regresión lineal significativa decreciente, con valores máximos cercanos al tronco. (Ver Anexo III)

A pesar de existir algunos ajustes entre la variable y la distancia, no se puede considerar al efecto sombra como responsable del comportamiento observado en los sitios y las orientaciones. Como ejemplo, Schmitt et al., 1987, citado por Marasca, 1999 sostiene que las plantas sombreadas pueden perder biomasa por abscisión de las hojas más viejas ya que la fotosíntesis no es capaz de mantener la demanda respiratoria; esto podría ser una de las causas de mayor resto seco en el área de influencia de la sombra. Sin embargo, Wilson, (1998) encontró que la calidad de la pastura medida como porcentaje de hoja verde fue más alta en parcelas donde existían árboles, especialmente bajo Eucalyptus, comparadas con la pastura a campo abierto.

2. Suelo Descubierto

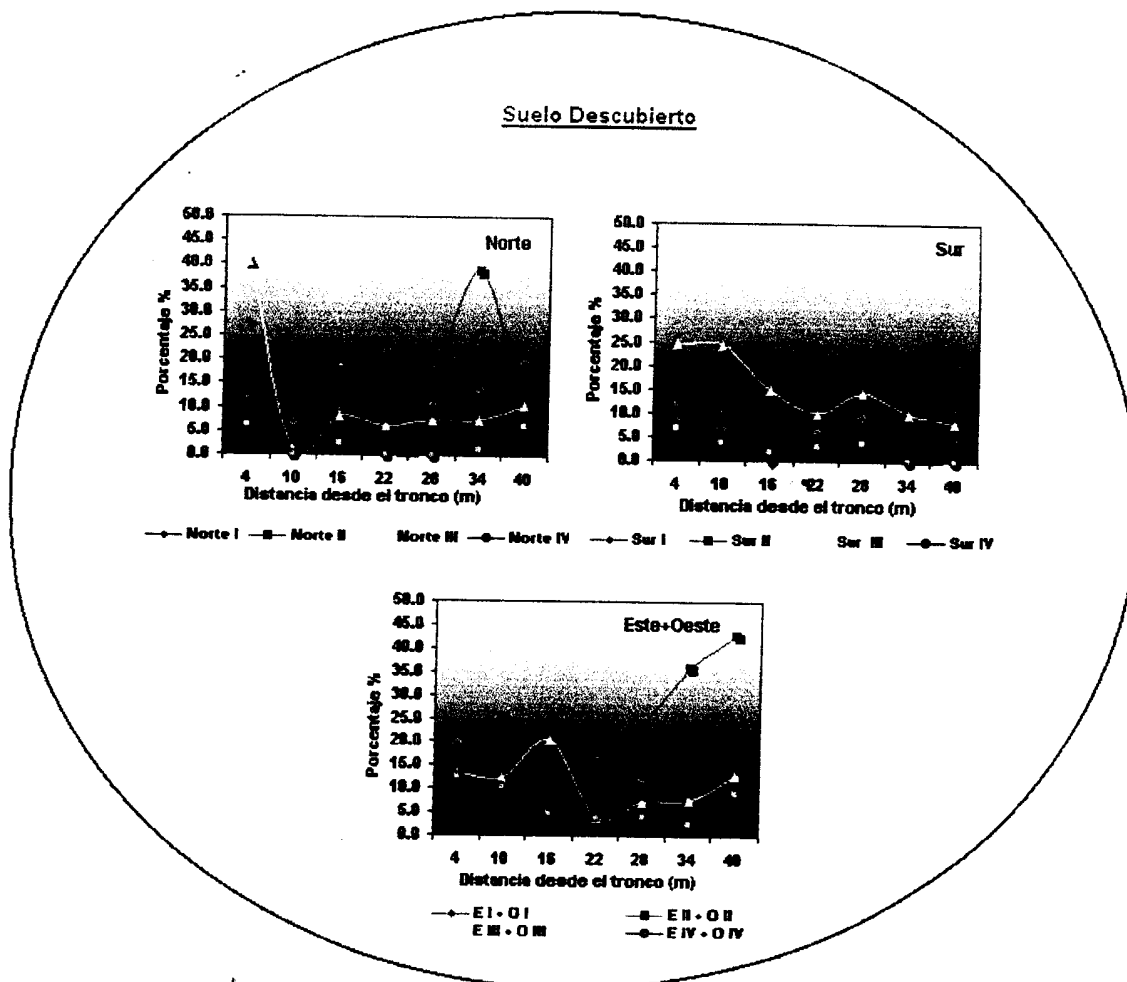


Gráfico VIII. Porcentaje promedio de Suelo Descubierto para las orientaciones en los cuatro sitios

Si se observan los resultados sólo se puede asegurar que el comportamiento que más se ajusta a la hipótesis es el comportamiento de las orientaciones Este+Oeste, ya que no se ven grandes variaciones a lo largo de la transecta. Sin embargo, tanto para el Sur y el Norte no se puede identificar un patrón de distribución de suelo descubierto. En el gráfico VIII se presentan los resultados de la variable, donde, la orientación Norte presentó ajuste sólo para el modelo cuadrático en el sitio IV, donde presenta un mínimo a valores de distancias cercanos al tronco. Para el Sur los sitios III y IV mostraron un ajuste lineal con valores máximos cercanos al tronco. La orientación Este+Oeste muestra a los sitios I y IV con ajustes de ecuaciones cuadráticas positivas, con mínimos en la zona intermedias de la transecta; y un ajuste lineal positivo para el sitio II, con valores mínimos en la zona cercana al tronco. (Ver Anexo III).

Una posible explicación de lo que sucede con esta variable podría deberse al efecto del suelo, o al pisoteo y/o deyecciones de los animales que utilizan estos sitios como dormitorio. También estos espacios pueden deberse a la presencia de especies anuales invernales que no se encuentran presentes en la época estival, durante la que se desarrolló el muestreo.

Marasca cita varios autores que afirman que la sombra afecta el número de macollos en forma casi lineal en las gramíneas, variando entonces los valores de suelo descubierto, debido al acortamiento de los entrenudos de los tallos sombreados y la reducción de la relación hoja/tallo. Otra causa de aumento del suelo descubierto podría ser que el sombreado incrementa la dominancia apical, reduciendo de esta forma, la ramificación y el macollaje tanto en situaciones de invernáculo (varios autores citados por Ballaré , 1994) y a campo (Dereguibus et al., 1983; Bubar y Morrison, 1984; Thompson & Harper, 1988 ; citados por Ballaré , 1994)

C. COMPOSICIÓN BOTÁNICA

1. Cobertura

Fue relevada la composición botánica de cada una de las transectas, en términos de % de cobertura. En el total de las 16 transectas, correspondientes a los 4 sitios y 4 orientaciones se identificaron en total 77 especies; (Ver Anexo IV) sin embargo el número de especies por sitio y por orientación no fue superior a 20, gráfico IX.

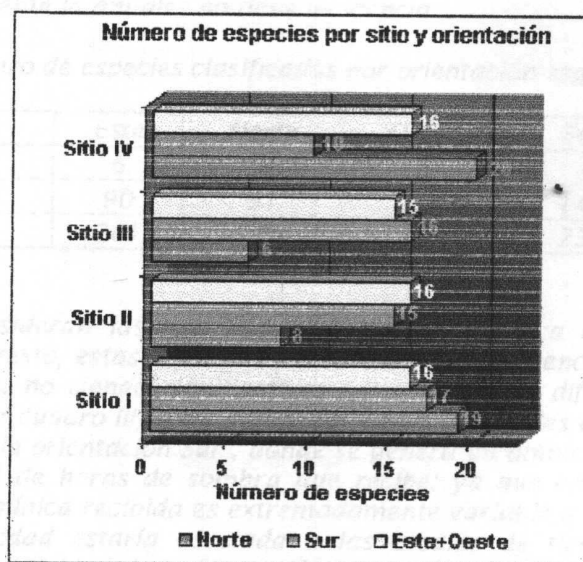


Gráfico IX. Número de especies por sitio y orientación.

Cuadro I. Número de especies según ciclo promediadas por sitio según orientación

	<i>I</i>	<i>II</i>	<i>III</i>	<i>IV</i>
Anuales	8	4	11	2
Invernales	155	55	84	97
Estivales	327	263	211	217

El análisis de las especies por ciclo, nos muestra que la diferencia ($P > 0.05$) entre sitios se dan principalmente por las especies de ciclo estival, en segundo lugar las invernales y prácticamente la anuales no tiene incidencia

Cuadro II. Número de especies clasificadas por orientación según Ciclo.

	<i>Este</i>	<i>Norte</i>	<i>Oeste</i>	<i>Sur</i>
Anuales	6	8	3	7
Invernales	90	91	85	146
Estivales	261	235	269	253

Cuando se consideran las orientaciones, Sur es la única que se diferencia significativamente del resto, estas diferencias se deben a la frecuencias que presentan las especies invernales, no siendo significativas ($P > 0.05$) las diferencias para las anuales y estivales (Ver cuadro III). Esta diferencia en las invernales quizás se deban al efecto de la sombra en la orientación Sur , donde se genera un ambiente más favorable por la mayor cantidad de horas de sombra que recibe; ya que en los ambientes la cantidad de energía lumínica recibida es extremadamente variable a través del tiempo. Parte de esta variabilidad estaría asociada a las escalas de tiempo, los factores climáticos, a la misma actividad de la vegetación y a los ángulos del sol durante el día. La estación del año en la que se realizó el muestreo puede estar influyendo sobre la presencia de determinadas especies, lo que podría afectar los resultados. Lo que se confirma con los datos de Martínez et al., (1987) que no muestran variaciones importantes en los componentes de la cobertura vegetal , sin embargo el aporte de las especies fue afectado por la fecha de muestreo. Por otra parte podría existir también un efecto del suelo, tanto en los sitios como en las orientaciones

Cuadro III. Número de especies clasificadas por sitio, según tipo productivo.

	I	II	III	IV
<i>Fino</i>	1	1	1	1
<i>Fino/Duro</i>	0	0	10	0
<i>Tierno/Fino</i>	152	132	105	60
<i>Tierno</i>	55	41	12	42
<i>Tierno/Ordinario</i>	43	24	17	7
<i>Ordinario/Tierno</i>	122	85	117	114
<i>Ordinario</i>	2	5	3	1
<i>Ordinario/Duro</i>	5	8	1	1
<i>Duro</i>	92	25	25	30
<i>Malezas</i>	7	0	1	1
<i>Mal. Camp. Sucio</i>	0	0	0	0

En este caso, todos los sitios presentan tipos productivos distintos (ver cuadro V)

Cuadro VII. Número de especies clasificadas por orientación, según tipo productivo.

	Este	Norte	Oeste	Sur
<i>Fino</i>	14	9	9	24
<i>Fino/Duro</i>	1	2	1	0
<i>Tierno/Fino</i>	2	3	4	2
<i>Tierno</i>	116	112	123	114
<i>Tierno/Ordinario</i>	43	32	24	58
<i>Ordinario/Tierno</i>	22	13	26	31
<i>Ordinario</i>	107	119	115	110
<i>Ordinario/Duro</i>	3	2	5	2
<i>Duro</i>	4	0	8	4
<i>Malezas</i>	44	39	41	57
<i>Mal. Camp. Sucio</i>	3	3	5	4

Cuando se comparan las orientaciones, Norte-Oeste son diferentes. Lo mismo ocurre con Norte-Sur y Oeste-Sur. Estas diferencias se deben a la mayor o menor presencia de pastos finos y tiernos/finos en estas orientaciones. (ver cuadro VII). Estos resultados son similares a los datos que surgen de los trabajos de Pérego, (2002) donde en los sistemas silvopastoriles con *Eucalyptus grandis* se observa un incremento de los pastos finos/tiernos y existe una disminución de los ordinarios y malezas . Por otro lado Puerto, et al ., (1980) registró diferencias en la composición específica en la orientaciones Norte y sur, lo que le permitió separar dos grupos: aquellas especies dependientes y las independientes del árbol. Como se ve en el cuadro VIII la orientación Sur y Norte son las que generan las diferencias, coincidiendo en parte con los datos del Puerto, et al., 1980.

2. Distribución espacial.

Como forma gráfica de registrar la distribución espacial de las especies se realizaron gráficos de densidad. De esta forma se puede analizar cuales especies se ubican en el área de influencia de la sombra y aquellas que prefieren la situación de pleno sol. También se graficó en función del metabolismo (C3 y C4) y por familia o Tribu. Para la realización de estos gráficos la transecta se dividió en 5 segmentos:

- ❖ A 0 - 4 m (zona bajo la copa de los árboles)
- ❖ B 4 - 13 m (zona de sombra)
- ❖ C 13 - 22 m (zona de transición)
- ❖ D 22 - 31 m (zona de pleno sol)
- ❖ F 31 - 40 m (zona de pleno sol)

El porcentaje de cobertura está indicada por la intensidad con que aparece cada especie en los distintos segmentos que se marcaron en cada transecta.

0-10 %	
10-25 %	
25-50 %	
50-75 %	
75-100 %	

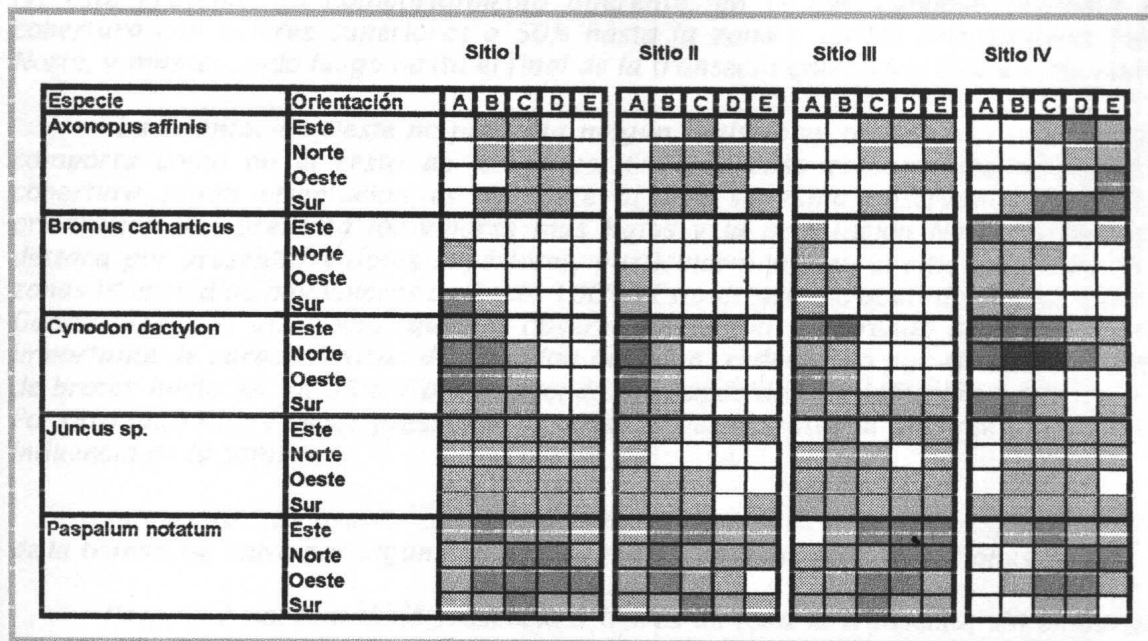


Figura IX Distribución espacial de las cinco especies con mayor frecuencia.

En esta figura se presenta la distribución de la cobertura de las especies más relevantes en el muestreo. Se puede observar que *Axonopus affinis*, no tiene presencia en la zona A, y comienza a observarse a partir de la zona B, con valores de 0 - 10%, salvo en el sitio IV en las zonas D y E donde se registraron coberturas cercanas al 50%. Si se analizan las orientaciones, solo la orientación Sur en el sitio IV aparece como distinta del resto con valores por encima de 25% a partir de la zona C.. Estos datos no concuerdan con los hallados por Jackson, et al., (1998) quienes no encontraron mayores cambios en la distribución de las especies con el aumento de las distancias desde el tronco.

Bromus, aparece en porcentajes bajos en la zona A, para los sitios I y II, y en las zonas A y B, para los sitios III y IV; en ambas situaciones luego no se registro presencia en el resto de la transecta. Con respecto a las orientaciones nuevamente Sur aparece con los valores más altos, con excepción del sitio IV donde también se registraron valores similares en la orientaciones Este y Oeste.

Cynodon dactylon presenta valores de cobertura que decrecen al alejarse de la zona de influencia de la sombra, y no se registra la presencia del mismo en las zonas más alejadas del monte.

Esto sucede en los sitio I, II y III; sin embargo como viene ocurriendo con el sitio IV, éste presenta un comportamiento diferente, en el que Cynodon presenta una cobertura con valores superiores a 50% hasta la zona c en las orientaciones Este y Norte, y manteniendo luego hasta el final de la transecta entre 10 y 25% de cobertura.

La orientación Oeste no presenta ningún registro en toda la transecta y Sur se comporta como en el resto de los sitios. En este caso el comportamiento de las cobertura según orientación es diferente al que se venía observando, ya que la orientación Sur presenta los valores más bajos y la orientación Norte es la que se destaca por presentar valores superiores, particularmente en el sitio IV, donde en las zonas intermedias hay valores de hasta 100%. Esto estaría de acuerdo con los datos de García Artola, et al., (1996) quienes observaron que el sombreado afecta un número importante de características de Cynodon dactylon, reduciendo por ejemplo el número de brotes hasta en un 95% y disminuyendo la capacidad de infección hasta un 20 %. Por otro lado Este y Oeste presentan coberturas decrecientes al alejarse de la zona de influencia de la sombra.

Juncus sp. se observa con una distribución relativamente homogénea a través de la transecta, salvo por alguna cobertura mayor en algunas orientaciones.

Paspalum notatum tiene presencia a través de toda la transecta, sin embargo la mayor cobertura se da en las zonas intermedias, con cierta variación en función de los sitios y orientaciones que se analicen. El sitio IV nuevamente presenta la particularidad de diferenciarse del resto, en este caso presenta, en todas las orientaciones, la zona A sin presencia de Paspalum

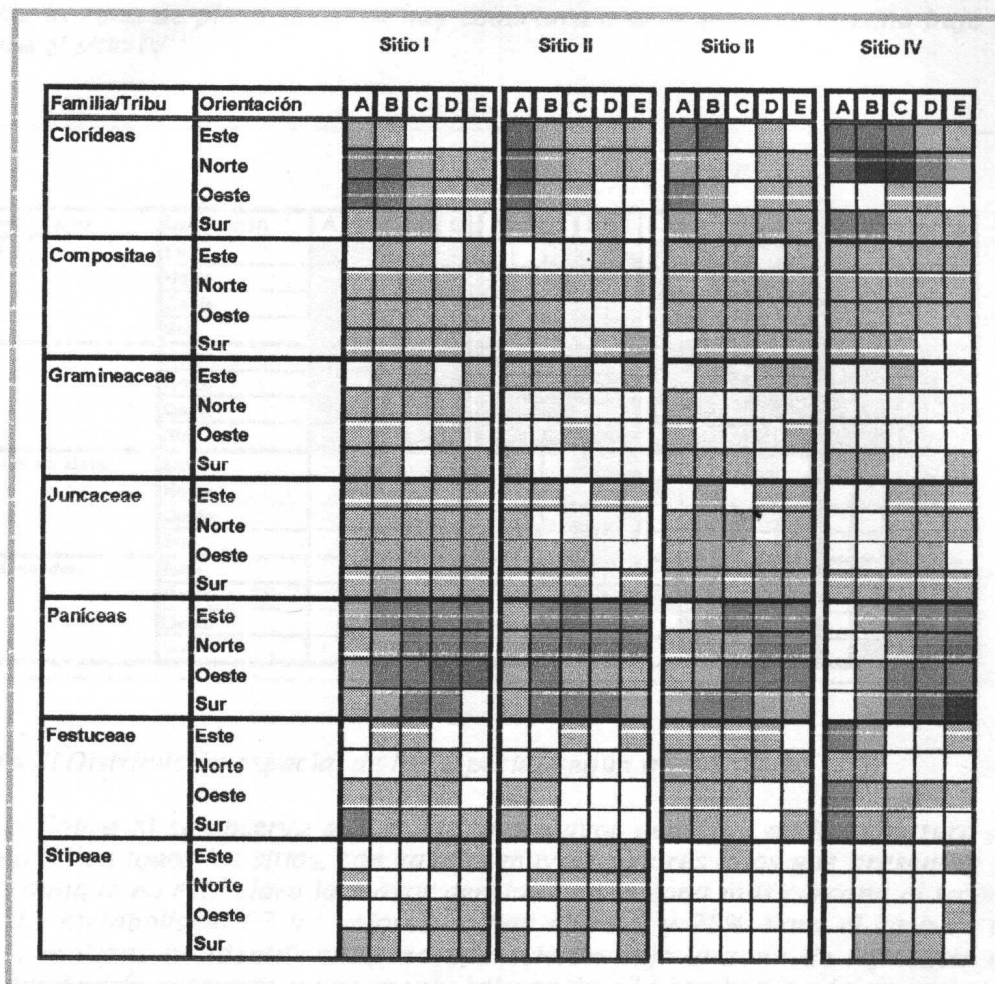


Figura X. Distribución espacial de las familias más relevantes.

En la figura X, se aprecian algunas de las familias más relevantes en el muestreo, y su distribución según la cobertura. Cabe destacar el comportamiento de las Clorídeas, que independientemente de los sitios o las orientaciones presentan los valores más altos de cobertura en las zonas A, B y C, y disminuyen hacia la zona de pleno sol, contrariamente al comportamiento esperable por dicha familia. Las Festuceae tienen un comportamiento similar, aunque la mayor cobertura se restringe a los primeros metros desde el tronco (zona A), esta situación no es tan diferente al comportamiento habitual, ya que éstas prefieren los ambientes con sombras parciales.

Por otra parte las Paníceas se ubican preferencialmente en zonas sombreadas, si bien en este caso no es muy claro, en los sitios I, II y IV los valores de cobertura crecen hacia la zona de pleno sol, y no hay cobertura o es mínima en la zona bajo los árboles para el sitio IV.

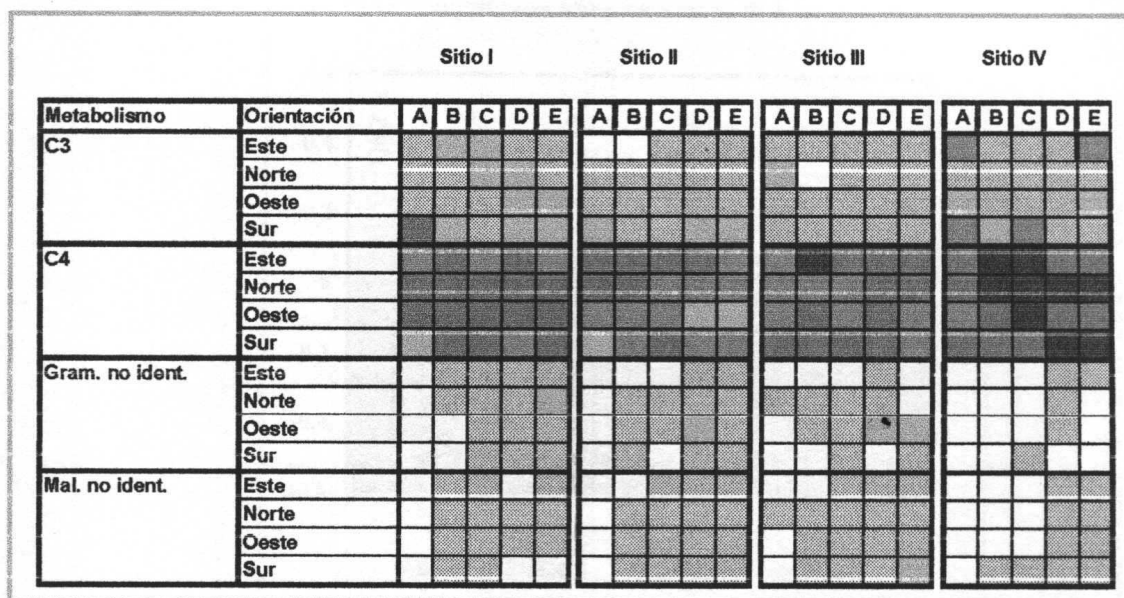


Figura XI Distribución espacial de las especies según metabolismo

En la figura XI se observa que existe una mayor densidad de la cobertura del metabolismo C4 en todos los sitios, con valores muy superiores a los que presentan los del tipo C3, aunque no está clara la mayor densidad en la zona más cercana al tronco. En el caso del metabolismo C3 los valores oscilan entre 0 y 25%. Para el caso de las gramíneas y malezas no identificadas, no aparecieron bajo la zona de influencia del canopy, lo que podría asociarse a una menor tolerancia a la sombra o a la competencia que ejercen aquellas especies que están adaptadas a la sombra.

Al analizar en forma independiente las orientaciones, la orientación Sur, para los sitios I, II y III, muestra una mayor cobertura del grupo C3 en las zonas A, B y C, confirmando los resultados de Cruz, et al., (2001), quienes registraron aumentos en la eficiencia de uso de la radiación bajo la sombra natural, comparada con la situación de pleno sol; o los de Montoya & Mensón, (1980) que sostienen que las gramíneas templadas alcanzan su máximo crecimiento a intensidades de luz menores. Esto indicaría que existe un posible efecto de las horas de insolación en la orientación Sur que favorece aquellas especies adaptadas a la sombra.

Se realizó un análisis de componentes principales utilizando las distancia Euclidiana de la cobertura de las especies entre las 16 transectas que representan los 4 sitios y las 4 orientaciones. Fue graficado en el plano las 16 transectas según la ordenación. El % de variación total representado por el Eje 1, fue de 75.3 % y el del Eje 2 6.8 %.

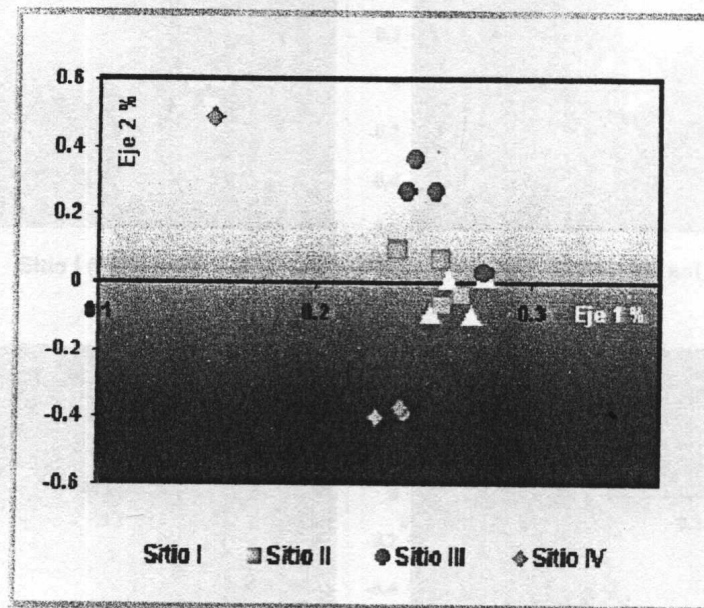


Gráfico X. Distribución de las transectas según análisis de componentes principales

El orden de los puntos se dispone de tal forma que los sitios pueden ser identificados como grupos bien definidos. El primer grupo: se corresponde con los sitio I y II, ubicados en el mismo potrero separados por una pequeña cañada, y bajo el mismo manejo. En el grupo dos: se encuentra el sitio III, otro potrero dentro del mismo establecimiento; y por último el grupo tres: donde se separa el sitio IV ubicado en "La Magnolia". No solo la composición botánica de los sitios es la responsable de la separación en estos tres grupos, se debe considerar el efecto del manejo y la variable suelo que no fue analizada.

Para identificar las orientaciones, y poder analizar su comportamiento, se separaron los sitios y se identificó a cada transecta con su respectiva orientación.

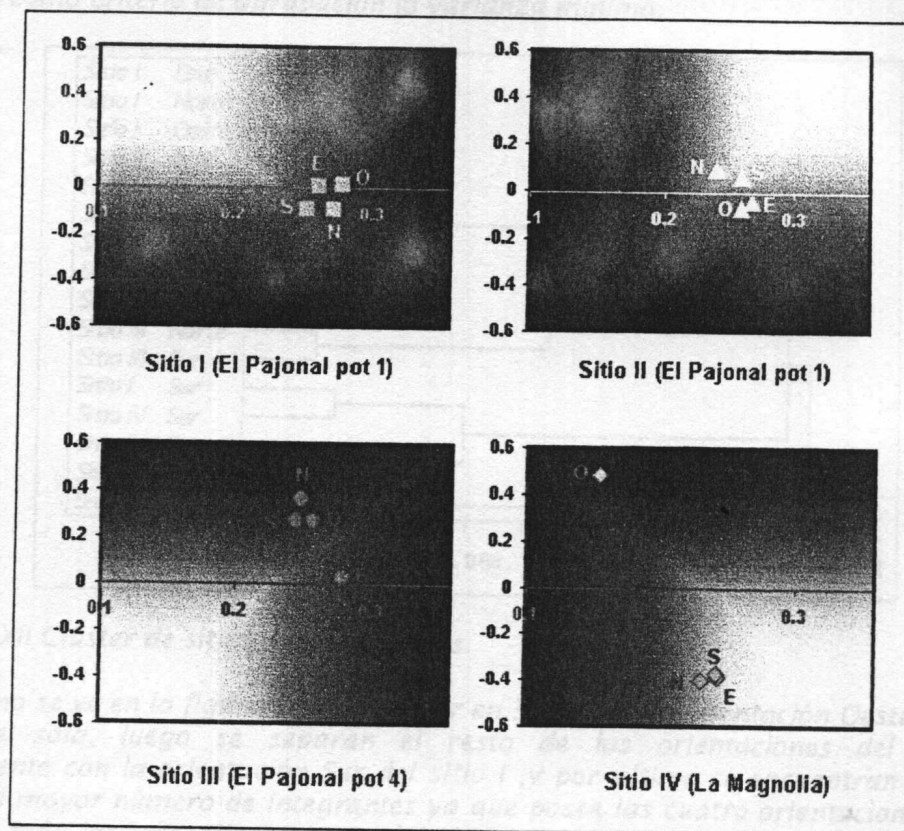


Gráfico XI Distribución de las orientaciones según el análisis de componentes principales por sitio.

- ❖ Sitio I: Las orientaciones N y S se las puede identificar como un grupo distinto del formado por O y E.
- ❖ Sitio II: Se identifican los mismos dos grupos que en el sitio anterior, con la salvedad de que se ubicaron en cuadrantes distintos.
- ❖ Sitio III: Aquí se puede ver un grupo integrado por las orientaciones N, S y O se mantienen juntas y la orientación E se separa del grupo anterior, aunque se mantienen en el mismo cuadrante.
- ❖ Sitio IV: En este caso N, S y E se agrupan en el cuadrante negativo y quien se separa es la orientación O ubicándose en el cuadrante positivo.

Se realizó un cluster de sitios y de orientaciones con el promedio de las especies, utilizando como criterio de agrupación la varianza mínima.

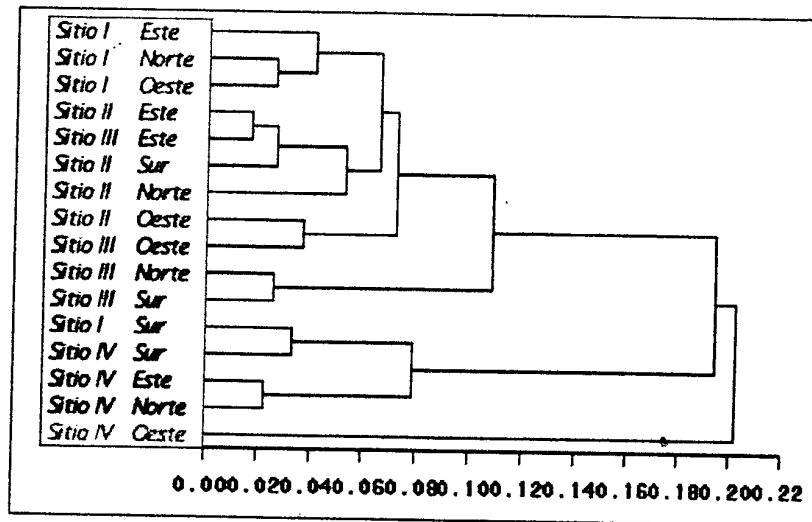


Figura XII Cluster de sitios y orientaciones

Como se ve en la figura XII, al separar en 3 grupos; la orientación Oeste del sitio IV aparece sola, luego se separan el resto de las orientaciones del sitio IV conjuntamente con la orientación Sur del sitio I, y por último se encuentran el grupo que tiene el mayor número de integrantes ya que posee las cuatro orientaciones de los sitios I y II más las tres orientaciones del sitio I. Estos resultados concuerdan con los resultados obtenidos en el análisis de componentes principales donde el sitio IV también se separaba del resto.

Las especies relevadas, también fueron analizadas con un análisis de componentes principales. Al graficar estos resultados algunas especies aparecen como las responsables de la mayor discriminación entre grupos.

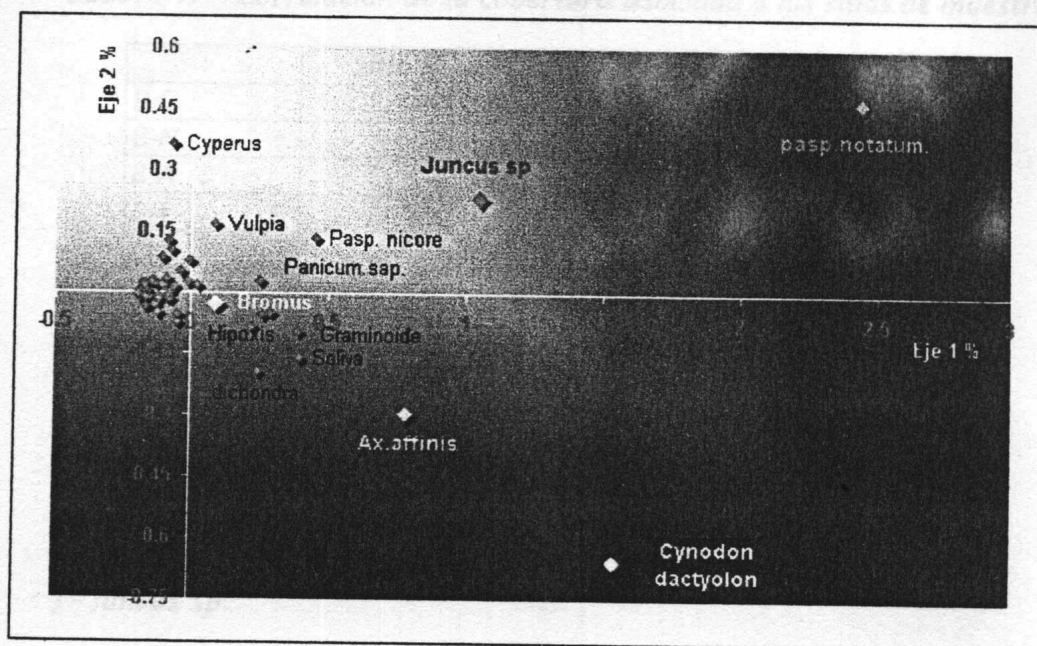


Gráfico XII Separación de las especies según el análisis de componentes principales.

Cuadro V Porcentaje de variación total para los ejes 1 Y 2 de las cinco especies de mayor frecuencia.

	Eje 1 (%)	Eje 2 (%)
<i>Axonopus affinis</i>	0,79	-0,3
<i>Bromus catarticus</i>	0,26	-0,05
<i>Cynodon dactylon</i>	15,45	-0,65
<i>Juncus sp.</i>	10,4	0,23
<i>Paspalum notaum</i>	24,36	0,47

Con los datos de la matriz de cobertura, se estudió la correlación entre especies para cada sitio y en cada orientación, asociada a la distancia.

Cuadro VI Correlación de la cobertura asociada a los sitios de muestreo.

	Sitio I	Sitio II	Sitio III	Sitio IV
B-C			+	+
B-N	-	-	-	-
B-A	-			-
B-J				-
C-N	-	-	-	-
C-A	-	-	-	-
C-J	+	+		
N-J			-	+
A-J	-	-		

B - *Bromus catharticus*

C- *Cynodon dactylon*

N- *Paspalum notatum*

A- *Axonopus affinis*

J - *Juncus sp.*

Hay que destacar la correlación negativa que presenta *Bromus-P.notatum*, *Cynodon-P.notatum* y *Cynodon-Axonopus* para los cuatro sitios; y la particularidad de los sitios III y IV que presentan una correlación positiva para *Bromus-Cynodon*, al igual que los sitios I y II para *Cynodon-Juncus*

Estos resultados coinciden con los datos que se muestran en los gráficos de distribución espacial; donde *Bromus* disminuye al alejarse del tronco y *notatum* aumenta, sucediendo lo mismo para el caso de *Cynodon-P.notatum* y *Cynodon-Juncus*. La correlación positiva está indicando una disminución de *Bromus* y de *Cynodon* para los sitios III y IV. En los sitios I y II *Cynodon* presenta una correlación positiva con *Juncus*, donde sus valores son cada vez menores al avanzar en la transecta hacia la zona de pleno sol.

Al analizar estas correlaciones, considerando lo que sucedió en cada orientación, se puede ver que las responsables de la correlaciones en los distintos sitios, no siempre se corresponden con las mismas orientaciones. Se presentaron valores de correlación entre algunas especies y orientaciones, pero con valores que no superaron el 30 %.

Bromus catharticus desciende y *Paspalum notatum* aumenta en los sitios I, II y IV para la orientación Sur. En la orientación Norte se da la misma correlación para los sitios I, III y IV.

Cynodon dactylon desciende y *Paspalum notatum* aumenta en los sitios I, II y IV para la orientación Sur, la orientación Norte presenta el mismo comportamiento para los sitios I, III y IV.

Cynodon dactylon descende y *Axonopus affinis* aumenta para todos los sitios en la orientación Este, para el Norte se da lo mismo pero solo en los sitios I, II Y IV.

Paspalum notatum descende y *Juncus sp.* aumenta en los sitios I y III, y se da el comportamiento inverso en los sitios II Y IV, para la orientación Oeste En la orientación Sur *Paspalum notatum* aumenta y *Juncus sp* disminuye en los sitios I y II, y se comporta de forma inversa para el sitio III.

En los resultados obtenidos no se logró identificar en forma clara un asociación entre especies y orientación . La interacción dentro y entre especies que se da en una población vegetal, donde las plantas no tienen efecto una sobre la otra, pero sí sobre el ambiente que actúa como intermediario (Anderson Lloyd, et al., 1993), pueden estar explicando este comportamiento. Por lo tanto se deberían considerar otras variables como la intensidad luminica, la calidad de luz, la disponibilidad de nutrientes y el agua disponible en los sitios de muestreo, para poder explicar los valores de correlación obtenidos.

Con los mismos datos de cobertura se analizaron las curvas de regresión para el modelo Lineal y el Cuadrático, para identificar qué función describía mejor el comportamiento de las cinco especies analizadas (Ver Anexo VI). En los gráficos a continuación se presenta el promedio de las coberturas las cinco especies, para cada sitio y cada orientación.

a. *Axonopus affinis*.

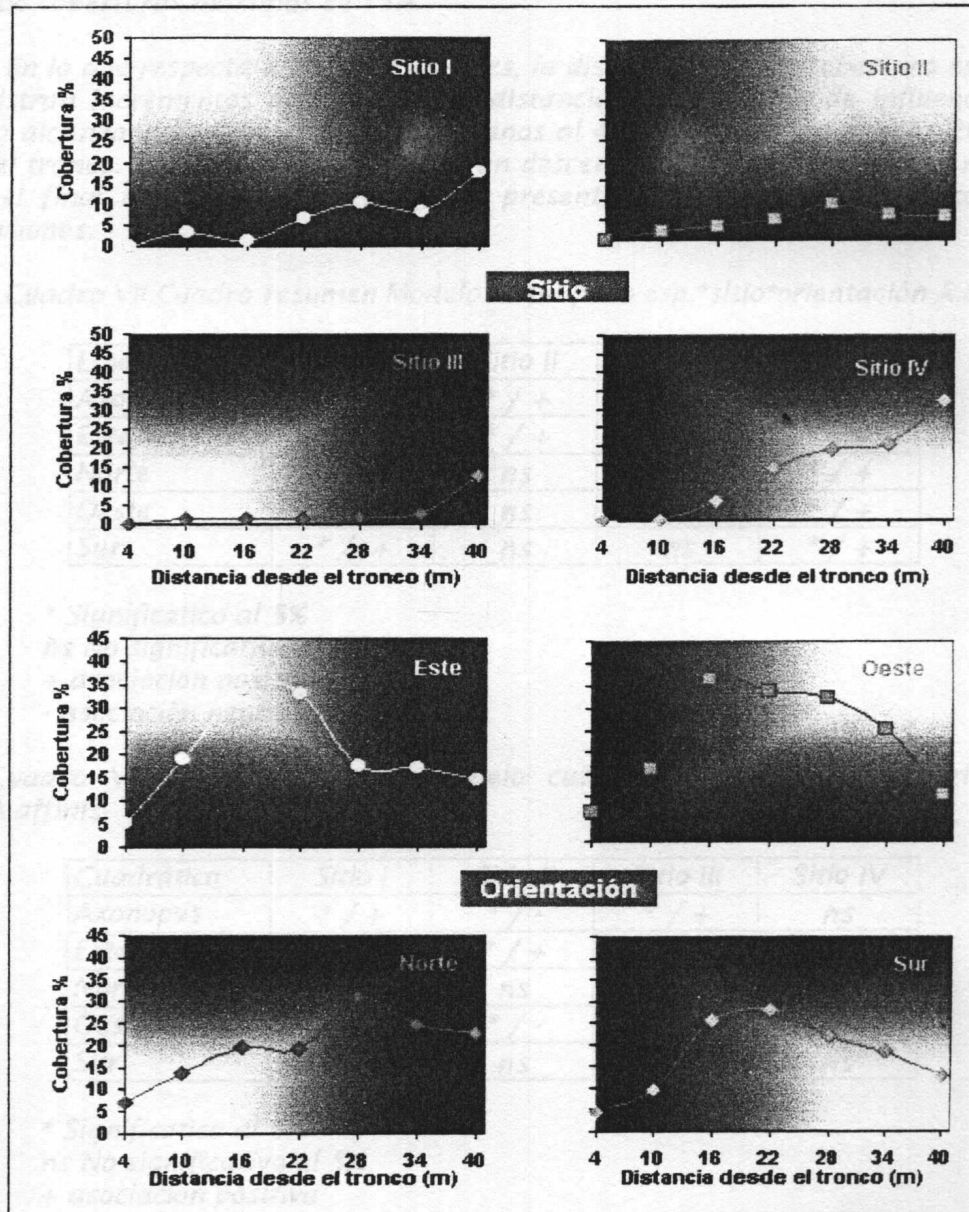


Gráfico XIII. Cobertura promedio de *A. affinis* para sitio y orientación

Si se analiza la cobertura que presenta *Axonopus* se observa una distribución diferente para los sitios y para las orientaciones. En lo que se refiere a los sitios: los sitios I y IV muestran un aumento creciente en la cobertura que comienza a distancias cercanas al tronco con valores de 5%, hasta máximos cercanos a 30%. En el sitio III, ocurre algo similar a lo anterior, pero los máximos alcanzados son menores al sitio anterior. Por otro lado el sitio I, mantiene la cobertura desde el borde del monte hasta los 34 metros con valores inferiores a 5%, para aumentar luego en los últimos metros logrando coberturas máximas de 15%.

En lo que respecta a las orientaciones, la distribución de la cobertura es similar. Se registran incrementos al aumentar la distancia desde el área de influencia de la sombra alcanzando valores máximos cercanos al 40% de cobertura a unos 20 metros desde el tronco. A partir de allí comienza un descenso en la cobertura que se mantiene hasta el final de la transecta. El Oeste presenta el descenso más brusco de las orientaciones.

Cuadro VII Cuadro resumen Modelo lineal para esp.*sitio*orientación *A.affinis*

Lineal	Sitio I	Sitio II	Sitio III	Sitio IV
<i>Axonopus</i>	* / +	* / +	* / +	* / +
Este	* / +	* / +	ns	* / +
Norte	* / +	ns	* / +	* / +
Oeste	* / +	ns	* / +	* / +
Sur	* / +	ns	ns	* / +

* Significativo al 5%

ns No significativo al 5%

+ asociación positiva

- asociación negativa

Cuadro VIII Cuadro resumen Modelo cuadrático para esp.*sitio*orientación *A.affinis*

Cuadrático	Sitio I	Sitio II	Sitio III	Sitio IV
<i>Axonopus</i>	* / +	* / -	* / +	ns
Este	ns	* / +	ns	ns
Norte	* / +	ns	ns	* / +
Oeste	* / -	* / -	* / +	* / +
Sur	* / +	ns	ns	ns

* Significativo al 5%

ns No significativo al 5%

+ asociación positiva

- asociación negativa

b. Bromus catharticus

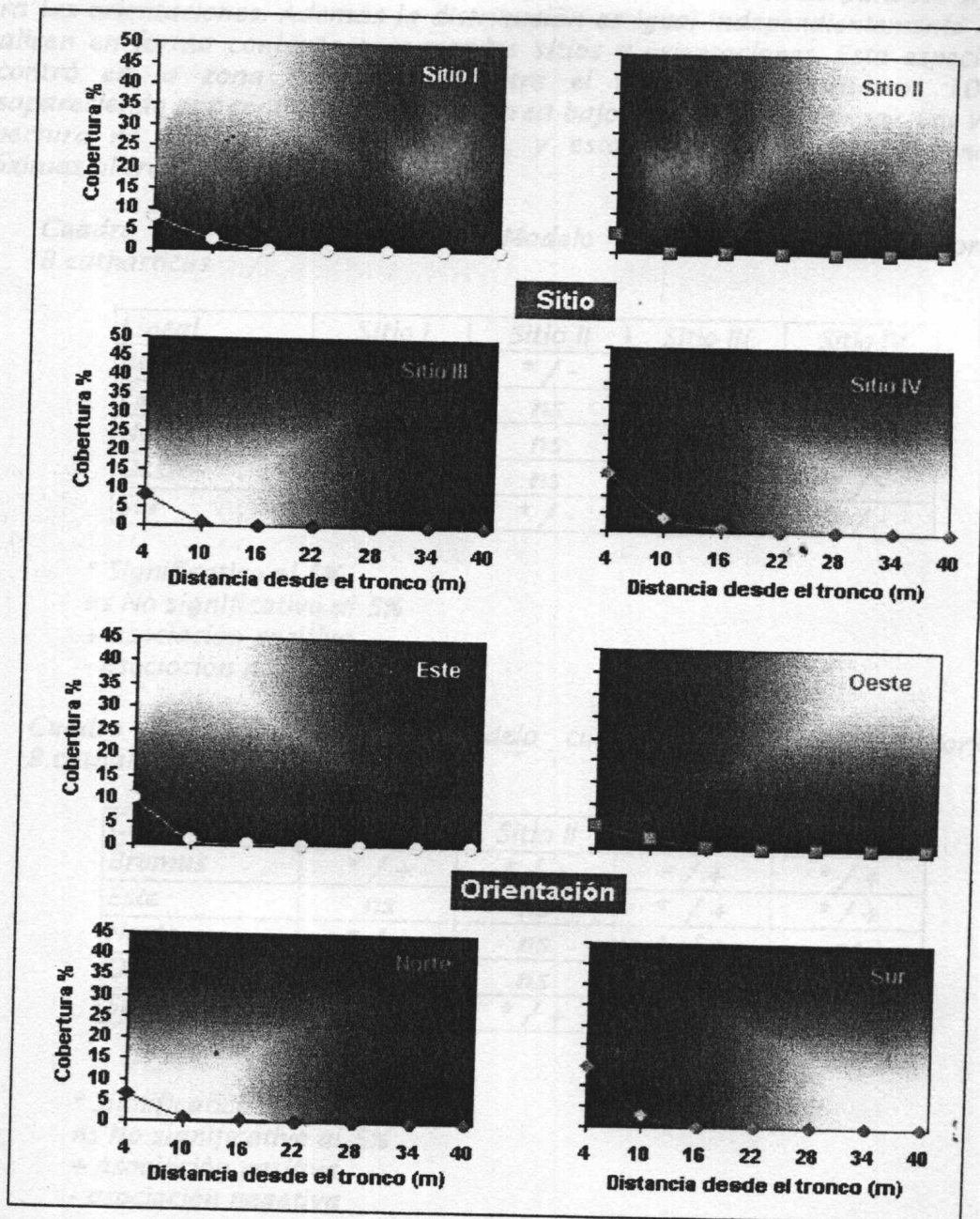


Gráfico XIV. Cobertura promedio de *B. Catharticus* para sitio y orientación

Bromus presenta los valores más bajos de cobertura, tanto para los sitios como para las orientaciones. Además la distribución es igual independientemente de que se analicen en forma conjunta o separadas sitios y orientaciones. Esta especie sólo se encontró en la zona comprendida entre el tronco y los primeros 10 metros, desapareciendo por completo al dejar el área bajo la sombra del canopy. Los valores de cobertura no fueron superiores a 15%, y estos se registraron a distancias muy próximas al tronco.

Cuadro IX Cuadro resumen Modelo lineal para esp.*sitio*orientación
B.catharticus

Lineal	Sitio I	Sitio II	Sitio III	Sitio IV
<i>Bromus</i>	* / -	* / -	* / -	* / -
Este	ns	ns	* / -	* / -
Norte	* / -	ns	* / -	ns
Oeste	ns	ns	* / -	* / -
Sur	* / +	* / -	ns	* / -

* Significativo al 5%

ns No significativo al 5%

+ asociación positiva

- asociación negativa

Cuadro X Cuadro resumen Modelo cuadrático para esp.*sitio*orientación
B.catharticus

Cuadrático	Sitio I	Sitio II	Sitio III	Sitio IV
<i>Bromus</i>	* / +	* / +	* / +	* / +
Este	ns	ns	* / +	* / +
Norte	* / +	ns	* / +	ns
Oeste	ns	ns	* / +	* / +
Sur	* / +	* / +	ns	* / +

* Significativo al 5%

ns No significativo al 5%

+ asociación positiva

- asociación negativa

c. Cynodon dactylon

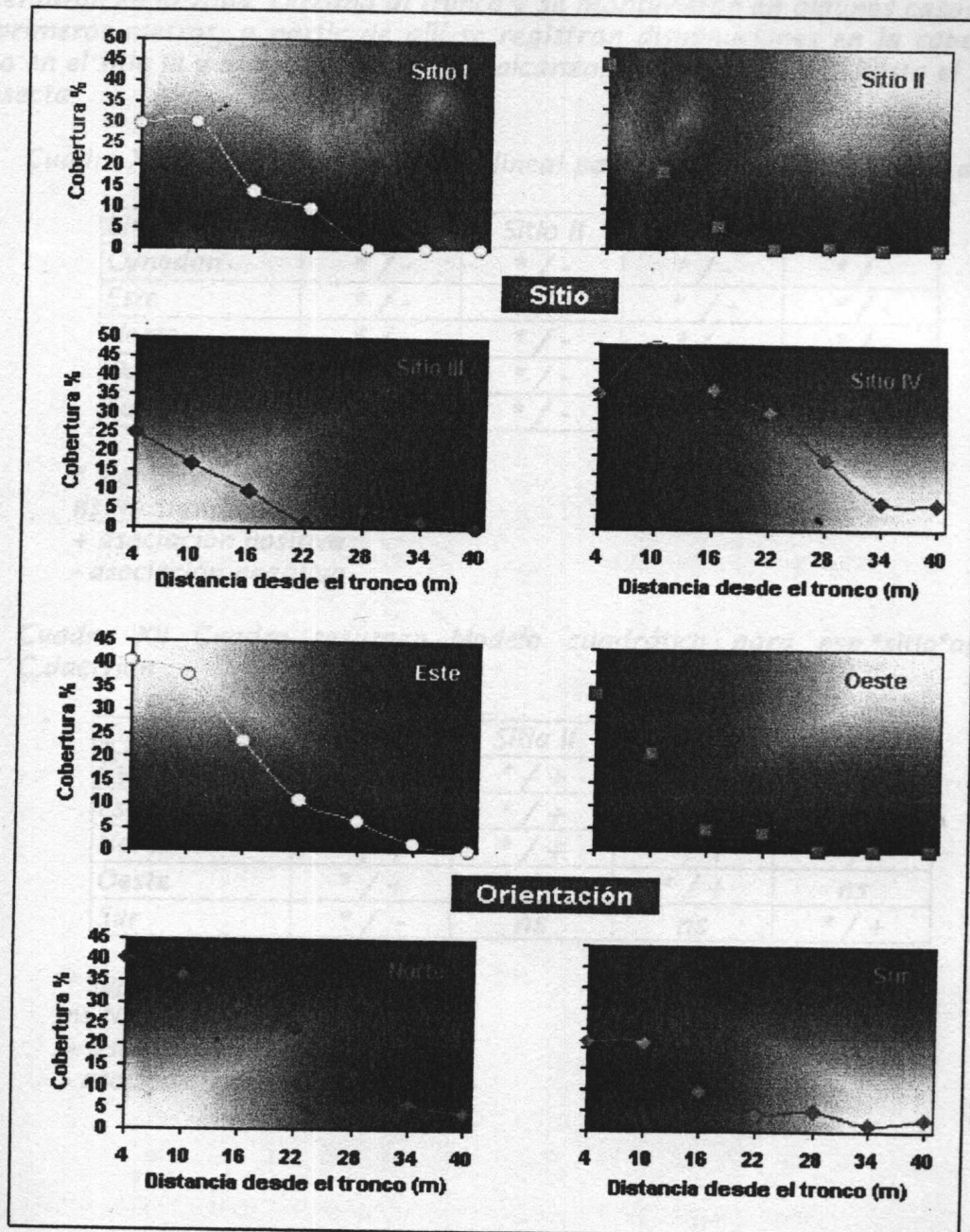


Gráfico XV. Cobertura promedio de *C. dactylon* para sitio y orientación

En el caso de *Cynodon*, los resultados de los sitios y de las orientaciones muestran un descenso de la cobertura a medida que se aleja del área de influencia de la sombra hacia la situación de pleno sol. Los valores máximos de cobertura (50%) se presentaron en la zona cercana al tronco y se mantuvieron en algunos casos hasta los 10 primeros metros, a partir de allí se registran disminuciones en la cobertura que como en el sitio III y la orientación Oeste alcanzaron valores de 0 % hasta el final de la transecta.

Cuadro XI Cuadro resumen Modelo lineal para esp.*sitio*orientación *C.dactylon*

Lineal	Sitio I	Sitio II	Sitio III	Sitio IV
<i>Cynodon</i>	* / -	* / -	* / -	* / -
Este	* / -	* / -	* / -	* / -
Norte	* / -	* / -	* / -	* / -
Oeste	* / -	* / -	* / -	ns
Sur	* / -	* / -	* / -	* / -

* Significativo al 5%
 ns No significativo al 5%
 + asociación positiva
 - asociación negativa

Cuadro XII Cuadro resumen Modelo cuadrático para esp.*sitio*orientación *C.dactylon*

Cuadrático	Sitio I	Sitio II	Sitio III	Sitio IV
<i>Cynodon</i>	* / +	* / +	* / +	ns
Este	* / +	* / +	* / -	* / -
Norte	* / +	* / +	* / +	* / -
Oeste	* / +	* / +	* / +	ns
Sur	* / -	ns	ns	* / +

* Significativo al 5%
 ns No significativo al 5%
 + asociación positiva
 - asociación negativa

d. *Juncus sp.*

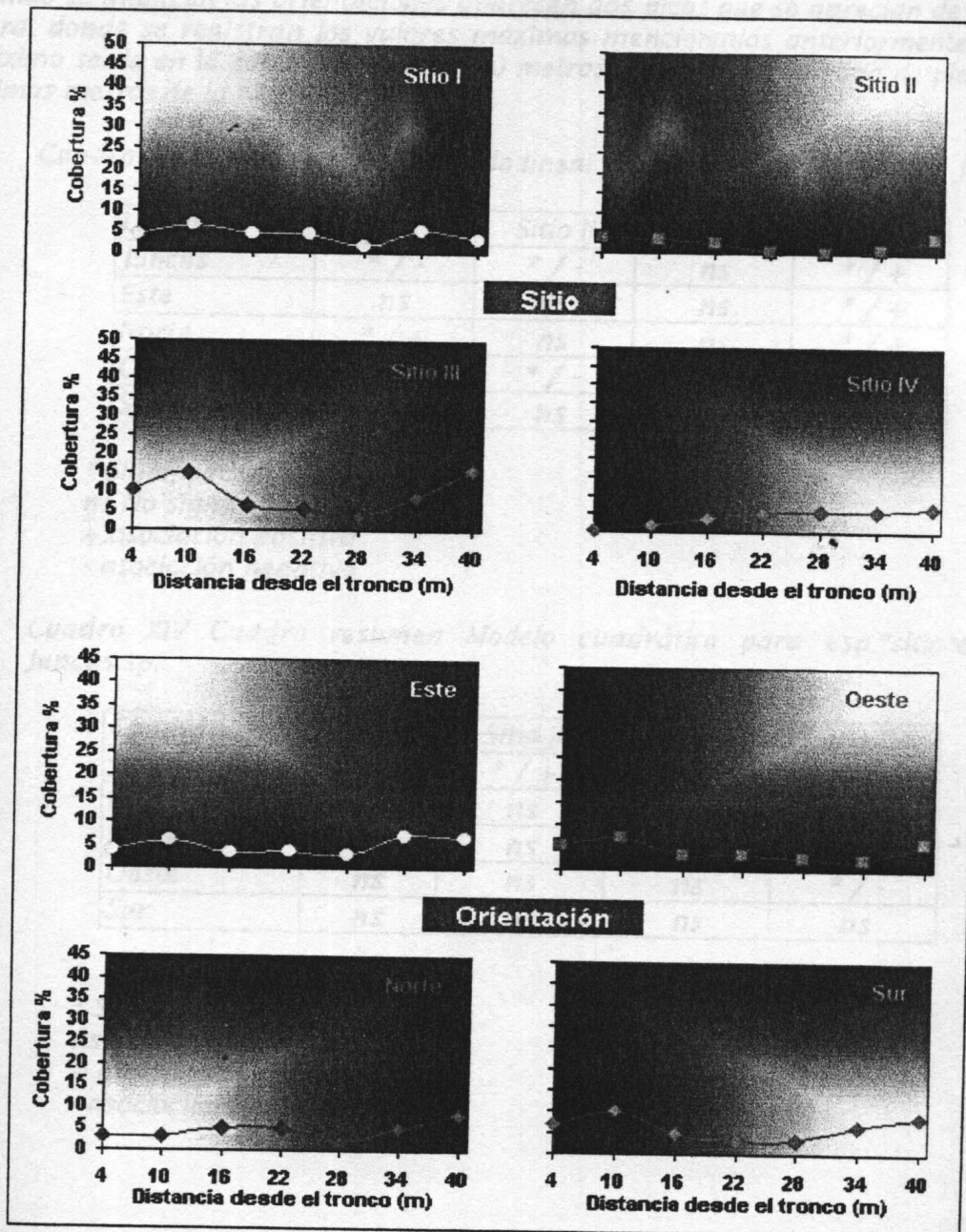


Gráfico XVI. Cobertura promedio de *Juncus sp.* para sitio y orientación.

La cobertura de *Juncus* se mantiene en valores que van desde un 5 a un 15 % a lo largo de la transecta tanto para los sitios como para las orientaciones. Sin embargo cuando se analizan las orientaciones aparecen dos picos que se aprecian de forma más clara, donde se registran los valores máximos mencionados anteriormente, el primer máximo se da en la zona de sombra (10 metros) y el otro en la zona de pleno sol (los últimos metros de la transecta).

Cuadro XIII Cuadro resumen Modelo lineal para esp.*sitio*orientación *Juncus* sp.

Lineal	Sitio I	Sitio II	Sitio III	Sitio IV
<i>Juncus</i>	* / -	* / -	ns	* / +
Este	ns	ns	ns	* / +
Norte	* / +	ns	ns	* / +
Oeste	* / +	* / -	* / -	ns
Sur	ns	ns	ns	ns

* Significativo al 5%

ns No significativo al 5%

+ asociación positiva

- asociación negativa

Cuadro XIV Cuadro resumen Modelo cuadrático para esp.*sitio*orientación *Juncus* sp.

Cuadrático	Sitio I	Sitio II	Sitio III	Sitio IV
<i>Juncus</i>	* / -	* / +	ns	* / -
Este	ns	ns	ns	* / -
Norte	ns	ns	ns	* / +
Oeste	ns	ns	ns	* / -
Sur	ns	ns	ns	ns

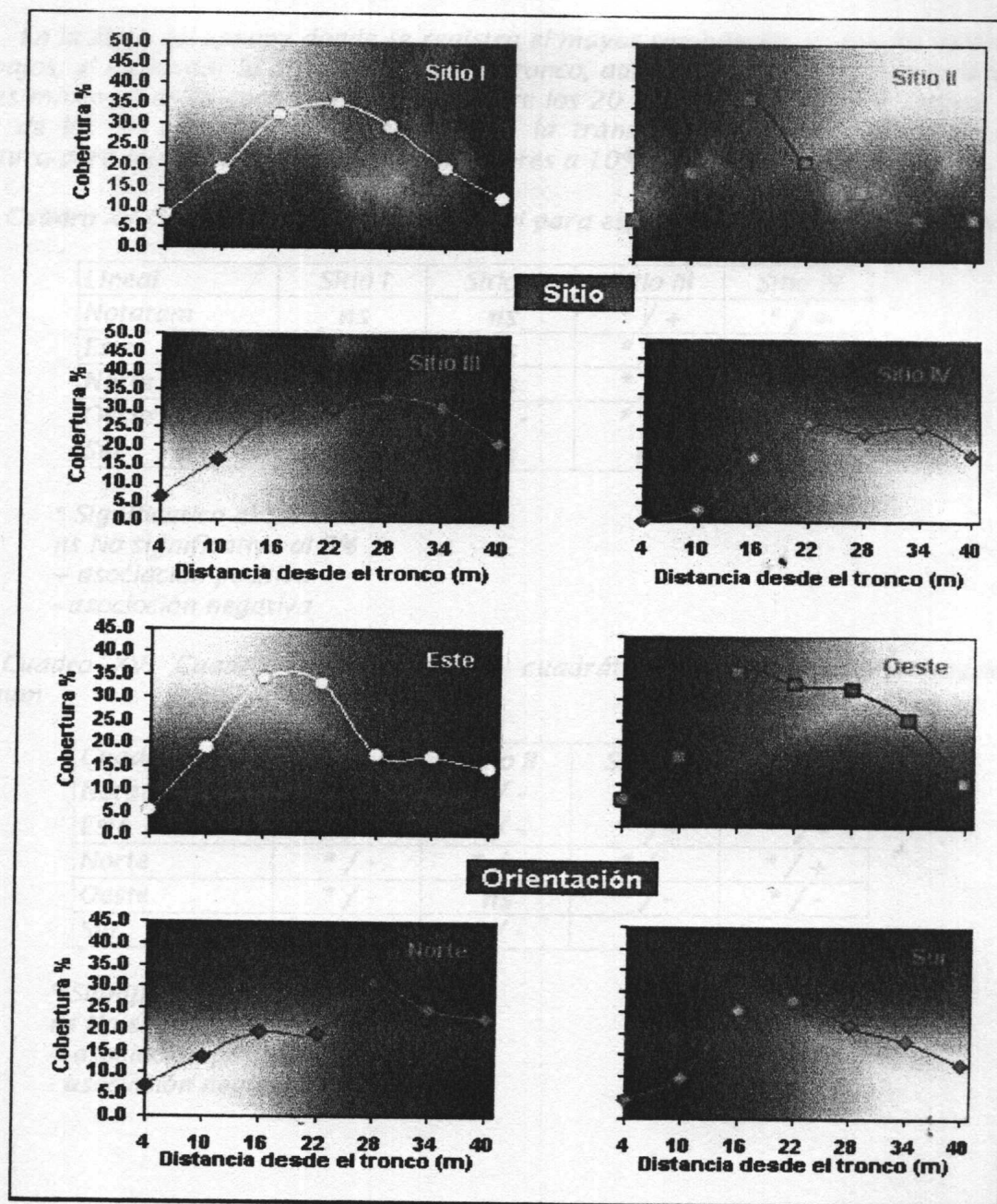
* Significativo al 5%

ns No significativo al 5%

+ asociación positiva

- asociación negativa

e. Paspalum notatum



Gráfica XVII. Cobertura promedio de *P. notatum* para sitio y orientación

Al analizar los datos de *P. notatum*, se puede observar que esta especie se halla presente en toda la extensión de la transecta, aunque los valores más altos se obtuvieron en la zona intermedia. Este comportamiento se registra para sitio y orientación de la misma forma.

En la zona del canopy donde se registra el mayor sombreado, se dan los valores más bajos, al aumentar la distancia desde el tronco, aumenta la cobertura alcanzando valores máximos en la zona comprendida entre los 20 y 30 metros desde el tronco. A partir de los 30 metros y hasta el final de la transecta comienza a disminuir la cobertura pero nunca se dieron valores inferiores a 10%.

Cuadro XV Cuadro resumen Modelo lineal para esp.*sitio*orientación P.notatum

Lineal	Sitio I	Sitio II	Sitio III	Sitio IV
Notatum	ns	ns	* / +	* / +
Este	* / -	ns	* / +	ns
Norte	ns	ns	* / +	* / +
Oeste	* / +	* / -	* / +	* / +
Sur	* / +	ns	ns	* / +

* Significativo al 5%

ns No significativo al 5%

+ asociación positiva

- asociación negativa

Cuadro XVI Cuadro resumen Modelo cuadrático para esp.*sitio*orientación p.notaum

Cuadrático	Sitio I	Sitio II	Sitio III	Sitio IV
Notatum	* / -	* / -	* / -	* / -
Este	* / -	* / -	* / -	* / -
Norte	* / -	* / -	* / -	* / +
Oeste	* / -	ns	* / -	* / -
Sur	* / -	* / -	ns	ns

* Significativo al 5%

ns No significativo al 5%

+ asociación positiva

- asociación negativa

D. ESTADO FENOLÓGICO DE LAS PASTURAS

Los resultados obtenidos, se refieren a las cinco especies que presentaron mayor frecuencia, donde se buscó la existencia de diferencias en los estados fenológicos de estas especies debido a la distribución que mostraron y a la ubicación con respecto a la sombra, como las encontradas por Ovalle & Squella, 1996; citados por Pérego, 2002, donde las especies invernales tienen un retardo en casi todas sus fenofases lo que permite un período de pastoreo más prolongado en la primavera.

Al analizar los datos por sitio o por orientación existen diferencias ($P > 0.005$) para las especies estudiadas, pero a pesar de éstas, no-se pudo identificar un estado fenológico que se asociara claramente con el área de influencia de la sombra, la zona de transición o la zona de pleno sol, a lo largo de la transecta, independientemente de las especies que se analizara. (Ver Anexo VII)

Cuadro XVII. Resultados de X² ($P > 0.05$) para el promedio de las cinco especies en los sitio.

Sitio\Especie	Bromus	Cynodon	Notatum	Axonopus	Juncus
S1	0.01	0.12	0.01	0.54	0.05
S2	0.023	0.001	0.16	0.28	0.003
S3	0.14	0.0007	0.2	0.46	<0.0001
S4	0.07	<0.0001	0.09	0.0003	0.79

Cuadro XVIII. Resultados de X² ($P > 0.05$) para el promedio de las cinco especies en las orientaciones.

Sitio\Especie	Bromus	Cynodon	Notatum	Axonopus	Juncus
Este	0.003	<0.0001	0.002	0.008	0.03
Norte	<0.0001	<0.0001	0.0001	0.07	0.003
Oeste	0.19	0.42	0.003	<0.0001	<0.0001
Sur	0.1	<0.0001	<0.0001	0.14	0.0003

V. CONCLUSIONES

Como primera conclusión, surge que la hipótesis planteada, no se cumple, para este muestreo en particular, ya que el efecto de la sombra no mostró salvo excepciones cambios significativos en las especies presentes en los tapices estudiados.

Las variables analizadas presentaron un comportamiento errático, sin mostrar tendencias claras.

La disponibilidad de MS en los sitios fue diferente, notándose en algunas casos un aumento en la zona próxima a los árboles. Sin embargo no se le puede adjudicar estas diferencias sólo al efecto sombra, ya que los lugares donde se encontraban los sitios fueron sometidos a un manejo del pastoreo distinto, a su vez el efecto suelo no se puede separar debido al diseño del muestreo. Cuando se consideran las orientaciones tampoco existió un patrón definido. Los modelos empleados para el análisis de los datos, si bien presentaron ajuste para alguna de las orientaciones, presentaron un poder predictivo siempre bajo. Pero existieron tendencias donde en las orientaciones Norte y Sur se diferenciaban del Este y Oeste.

La altura del forraje, bajo la situación de pastoreo continuo en la que se llevo a cabo el muestreo, no permitió identificar diferencias significativas entre las orientaciones y los sitios. En otras condiciones no debe descartarse la utilidad de esta variable, como indicadora de las respuestas y posibles adaptaciones en la estructura de las pasturas al efecto de la sombra.

El porcentaje de resto seco entre las orientaciones para los distintos sitios, no mostró diferencias significativas; sin embargo, el suelo desnudo presentó valores estadísticamente significativos según la orientación y sitio que se analizó. Sin embargo, no esta claro si esto es consecuencia de las sombra y su efecto sobre las pasturas o si existe también un efecto del pisoteo o del suelo que no fueron analizados.

La composición botánica, fue diferente para los sitios y para las orientaciones, pero a pesar de esto no se logró identificar especies que se asociaran a una determinada orientación. Hay que considerar que el número de especies que se relevaron fue inferior al que se ha maneja para la zona, esto puede estar interfiriendo con resultados obtenidos, además gran parte de éstas especies son malezas enanas y de campo sucio, lo que indica una degradación del tapiz.

La cobertura de las especies que fueron analizadas fue igual para el promedio de las orientaciones y de los sitios, pero existieron tendencias de algunas de las especies donde se aprecia una distribución que podría estar asociada a la sombra.

Bromus catharticus se encontró siempre en los primeros metros bajo en canopy de los árboles independientemente de la orientación; *Cynodon dactylon* presentaba un comportamiento similar aunque se extendía hasta los 10-15 metros. *Paspalum notatum* parece adaptarse a una situación de luz intermedia, sin embargo *Axonopus affinis* y *Juncus* sp, se relevaron siempre en la zona de pleno sol. Cuando se clasificaron todas las especies según ciclo y tipo productivo, los sitios se muestran como diferentes. Dentro de las orientaciones estas diferencias se manifiestan en solo en la orientación Sur, el resto de las orientaciones registró un comportamiento similar.

La fenología de las especies en los distintos sitios mostró diferencia significativa para *Cynodon* y *Juncus*. Cuando se analizaron las orientaciones, además de las dos especies antes mencionadas, aparece con diferencias significativas *Paspalum notatum*. Pero en ninguno de los sitios o de las orientaciones se presentó una zona que se caracterizara por un estado definido. Tanto el estado vegetativo como el de floración, (los que aparecieron con mayor frecuencia) se encontraron sin un patrón definido a lo largo de la transecta.

Por otro lado, surgen a partir de este trabajo una serie de factores que deben considerarse, más allá de la complejidad que estos presuponen al incluirlos dentro del diseño del muestreo. La elección de los lugares a muestrear, el tamaño de la unidad de muestreo y el largo de la transecta son muy importantes. Sin embargo no se deben dejar de considerar, por ejemplo; la degradación del tapiz que puede disminuir el número de especies presentes, al igual que el momento del año en que se realiza el muestreo, que puede afectar la frecuencia de especies invernales o estivales. El suelo es otro componente que debe analizarse conjuntamente con el efecto sombra, ya que la sombra modifica la actividad microbiana, varia el régimen hídrico, y/o aumenta la disponibilidad de los nutrientes y especialmente el nitrógeno. Estos cambios afectan las propiedades químicas y físicas del suelo que inciden en el desarrollo de las especies presentes en estos ambientes. La radiación tampoco puede dejarse de lado, ya que existen variaciones entre estaciones del año y durante el día; a su vez, la sombra genera ambientes luminoso distintos con alteraciones en la distribución espectral, como se cita en la revisión. Estos cambios son responsables de las variaciones a nivel celular que afectan la capacidad fotosintéticas de las distintas especies a través de cambios en los pigmentos fotosintéticos, o variaciones en el número y tamaño de las unidades fotosintéticas.

Además de la sombra, también las características de las especies arbóreas, así como la densidad y la distribución de éstas, están afectando la presencia de las especies herbáceas y determinando, por ejemplo la composición química de las mismas. La presencia de animales a través del pastoreo o a utilización de los lugares con sombra como dormitorio debe ser considerada, por los efectos que tienen en las pasturas.

VI RESUMEN

El presente trabajo pretende determinar cuáles son los cambios en la composición botánica de los tapices naturales sometidos durante ocho o más años al efecto de la sombra de árboles aislados o agrupados en montes naturales o artificiales de distintas especies sobre suelos con aptitud forestal, representativos de una región geológica característica del Noreste del país (areniscas de Tacuarembó). Se busca identificar además el comportamiento de distintas especies frente a diferentes proyecciones de luz y sombras, determinando grupos vegetacionales con similar comportamiento; analizar si existe cambios relativos en la productividad, estacionalidad y calidad del tapiz en las diferentes orientaciones cardinales, y cuantificar agrostológicamente los cambios en la frecuencia y área cubierta por las diferentes especies del tapiz.

La unidad de muestreo fue un cuadrado de 10 * 10 cm de lado. Se registró: altura, % resto seco, % suelo descubierto, estimación de rendimiento, número de especies, estado fenológico y % de cobertura de cada una. Los cuadrados se evaluaron sobre 4 transectas que corresponden con las cuatro orientaciones..

Las variables analizadas presentaron un comportamiento errático, sin mostrar tendencias claras. Sin embargo se logró identificar un grupo de especies que presento un comportamiento asociado al efecto de la sombra. *Bromus catharticus* y *Cynodon dactylon* aparecieron como especies más asociadas a la presencia de sombra, *Paspalum notatum* presentó un comportamiento intermedio, y *Axonopus affinis* conjuntamente con *Juncus sp.* se ubican preferencialmente en la zona de pleno sol.

La metodología aplicada no permitió confirmar que el comportamiento de estas especies se deba exclusivamente al efecto de la sombra, ya que el diseño del muestreo no incluyó el efecto suelo, las intensidades de luz, la calidad espectral de la misma, las horas de insolación y de sombra, y la situación sin pastoreo.

Palabras clave: sombra; orientaciones cardinales; pasturas naturales; composición botánica.

VII SUMMARY

Tacuarembó sandy soils have been associated as forestal aptitude soils in Uruguayan North-east, where this study took place. Meanwhile this region belongs to prairie land where livestock production takes place. The main objective of this was to determine changes in the botanical composition of native pastures subjected during eight or more years to shadow effect of introduced, isolated or grouped trees of different forest species (Eucalyptus and Melia). It also looked to identify different species and community behavior in response to different light and shadows projections. and to analyze changes in MS seasonal production and quality in response to the different cardinal orientation as well as quantify agrostological frequency changes and percent of covered area by the different main determined herbaceous species.

*The sample unit was a 10 * 10 cm square. It was measured: height, dry residues %, uncovered soil %, yield estimation, species number, each one phrenology stage and covering (%).Determination squares were evaluated on 4 transects that correspond with the four cardinal orientation.*

Analyzed variables showed an erratic behavior, without clear statistical tendencies. However, a species group was identified, which presented a shadow effect related behavior. Bromus catharticus and Cynodon dactylon appeared to be as species related to the shadow presence, Paspalum notatum showed an intermediate behavior, and Axonopus affinis and Juncus sp. are preferentially placed in full light areas.

Used methodology did not let establish affirmation that these species behavior are exclusively due to the shadow effect, since the sample design did not include soil effect, light intensity, spectral quality(isolation and distribution), daily time shadow and grazing history

Keywords: shadow; cardinal orientation; native pastures; botanical composition.

VIII. BIBLIOGRAFÍA.

- I. GARCÍA ARTOLA, M; VILLALBA FARINHA, J. Efecto del sombreadamiento y la fertilización del nitrógeno y Fósforo en el crecimiento de *Cynodon dactylon*. Tesis Ing. Agr. 1996. Montevideo.
- II. EVANS, J.R.; VON CAEMMERER, S.; ADAMS III, W.W. First Symposium, held at the Australian National University, Canberra, February 1987. CSIRO. Australia.
- III. HORN, H. 1971. The adaptive geometry of trees. Monographs in Population Biology III. Princeton, New Jersey. Edited by Robert, M. May.
- IV. MATTEUCCI, S.D.; COLMA, A. 1982. Serie Biológica: Metodología para el estudio de la vegetación. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Programa Regional de Desarrollo Científico y tecnológico. Monografía n° 22.
- V. MILLOT, J.C; RISSO, D; METHOL, R. Relevamiento de pasturas y mejoramientos extensivos en área ganadería del Uruguay. Comisión honorario del plan agropecuario. MGAP. Consultora FUCREA. Julio 1987; 43.
- VI. PÉREGO, J.L. 2002. Sistemas Silvopastoriles en el centro sur de la provincia de Corrientes. In XIX Reunión de Grupo Técnico en Forrajes del Cono Sur-Zona Campos, Mercedes, Corrientes, Argentina. 69-77.
- VII. ACCIARESI, H.; ANSIN, O.E.; MARLATS, R.M.; ACCIARESI, H.A. 1994. Sistemas silvopastoriles: efectos de la densidad arbórea en la penetración solar y producción de forraje en poblaciones de álamo (*Populus deltoides* Marsh).
- VIII. Agroforestería-en-las-Américas. 1: 4, 6-9; 10 ref.
- IX. ANDERSON, G.W.; MOORE, R.W. 1987. Productivity in the first seven years of a *Pinus radiata*-annual pasture agroforest in Western Australia. *Australian-Journal-of-Experimental-Agriculture*. 27: 2, 231-238; 11 ref.
- X. ANDERSON, L.S.; SINCLAIR, F.L. 1993. Ecological interactions in agroforestry systems. *Agroforestry-Abstracts*. 6: 2, 57-91; Also published in *Forestry Abstracts* 54 (6) 489-523; ref.
- XI. ASNER, G.P.; WESSMAN, C.A.; ARCHER, S. 1998. Scale dependence of absorption of photosynthetically active radiation in terrestrial ecosystems. *Ecological-Applications*. 8: 4, 1003-1021; many ref.
- XII. BAKKER, A. 1960. The influence of Poplars on grass. Repr. from *Meded. LandbHogeschool Wageningen* 60 (9), (1-38). 16 refs.

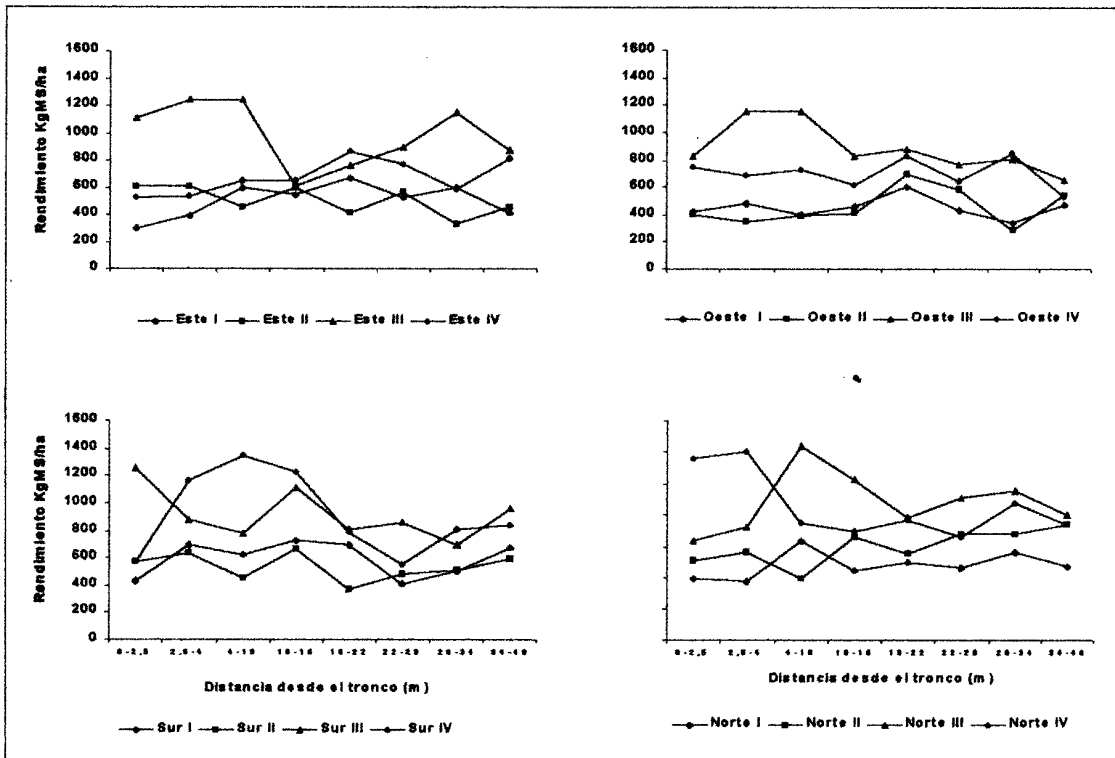
- XIII. CADENAZZI, M; PILLAR, V. Muestreo en un campo natural: un enfoque iterativo. XIV Reunión del grupo técnico regional del cono sur en mejoramiento y utilización del área tropical y subtropical. Anales.Serie Tec.94 Julio 1998 INIA Tbó.
- XIV. CAMPBELL, R.S. 1946. Determination of grazing values of native vegetation on Southern Pine forest ranges. *Ecology*. 27 (3). (195-204).
- XV. CLINTON, P.W.; MEAD, D.J. 1994. Competition for nitrogen between *Pinus radiata* and pasture. I. Recovery of ¹⁵N after one growing season.
- XVI. *Canadian-Journal-of-Forest-Research*. 24: 5, 882-888; 34 ref.
- XVII. (_____.). 1994. Competition for nitrogen between *Pinus radiata* and pasture. II. Trends in plant and soil processes. *Canadian-Journal-of-Forest-Research*. 24: 5, 889-896; 25 ref.
- XVIII. CONNOR, D.J.; SANDS, R.; STRANDGARD, M.; REIFSNYDER, W.S. (ED.); DARNHOFER, T.O. 1989. Competition for water, light and nutrients in agroforestry associations of *Pinus radiata* and pasture. : Meteorology and agroforestry. Proceedings of an international workshop on the application of meteorology to agroforestry systems planning and management, Nairobi 9-13 February 1987. 1989, 451-462.PB: International Council for Research in Agroforestry (ICRAF); Nairobi; Kenya
- XIX. COSTANTINI, A.; LEWTY, M.J.; PODBERSCEK, M. 1992. Grass competition and *Pinus caribaea* var. *hondurensis* development in south-east Queensland. *Commonwealth-Forestry-Review*. 71: 2, 117-123; 14 ref.
- XX. EASTHAM, J.; ROSE, C.W.; CHARLES EDWARDS, D.A.; CAMERON, D.M.; RANCE, S.J. 1990. Planting density effects of water use efficiency of trees and pasture in an agroforestry experiment. *New-Zealand-Journal-of-Forestry-Science*. 20: 1, 39-53; 35 ref.
- XXI. JACKSON,J.; ASH, A.J. 1998. Tree-grass relationships in open Eucalipt woodland of northeastern Australia: Influence of tree on pasture productivity, forage quality and species distribution.
- XXII. *Agroforestry System*, 40:2, 159-176; 35 ref.
- XXIII. GILBERT, I.R.; SEAVERS, G.P.; JARVIS, P.G.; SMITH, H. 1995. Photomorphogenesis and canopy dynamics. Phytochrome-mediated proximity perception accounts for the growth dynamics of canopies of *Polpus trichocarpa* X *deltoides* 'Beaupre'. *Plant,-Cell-and-Environment*. 1995, 18: 5, 475-497; 38 ref.
- XXIV. LARBLA,; LADIPO, D.O.; ADEKUNLE, I.O.; SMITH, J.W.; JABBAR, M.A. . 1998. Multipurpose tree selection for silvopastoral systems on acid ultisols: the effect of grass competition on early growth of tree and shrub species.
- XXV. *International-Tree-Crops-Journal*. 9: 3, 213-225; 22 ref.

- XXVI. MCIVOR, J.G. 1998. Pasture management in semi-arid tropical woodlands: effects on species diversity. *Australian-Journal-of-Ecology*. 23: 4, 349-364; 48 ref.
- XXVII. MOLITERNO, E. 1997. Principios y usos de un método de doble muestreo. *Cangue* N° 9.
- XXVIII. (_____). La altura de la pastura como estimador de su producción instantánea. *Cangue* N°10.
- XXIX. OLMOS, F; BALMELLI, G; PEREZ GOMAR, E. Estudios de interacciones árbol-pastura. XIV Reunión del grupo técnico regional del cono sur en mejoramiento y utilización del área tropical y subtropical. *Anales. Serie Tec.* 94 Julio 1998 INIA. Tbó.
- XXX. PENTON, G.; BLANCO, F. 2001. Influencia de la sombra de *Albizia lebbek* en la composición química del pastizal. *Pastos y Forrajes*. 24: 205.
- XXXI. PERCIVAL, N.S.; BOND, D.I.; HAWKE, M.F.; CRANSHAW, L.J.; ANDREW, B.L.; KNOWLES, R.L.; BILBROUGH, G.W. Mayo 1984. Effects of radiata pine on pasture yields, botanical composition, weed populations, and production of a range of grasses. *Proceedings of a technical workshop on agroforestry*. Dunedin, 13-22; 4 ref. PB: Ministry of Agriculture and Fisheries; Wellington; New Zealand
- XXXII. PEREZ GOMAR, E. y BEMHAJA, M.
- XXXIII. PUERTO, MARTIN A.; ALONSO, PELOCHE, H.; GOMEZ GUTIERREZ, J.M. 1980. Efecto del arbolado sobre los estratos inferiores de vegetación, en distintas comunidades de pastizal. *Anales-de-Edafologia-y-Agrobiologia*. 39: 7-8, 1321-1330; EMB; 7 ref.
- XXXIV. RALPH, W. 1990. Exploring agroforestry in the subtropics. *Rural-Research*. No. 146, 12; 1 ref.
- XXXV. RINGROSE, S.; MUSISI NKAMBWE, S.; COLEMAN, T.; NELLIS, D.; BUSSING, C. 1999. Use of Landsat Thematic Mapper data to assess seasonal rangeland changes in the southeast Kalahari, Botswana. *Environmental-Management*. 23: 1, 125-138; 40 ref.
- XXXVI. SAMANTA, A.K.; UPADHYAY, V.S.; PATHAK, P.S. 1998. Effect of silvipasture system on rumen fermentation and growth in crossbred heifers. *Indian-Journal-of-Animal-Nutrition*. 15: 1, 18-20; 9 ref.
- XXXVII. SHARROW, S.H. 1991. Tree planting pattern effects on forage production in a Douglas-fir agroforest. *Agroforestry-Systems*. 16: 2, 167-175; 13 ref.

- XXXVIII. STOUTJESDIJK, P. 1972. Spectral transmission curves of some types of leaf canopies with a note on seed germination. *Acta-Botanica-Neerlandica*. 21: 3, 185-191; OBD; 12 ref.
- XXXIX. WILSON, J.R.; CAMERON, D.M.; SHELTON H.M. 1990. The growth of *Paspalum notatum* under the shade of a *Eucalyptus grandis* plantation canopy or in full sun. *Tropical-Grassland*. 24: 24-28.
- XL. WILSON, J.R. 1998. Influence of planting four tree species on the yield and soil water status of green panic pasture in subhumid south-east Queensland. *Tropical-Grasslands*. 32: 4, 209-220; 34 ref.
- XLI. MUIR, J.P.; ALAGE, A.; MAPOSSE, I.C. 2001. Herbage characteristic as affected by the canopies of dominant trees in a savanna of southern Mozambique. *Proceeding of the XIX International Grassland Congres, Brazil*. 655-657.
- XLII. VARELA, A.C.; PERI, P.L.; LUCAS, R.J.; MOOT, D.J. 2001. Dry matter production and nutritive value of *Medicago sativa* and *Dactylis glomerata* under diferents light regimes. *Proceeding of the XIX International Grassland Congres, Brazil*. 660-661.
- XLIII. GUTAMIS, D.; ALCANTRA, V.B.G.; COLOZZA, M.T.; LOURENÇO, A.J. 2001.
- XLIV. Production and mineral composition of tropical grasses sown under Pine plantation. *Proceeding of the XIX International Grassland Congres, Brazil*. 662-663.
- XLV. (_____.). Nutritive quality of tropical grasses sown under Pine plantation.
- XLVI. *Proceeding of the XIX International Grassland Congres, Brazil*. 663-664
- XLVII. MARTINEZ, F.; PEREYRA, F. ; BOGGIANO, P. 1990. Silvopastoreo con lanares. II Seminario Nacional de Campo Natural. Tbo-Uruguay
- XLVIII. DE AZAPITARTE YOUNG, I.J.; GUELFI GARRIDO, M.J. 1999. Estudio comparativo de comunidades vegetales de pradera natural sobre suelos profundos y superficiales del Basamento Cristalino. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay, Facultad de Agronomía.
- XLIX. MARASCA FUCKS, L.F. 1999. Dinâmica da Pastagem Nativa, Desempenho de Ovinos e Desenvolovimiento Arbóreo em Sistema Silvipastoril com Três Populações de *Eucalyptus saligna*. Dissertação de Mastrado, Curso de Pós-Graduação em Zootecnia-Plantas Forrageiras, Faculdade de Agronomia, Universidad Federal Do Río Geande do Sul, Porto Alegre, Brasil.

VIII. ANEXOS

Anexo I Rendimiento promedio.



Anexo II. Altura.

Sitio I	Este	Norte	Oeste	Sur
Lineal	ns	ns	ns	ns
r2				
b1				
Cuadrático	*	ns	ns	ns
R2	0,05			
b2	-0,043			

Sitio II	Este	Norte	Oeste	Sur
Lineal	ns	ns	*	ns
r2			0,12	
b1			0,06	
Cuadrático	ns	ns	ns	*
R2				0,14
b2				-0,043

Sitio III	Este	Norte	Oeste	Sur
Lineal	ns	ns	*	ns
r2			0,21	
b1			-0,009	
Cuadrático	ns	ns	ns	ns
R2				
b2				

Sitio IV	Este	Norte	Oeste	Sur
Lineal	*	*	ns	ns
r2	0,11	0,2		
b1	0,054	-0,01		
Cuadrático	ns	*	ns	ns
R2		0,39		
b2		0,07		

Anexo III. Resto Seco y Suelo Descubierto.

Norte	Sitio I		Sitio II		Sitio III		Sitio IV	
	RS	SD	RS	SD	RS	SD	RS	SD
Lineal	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
r2								
Pr>/t/								
Cuadrático	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	+
R2								0,75
Pr>/t/								0,026

Sur	Sitio I		Sitio II		Sitio III		Sitio IV	
	RS	SD	RS	SD	RS	SD	RS	SD
Lineal	ns	ns	ns	ns	ns	-	ns	-
r2						0,8		0,7
Pr>/t/						0,07		0,02
Cuadrático	+	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
R2	0,92							
Pr>/t/	0,003							

Este+Oeste	Sitio I		Sitio II		Sitio III		Sitio IV	
	RS	SD	RS	SD	RS	SD	RS	SD
Lineal	ns	ns	ns	-	ns	ns	-	ns
r2				0,73			0,56	
Pr>/t/				0,015			0,054	
Cuadrático	ns	+	ns	ns	+	ns	ns	+
R2		0,7			0,79			0,86
Pr>/t/		0,045			0,052			0,012

Anexo IV. Lista de especies.

Nombre científico	Familia	Met.	Tipo vegetativo	Ciclo	Tipo productivo
<i>Adesmia bicolor</i>	Leguminosa	C3	Perenne, estol., paquir.	Invernal media	Fino
<i>Agrostis montevidensis</i>	Agrostoides	C3	Perenne, cespit.	Invernal baja	Tierno
<i>Arachis sp.</i>		C4	Perenne, rizoma.	Estival baja	Tierno
<i>Aristida uruguayensis</i>	Aristideas	C4	Perenne, cespit.	Estival media baja	Tierno a ordinario
<i>Axonopus affinis</i>	Paniceas	C4	Perenne, estol.	Estival baja	Tierno ordinario
<i>Axonopus argentinus</i>	Paniceas	C4	Perenne, rizoma.	Estival media	Tierno
<i>Bacharis coridifolia</i>	Asteraceae	C4	Subarbusto	Estival media	Maleza campo sucio
<i>Bacharis notoserigila</i>	Asteraceae	C4	Subarbusto	Estival media baja	Maleza campo sucio
<i>Bacharis trimrea</i>	Asteraceae	C4	Subarbusto	Estival media	Maleza campo sucio
<i>Briza minor</i>	Poéas	C3	Anual	Invernal minima	Tierno enano
<i>Briza triloba</i>	Poéas	C3			
<i>Bromus catharticus</i>	Poéas	C3	Perenne, cespit.	Invernal	Fino
<i>Carex sp.</i>		C3	Perenne, rizoma.	Invernal baja	Ordinario
<i>Chevreulia sarmentosa</i>	Asteraceae	C3	Perenne, estol.	Invernal minima	Maleza enana
<i>Chloris retusa</i>	Clorideas	C4	Perenne, cespit.	Estival baja	Ordinario
<i>Coleorachis selloana</i>	Clorideas	C4	Perenne, cespit.	Estival media	Tierno
<i>Conyza bonariensis</i>		C4	Anual, erecta	Estival media	Ordinario
<i>Cynodon dactylon</i>	Clorideas	C4	Perenne, rizomz. estol.	Estival baja	Ordinario
<i>Cyperus sp.</i>	Cyperaceae	C4	Perenne, cespit.	Estival media	Ordinario
<i>Demanthus virgatus</i>	Leguminosa	C4	Perenne	Estival baja	Ordinario
<i>Desmodium incanum</i>	Leguminosa	C4	Perenne, rizomza.	Estival baja	Tierno fino
<i>Dichondra microcalyx</i>	Convolvulaceae	C4	Perenne, estol.	Estival infima	Maleza enana
<i>Digitaria sanguinalis</i>	Clorideas	C4	Anual, radic.	Estival media	Fino duro
<i>Dorstenia brasiliensis</i>		C4	Perenne, arrose.	Estival infima	Maleza enana
<i>Eleusine tristachya</i>	Poaceae	C4	Perenne, cespit.	Estival muy baja	Ordinario
<i>Euphorbia sp.</i>		C4	Perenne, paquir.	Estival media baja	Maleza menor
<i>Envolvulus sericeus</i>	Convolvulaceae	C4	Perenne	Estival infima	Maleza enana
<i>Eragrostis acutiglumis</i>	Eragrósteas	C4	Perenne, cespit.	Estival baja	Ordinario a tierno
<i>Eragrostis bahiensis</i>	Eragrósteas	C4	Perenne, cespit.	Estival media	Ordinario
<i>Eragrostis expansa</i>	Eragrósteas	C4	Perenne, cespit.	Estival media	Ordinario
<i>Eragrostis lugens</i>	Eragrósteas	C4	Perenne, cespit.	Estival baja	Ordinario
<i>Eragrostis neesii</i>	Eragrósteas	C4	Perenne, cespit.	Estival muy baja	Ordinario enano
<i>Fryngium nudicaule</i>	Apiaceae	C3	Perenne, subarr.	Invernal baja	Maleza enana
<i>Facelis retusa</i>		C3	Anual	Invernal minima	Maleza enana
<i>Graminoide sp.</i>					
<i>Hypochoeris variegata</i>		C3	Perenne, arrose.	Invernal minima	Maleza enana
<i>Hipoxis</i>					
<i>Juncus sp.</i>	Juncaceae				
<i>Leptocoryphium lanatus</i>	Paniceas	C4	Perenne, cespit.	Estival media	Tierno
<i>Lolium multiflorum</i>	Paniceas	C3	Anual	Invernal media	Fino

Nombre científico	Familia	Met.	Tipo vegetativo	Ciclo	Tipo productivo
<i>Melica brasiliana</i>	Poéas	C3	Perenne, cespit.	Invernal baja	Ordinario
<i>Micropsis spathulata</i>		C3	Anual	Invernal ínfima	Maleza enana
<i>Molugo vertisilata</i>					
<i>Noticastrum diffusum</i>		C4	Perenne	Estival baja	Maleza menor
<i>Oxalis. Sp</i>	Oxaliaceae	C3	Bulbosa	Invernal mínima	Maleza enana
<i>Panicum capillare</i>	Paníceas	C4	Anual	Estival baja	Tierno
<i>Panicum milloides</i>	Paníceas	C4	Perenne, cespit.	Estival media	Tierno
<i>Panicum repens</i>	Paníceas	C4	Perenne, rizoma.	Estival baja	Tierno
<i>Panicum sabulorum</i>	Paníceas	C4	Perenne, cespit., radic.	Estival media baja	Tierno
<i>Pappophorum</i>	Papofóreas	C4	Perenne, cespit.	Estival baja	Tierno
<i>Paspalum cuadrifarium</i>	Paníceas	C4	Perenne, cespit., maciega	Estival alta	Duro
<i>Paspalum dilatatum</i>	Paníceas	C4	Perenne, cespit.	Estival media	Fino
<i>Paspalum ionanthum</i>	Paníceas	C4	Perenne, cespit.	Estival media	Tierno
<i>Paspalum nicorae</i>	Paníceas	C4	Perenne, rizoma.	Estival media	Ordinario a tierno
<i>Paspalum notatum</i>	Paníceas	C4	Perenne, estolo.	Estival baja	Tierno
<i>Paspalum plicatulum</i>	Paníceas	C4	Perenne, cespit.	Estival media	Ordinario a tierno
<i>Paspalum proliferum</i>	Paníceas	C4	Perenne, estolo., rizoma.	Estival baja	Tierno
<i>Paspalum urvillei</i>	Paníceas	C4	Perenne, cespit.	Estival media	Tierno
<i>Pfaffia sericea</i>		C4	Perenne, rizoma.	Estival mínima	Maleza enana
<i>Phyla canescens</i>		C4	Perenne, estolo.	Estival mínima	Maleza enana
<i>Piptochaetium montevidense</i>	Estipeas	C3	Perenne, cespit.	Invernal media baja	Tierno ordinario
<i>Plantago myosurus</i>	Plantaginaceae	C3	Anual, arrose.	Invernal ínfima	Maleza enana
<i>Richardia stellari</i>	Rubiaceae	C4	Perenne	Estival mínima	Maleza enana
<i>Schizachirium microstachyum</i>	Andropogónea	C4	Perenne, cespit.	Estival media	Duro
<i>Scutellaria racemosa</i>		C3	Perenne, rizoma.	Estival ínfima	Maleza enana
<i>Senecio vulgare</i>		C3	Subarbusto	Invernal medio	Maleza campo sucio
<i>Setaria geniculata</i>	Paníceas	C4	Perenne, cespit.	Estival baja	Tierno
<i>Setaria vaginata</i>	Paníceas	C4	Perenne, cespit.	Estival media	Tierno
<i>Soliva macrocephala</i>		C3	Anual, decumb.	Invernal mínima	Maleza enana
<i>Sporobolus indicus</i>	Esoprobóleus	C4	Perenne, cespit.	Estival media	Ordinario a duro
<i>Taraxacum officinale</i>		C3	Perenne, arrose.	Invernal baja	Ordinario
<i>Trachipogon montufari</i>	Andropogónea	C4	Perenne, rizoma.	Estival baja	Ordinario
<i>Trifolium polymorphum</i>	Fabaceae	C3	Perenne, estolo., paquir.	Invernal mínima	Tierno enano
<i>Vulpia australis</i>	Poeas	C3	Anual	Invernal ínfima	Ordinario enano.

Anexo V Clasificación de las especies por Ciclo y Tipo productivo.

Cuadro I. Análisis X2 ($P < 0.005$) del promedio de los ciclos para las cuatro orientaciones por sitio

	<i>Sitio I</i>	<i>Sitio II</i>	<i>Sitio III</i>	<i>Sitio IV</i>
<i>Sitio I</i>	1	<0,0001	0,06	0,32
<i>Sitio II</i>		1	0,006	0,005
<i>Sitio III</i>			1	0,02
<i>Sitio IV</i>				1

Cuadro II. Análisis X2 ($P < 0.005$) del número de especies según ciclo promediadas por sitio según orientación.

	<i>Este</i>	<i>Norte</i>	<i>Oeste</i>	<i>Sur</i>
<i>Este</i>	1	0,54	0,64	0,005
<i>Norte</i>		1	0,14	0,0005
<i>Oeste</i>			1	0,04
<i>Sur</i>				1

Cuadro III. Análisis X2 ($P < 0.005$) del número de especies clasificadas por sitio, según tipo productivo, promedio de las orientaciones.

	<i>Sitio I</i>	<i>Sitio II</i>	<i>Sitio III</i>	<i>Sitio IV</i>
<i>Sitio I</i>	1	0,0004	<0,0001	<0,0001
<i>Sitio II</i>		1	<0,0001	<0,0001
<i>Sitio III</i>			1	<0,0001
<i>Sitio IV</i>				1

Anexo VI. Cuadros Resumen Modelo Lineal y Cuadrático para cobertura de
esp.*sitio*orient.

Lineal

Sitio	Orientación	Parámetro	Bromus	Cynodon	Notatum	Axonopus	Juncus
I	Este	Significancia	ns	*	*	*	ns
		r2		0,49	0,21	0,51	
		b0		0,37	5	-0,03	
		b1		-0,013	-0,009	0,01	
I	Norte	Significancia	*	*	ns	*	*
		r2	0,23	0,79		0,18	0,17
		b0	0,08	0,83		-0,012	0,19
		b1	-0,003	-0,03		0,006	-0,005
I	Oeste	Significancia	ns	*	*	*	*
		r2		0,73	0,13	0,37	0,42
		b0		1,04	0,43	-0,04	0,13
		b1		-0,03	0,012	0,007	-0,004
I	Sur	Significancia	*	*	*	*	ns
		r2	0,53	0,19	0,18	0,45	
		b0	0,4	0,29	0,16		
		b1					
Resumen del sitio		Significancia	*	*	ns	*	*
		r2	0,14	0,46		0,35	0,11
		b0	0,12	0,63		-0,037	0,15
		b1	-0,04	-0,02		0,1	-0,003

Lineal

Sitio	Orientación	Parámetro	Bromus	Cynodon	Notatum	Axonopus	Juncus
II	Este	Significancia	ns	*	ns	*	ns
		r2		0,68		0,41	
		b0		0,95		-0,04	
		b1		-0,032		0,008	
II	Norte	Significancia	ns	*	ns	ns	ns
		r2		0,63			
		b0		0,83			
		b1		-0,03			
II	Oeste	Significancia	ns	*	*	ns	*
		r2		0,62	0,34		0,32
		b0		0,93	0,4		0,12
		b1		-0,03	-0,01		-0,004
II	Sur	Significancia	*	*	ns	ns	ns
		r2	0,32	0,31			
		b0	0,22	0,26			
		b1	-0,008	-0,009			
Resumen del sitio		Significancia	*	*	ns	*	*
		r2	0,08	0,51		0,1	0,07
		b0	0,07	0,74		0,01	0,07
		b1	-0,0023	-0,03		0,004	-0,002

Lineal

Sitio	Orientación	Parámetro	Bromus	Cynodon	Notatum	Axonopus	Juncus
III	Este	Significancia	*	*	*	ns	ns
		r2	0,28	0,39	0,33		
		b0	0,1	0,75	0,13		
		b1	-0,004	-0,02	0,02		
III	Norte	Significancia	*	*	*	*	ns
		r2	0,17	0,29	0,36	0,12	
		b0	0,25	0,27	0,17	-0,004	
		b1	-1	-0,01	0,02	0,005	
III	Oeste	Significancia	*	*	*	*	*
		r2	0,26	0,1	0,12	0,18	
		b0	0,09	0,48	0,24	-0,01	
		b1	-0,003	-0,02	0,01	0,001	
III	Sur	Significancia	ns	*	ns	ns	ns
		r2		0,14			
		b0		0,36			
		b1		-0,008			
Resumen del sitio		Significancia	*	*	*	*	ns
		r2	0,12	0,27	0,17	0,06	
		b0	0,11	0,47	0,22	-0,002	
		b1	-0,004	-0,01	0,01	0,002	

Lineal

Sitio	Orientación	Parámetro	Bromus	Cynodon	Notatum	Axonopus	Juncus
IV	Este	Significancia	*	*	ns	*	*
		r2	0,44	0,65		0,5	0,12
		b0	0,47	1,35		-0,06	0,02
		b1	-0,02	-0,03		0,02	0,003
IV	Norte	Significancia	ns	*	*	*	*
		r2		0,23	0,65	0,31	0,34
		b0		1,57	-0,16	-0,06	-0,02
		b1		-0,02	0,03	0,007	0,005
IV	Oeste	Significancia	*	ns	*	*	ns
		r2	0,46		0,13	0,33	
		b0	2		0,18	-0,14	
		b1	-0,007		0,01	0,01	
IV	Sur	Significancia	*	*	*	*	ns
		r2	0,42	0,48	0,55	0,73	
		b0	0,22	0,84	-0,05	-0,06	
		b1	-0,008	-0,02	0,02	0,03	
Resumen del sitio		Significancia	*	*	*	*	*
		r2	0,28	0,17	0,24	0,37	0,11
		b0	0,24	0,94	0,04	-0,08	0,02
		b1	-0,008	-0,02	0,01	0,02	0,002

Cuadrático

Sitio	Orientación	Parámetro	Bromus	Cynodon	Notatum	Axonopus	Juncus
I	Este	Significancia	ns	*	*	ns	ns
		R2 Cuadrático		0,64	0,33	0,51	
		b0		0,5	0,37		
		b1		-0,04	0,02		
		b2		0,0007	-0,0007		
I	Norte	Significancia	*	*	*	*	ns
		R2 Cuadrático	0,39	0,84	0,58	0,25	
		b0	0,12	0,95	-0,14		
		b1	-0,01	-0,05	0,08		
		b2	0,0002	0,0006	-0,002	ns	
I	Oeste	Significancia	ns	*	*	*	ns
		R2 Cuadrático		0,8	0,48	0,41	
		b0		1,23	0,04*		
		b1		-0,07	0,09		
		b2		0,001	-0,002	ns	
I	Sur	Significancia	*	*	*	*	ns
		R2 Cuadrático	0,39	0,31	0,69	0,54	
		b0	0,12	0,18	-0,16	0,04	
		b1	-0,01	0,015	0,07	-0,008	
		b2	0,0002	-0,0006	-0,002	0,0005	
Resumen del sitio.		Significancia	*	*	*	*	*
		R2 Cuadrático	0,21	0,48	0,33	0,38	
		b0	0,18	0,72	0,03	0,02	
		b1	-0,01	-0,04	0,06	-0,002	
		b2	0,0003	0,0004	-0,002	0,0003	ns

Cuadrático

Sitio	Orientación	Parámetro	Bromus	Cynodon	Notatum	Axonopus	Juncus
II	Este	Significancia	ns	*	*	ns	ns
		R2 Cuadrático		0,9	0,39	0,41	
		b0		1,3	-0,03		
		b1		-0,1	0,07		
		b2		0,002	-0,002	ns	
II	Norte	Significancia	ns	*	ns	ns	ns
		R2 Cuadrático		0,87			
		b0		1,18			
		b1		-0,1			
		b2		0,002			
II	Oeste	Significancia	ns	*	*	*	ns
		R2 Cuadrático		0,89	0,41	0,22	
		b0		1,35		-0,07	
		b1		-0,1		0,02	
		b2		0,002	ns	-0,0005	
II	Sur	Significancia	*	ns	*	ns	ns
		R2 Cuadrático	0,53		0,48		
		b0	0,36		-0,05		
		b1	-0,03		0,07		
		b2	0,0007		-0,002		
Resumen del sitio		Significancia	*	*	*	*	*
		R2 Cuadrático	0,13	0,7	0,2	0,14	0,09
		b0	0,103	1,05	0,15	-0,04	
		b1	-0,01	-0,08	0,04	0,01	
		b2	0,0002	0,002	-0,001	-0,0002	ns

Cuadrático

Sitio	Orientación	Parámetro	Bromus	Cynodon	Notatum	Axonopus	Juncus
III	Este	Significancia	*	*	*	ns	ns
		R2 Cuadrático	0,49	0,39	0,61		
		b0	0,17		-0,19		
		b1	-0,02		0,08		
		b2	0,0003	ns	-0,002		
III	Norte	Significancia	*	*	*	ns	ns
		R2 Cuadrático	0,32	0,44			
		b0	0,41	0,4			
		b1	-0,04	-0,03			
		b2	0,0008	0,0007	ns		
III	Oeste	Significancia	*	*	*	*	ns
		R2 Cuadrático	0,39	0,59	0,63		
		b0	0,14	0,71	-0,2		
		b1	-0,01	-0,06	0,09 *		
		b2	0,0002	0,001	-0,002	ns	
III	Sur	Significancia	ns	ns	ns	ns	ns
		R2 Cuadrático					
		b0					
		b1					
		b2					
Resumen del sitio.		Significancia	*	*	*	*	ns
		R2 Cuadrático	0,21	0,32	0,35		
		b0	0,19	0,58	-0,012		
		b1	-0,018	-0,04	0,06		
		b2	0,0004	0,0006	-0,001	ns	

Cuadrático

Sitio	Orientación	Parámetro	Bromus	Cynodon	Notatum	Axonopus	Juncus
IV	Este	Significancia	*	*	*	ns	*
		R2 Cuadrático	0,64	0,7	0,33		0,31
		b0	0,69	1,17	-0,08		-0,05
		b1	-0,06	-0,0008	0,06		0,02
		b2	0,001	-0,0008	-0,001		-0,0003
IV	Norte	Significancia	ns	*	*	*	*
		R2 Cuadrático		0,62		0,44	
		b0		0,97		0,03	
		b1		0,09		-0,01	
		b2		-0,003	ns	0,0005	ns
IV	Oeste	Significancia	*	ns	*	*	*
		R2 Cuadrático	0,62		0,6	0,63	0,33
		b0	0,08		-0,25	0,13	-0,06
		b1	-0,022		0,1*	-0,04	0,06
		b2	0,0004		-0,002	0,001	-0,0005
IV	Sur	Significancia	*	*	ns	ns	ns
		R2 Cuadrático	0,68	0,59			
		b0	0,33	1,06			
		b1	-0,03	-0,07			
		b2	0,0006	0,001			
Resumen del sitio.		Significancia	*	ns	*	ns	*
		R2 Cuadrático	0,4		0,33		0,17
		b0	0,34		-0,12		-0,02
		b1	-0,03		0,04		0,01
		b2	0,0005		-0,0008		-0,0002

Anexo VIII Fenología

Sitio I

Especie OR/EF	Bromus			Cynodon			Notaum			Axonopus			Juncus		
	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2
Este	32	0	0	13	14	5	1	29	2	19	13	0	16	16	0
Norte	30	1	1	21	11	0	3	29	0	15	17	0	8	19	5
Oeste	23	4	5	16	13	3	10	20	2	16	16	0	11	17	4
Sur	27	3	2	14	14	4	7	12	2	20	12	0	15	13	4

0:_ Sin presencia
1_ Vegetativo
2_ Floración

Sitio II

Especie OR/EF	Bromus			Cynodon			Notaum			Axonopus			Juncus		
	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2
Este	31	1	0	20	5	7	11	20	1	19	13	0	21	7	4
Norte	32	0	0	14	19	2	6	25	1	19	13	0	18	14	0
Oeste	26	2	4	19	12	1	4	28	0	19	13	0	21	10	1
Sur	31	1	0	19	4	9	4	28	0	25	7	0	29	3	0

0:_ Sin presencia
1_ Vegetativo
2_ Floración

Sitio III

Especie OR/EF	Bromus			Cynodon			Notaum			Axonopus			Juncus		
	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2
Este	26	4	2	22	6	4	8	17	7	28	4	0	12	17	3
Norte	26	6	0	18	5	9	10	18	4	26	6	0	20	12	0
Oeste	30	1	1	14	17	1	3	24	5	30	2	0	4	13	15
Sur	27	2	3	24	7	1	4	24	4	27	5	0	13	12	7

0:_ Sin presencia
1_ Vegetativo
2_Floración

Sitio IV

Especie OR/EF	Bromus				Cynodon				Notaum				Axonopus				Juncus			
	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3
Este	21	7	3	1	32	0	0	0	10	20	2	0	27	5	0	0	18	11	3	0
Norte	17	11	4	0	7	16	9	0	18	13	1	0	18	13	1	0	18	12	2	0
Oeste	22	5	5	0	12	16	4	0	13	18	1	0	12	20	0	0	18	12	1	1
Sur	27	5	0	0	0	18	14	0	20	9	3	0	27	5	0	0	21	8	3	0

0:_ Sin presencia
1_ Vegetativo
2_Floración
3_Maduro

Este

Especie OR/EF	Bromus				Cynodon				Notaum				Axonopus				Juncus			
	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3
Sitio I	32	0	0	0	13	14	5	0	1	29	2	0	19	13	0	0	16	16	0	0
Sitio II	31	1	0	0	20	5	7	0	11	20	1	0	19	13	0	0	21	7	4	0
Sitio III	26	4	2	0	22	6	4	0	8	17	7	0	28	4	0	0	12	17	3	0
Sitio IV	21	7	3	1	32	0	0	0	10	20	2	0	27	5	0	0	18	11	3	0

0:_ Sin presencia
 1_ Vegetativo
 2_Floración
 3_Maduro

Norte

Especie OR/EF	Bromus			Cynodon			Notaum			Axonopus			Juncus		
	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2
Sitio I	30	1	1	21	11	0	3	29	0	15	17	0	8	19	5
Sitio II	32	0	0	14	16	2	6	25	1	19	13	0	18	14	0
Sitio III	26	6	0	18	5	9	10	18	4	26	6	0	22	12	0
Sitio IV	17	11	4	7	16	9	18	13	1	18	13	1	18	12	2

0:_ Sin presencia
 1_ Vegetativo
 2_Floración

Oeste

Especie OR/EF	Bromus				Cynodon				Notaum				Axonopus				Juncus			
	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3
Sitio I	23	4	5	0	16	13	3	0	10	20	2	0	16	16	0	0	11	17	4	0
Sitio II	26	2	4	0	19	12	1	0	4	28	0	0	19	13	0	0	21	10	1	0
Sitio III	30	1	1	0	14	17	1	0	3	24	5	0	30	2	0	0	4	13	15	0
Sitio IV	22	5	5	0	12	16	4	0	13	18	1	0	12	20	0	0	18	12	1	1

0:_ Sin presencia

1_ Vegetativo

2_Floración

3_Maduro

Sur

Especie OR/EF	Bromus			Cynodon			Notaum			Axonopus			Juncus		
	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2
Sitio I	27	3	2	14	14	4	7	23	2	20	12	0	15	13	4
Sitio II	31	1	0	19	4	9	4	28	0	25	7	0	29	3	0
Sitio III	27	2	3	24	7	1	4	24	4	27	5	0	13	12	7
Sitio IV	27	5	0	0	18	14	20	9	3	27	5	0	21	8	3

0:_ Sin presencia

1_ Vegetativo

2_Floración