UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE AGRONOMÍA

EVALUACIÓN PRIMARIA DE GRAMÍNEAS ESTIVALES DEL GÉNERO *Paspalum* BAJO SOMBRA CON POTENCIAL USO SILVOPASTORIL

por

Pablo Victor POSADA PINTO

TESIS presentada como uno
de los requisitos para obtener
el título de Ingeniero Agrónomo

MONTEVIDEO

URUGUAY

2020

Tesis aprobada por:

Director:

Ing. Agr. (PhD.) Pablo Speranza

Ing. Agr. (PhD.) Jaime Gonzales Tálice

Dr. Jean Fedrigo

Fecha: 3 de setiembre de 2020

Autor:

Pablo Victor Posada Pinto

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis a pesar de presentarse de forma individual, no había sido posible sin la colaboración y el trabajo de muchas personas que han aportado en gran medida en distintas etapas del proceso, brindando soporte físico, logístico y emocional a lo largo de todo este tiempo. Vaya mi agradecimiento a todos aquellos que han participado directa o indirectamente en las tareas de este trabajo, funcionarios de facultad, a todos los que han integrado el grupo de trabajo del LEPD en este tiempo y todos aquellos que de una forma u otra han sido parte del proceso. Siempre estaré agradecido a mis tutores, Pablo y Jaime quienes han tenido la prestancia en todo momento y la enorme paciencia durante el proceso. A Diego y Matías, mis hermanos de la vida. A mis padres por su apoyo incondicional, a mis abuelos, en especial a mi abuelo (*in memoriam*) por quién elegí esta hermosa carrera. Finalmente, a Majo, mi amada esposa, quien ha soportado al eterno estudiante y en quien he encontrado la fuerza para no rendirme nunca.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN…….	II
AGRADECIMIENTOS……	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES……..	VI
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. OBJETIVOS……	2
1.1.1 Objetivos generales……	2
1.1.2. Objetivos específicos……	2
2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA……..	3
2.1. SISTEMAS AGROFORESTALES……..	3
2.1.1. Clasificación de sistemas agroforestales ……	3
2.2. SISTEMAS SILVOPASTORILES……	5
2.2.1. Sistemas silvopastoriles en Uruguay……...	6
2.3. COMPONENTES, INTERACCIONES Y MICROAMBIENTE.	7
2.3.1. Componente animal……	7
2.3.2. Componente leñoso……...	8
2.3.3. El suelo, canal y mediador de interacciones……..	9
2.3.3.1. Relaciones hídricas en el sotobosque……..	10
2.3.3.2. Nutrientes……..	11
2.4. EL AMBIENTE EN EL SOTOBOSQUE……	12
2.4.1. El ambiente lumínico del sotobosque.....	12
2.4.2. Temperatura y humedad.....	15
2.5. SOMBRA ARTIFICIAL……..	16
2.6. RESPUESTA DE LAS PLANTAS A LA SOMBRA……...	19
2.6.1. Estrategias de las plantas a la sombra……	19
2.6.2. Respuestas generales de tolerancia y evasión a sombra……	21
2.7. LAS GRAMÍNEAS Y LA SOMBRA……..	22
2.7.1. Evasión a sombra en gramíneas……...	22
2.7.2. Asimilación y crecimiento en ambientes de sombra….	22
2.7.3. Morfogénesis de las gramíneas…….	23
2.7.4. Características estructurales de las gramíneas……..	24
2.8. PRODUCCIÓN Y ARQUITECTURA DE GRAMÍNEAS BAJO SOMBRA……	26
2.8.1. Efecto de la sombra en el rendimiento……...	26
2.8.2. Arquitectura y morfología bajo sombra……..	27
2.8.3. Supervivencia en condiciones de sombra…….	29

2.9. ESPECIES PROMISORIAS EN SISTEMAS SILVOPASTORILES…… 31
2.9.1. Especies con tolerancia a sombra…….. 31
2.9.2. Tolerancia a sombra en el género *Paspalum*…….. 32

3. MATERIALES Y MÉTODOS…….. 35
3.1. CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL ENSAYO…….. 35
3.1.1. Ubicación y materiales…….. 35
3.1.2. Diseño e instalación de las estructuras de sombra…….. 35
3.1.3. Preparación del área e implantación del experimento……..... 36
3.1.4. Mediciones y evaluaciones realizadas..... 36
3.2. VARIABLES CLIMÁTICAS……. 37
3.2.1. Condiciones climáticas durante el periodo experimental 41
3.2.2. Medición de las condiciones lumínicas…….. 41
3.3. DISEÑO Y ANÁLISIS ESTADÍSTICO……... 41

4. RESULTADOS…….. 44
4.1. MEDICIONES DE LUZ…… 44
4.2. PESO SECO……. 46
4.2.1. Peso seco de planta…….. 46
4.2.2. Tasa de crecimiento…….. 48
4.3. COMPOSICIÓN MORFOLÓGICA……. 51
4.4. MORTANDAD DE PLANTAS……. 53

5. DISCUSIÓN…….. 55
5.1. CONDICIONES LUMÍNICAS……. 55
5.2. PESO SECO……. 56
5.2.1. Rendimiento…… 56
5.2.2. Tasa de crecimiento…….. 58
5.3. VARIABLES MORFOLÓGICAS……. 60
5.4. SUPERVIVENCIA……. 62

6. CONCLUSIONES……. 63

7. RESUMEN……. 64

8. SUMMARY……. 66

9. BIBLIOGRAFÍA……. 68

LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Cuadro No. Página

1. Modificación de condiciones lumínicas del sotobosque según especie y densidad de plantación..... 14
2. Calendario de actividades realizadas……. 37
3. Resumen de los ANAVA para las condiciones del ambiente lumínico..... 44
4. Parámetros de calidad de luz para los niveles de sombra. 45
5. Análisis de varianza variable raíz de peso seco…….. 46
6. Rendimiento relativo según niveles de sombra…… 46
7. Tasas de crecimiento según especie para cada nivel de sombra..... 48
8. Resumen de los ANAVA para proporción de láminas, tallos y vainas, y restos secos……. 51
9. Resumen de los ANAVA para porcentaje de plantas muertas para cada fecha de conteo……... 53

Figura No.

1. Estructuras de sombra..... 35
2. Caracterización climática según registros históricos..... 38
3. Temperaturas y precipitaciones acumuladas para el periodo de evaluación de crecimiento..... 39
4. Comparación de variables climáticas registradas durante el periodo experimental con los registros históricos..... 39
5. Comparación de registros de heliofanía con los registros históricos……. 40

6. Densidad de flujo de fotones (PAR) según nivel de sombra..... 44

7. Forraje acumulado para cada nivel de sombra desde corte de nivelación..... 47

8. Tasa de crecimiento según especie para cada nivel de sombra..... 49

9. Proporción de láminas, tallos y vainas, y restos secos, según nivel de sombra, especie y fecha de corte..... 52

10. Porcentaje de plantas muertas según fecha de conteo..... 54

1. INTRODUCCIÓN

En las últimas décadas la forestación ha tomado relevancia en la matriz productiva del país. Impulsado por nuevas políticas de estado (leyes No. 13732 y No. 15939), se consolida con la instalación de las plantas de industrialización de la celulosa. Este crecimiento de la cadena forestal en un país de amplia tradición ganadera, incentiva al menos de forma indirecta el uso silvopastoril de la tierra, principalmente en suelos de prioridad forestal que históricamente fueron pastoriles. Los primeros montes se instalaron en función de la producción agropecuaria. En Uruguay, la instalación de montes de abrigo y sombra con especies exóticas y el pastoreo en montes nativos son antecedentes del uso silvopastoril de suelos. Los sistemas silvopastoriles, son sistemas de producción integrados, donde se combinan la producción forestal con la producción pecuaria. Sus objetivos pueden ser muy diversos, aumentar la productividad por hectárea, diversificar la producción para reducir riesgos económicos, atenuar el estrés climático para plantas y animales, entre otros. Si bien hay consenso de los aspectos favorables de la integración, es escasa la implementación de sistemas silvopastoriles explícitamente planeados y la información nacional existente se basa en sistemas que no fueron diseñados para explotar la sinergia entre sus componentes (Viñoles et al., 2017). Al tratarse de un sistema complejo, el manejo adecuado es un desafío para la investigación científica. Que implica conocer el comportamiento individual de los componentes (árbol, animal y pastura) pero vinculado en múltiples interacciones entre ellos.

El componente herbáceo sustenta la alimentación animal, pero se ve afectado por la sombra impuesta por los árboles. Se plantea la necesidad de búsqueda de recursos forrajeros adaptados a condiciones de sombra. En la región, se ha explorado especies de ciclo invernal y en Brasil en varios centros de investigación se iniciado la búsqueda de especies estivales perennes. En campos uruguayos predominan especies de metabolismo C4 que coexisten con especies C3, sus ciclos complementarios permiten estabilizar la oferta forrajera a lo largo del año. Las especies C4 por su eficiencia de uso de nitrógeno y capacidad de uso de carbono brindan mayor estabilidad al sistema, además de la producción estival y mayor desarrollo de parte subterránea, lo cual favorece su persistencia y resistencia al pastoreo. Sin embargo, es muy escasa la información de su comportamiento a sombra en Uruguay. Aunque sean más afectadas en su fotosíntesis bajo sombra, y su crecimiento se ve favorecido por altos niveles de irradiancia, en el Sur de Brasil, se han desarrollado líneas de investigación buscando especies C4 con buena performance bajo sombra. En condiciones agroclimáticas similares a las de Uruguay se han propuesto como promisorias especies del género *Paspalum*.

Paspalum dilatatum Poir., *Paspalum notatum* Flüggé y *Paspalum urvillei* Steud fueron reiteradamente señaladas como potenciales candidatas a

incorporar al cultivo. Estas especies además de su producción estival, tienen mejor adaptación a las condiciones climáticas del país que otras especies estivales difundidas en regiones tropicales, han sido muy estudiadas a nivel nacional, y se avanza rápidamente en su manejo. En particular, *P. dilatatum* ha sido introducido y ampliamente difundido en otras regiones, crece naturalmente en campos uruguayos, particularmente en áreas de suelo fértil. En Uruguay se ha registrado el cultivar La Estanzuela Chirú, cuyas propiedades fisiológicas de semilla lo hacen apropiado para el cultivo. *P. notatum* es frecuente en campos bajos y bordes de caminos, constituye un forraje productivo y apetecido, con resistencia al pastoreo, en otras regiones ha sido destacado por su tolerancia al sombreado.

Una de las claves del éxito en sistemas silvopastoriles es la selección correcta de sus componentes, por lo cual, es necesario en primer lugar identificar especies que exhiban alta tolerancia a sombra. Posteriormente desarrollar materiales de buena producción y persistencia que aseguren altos niveles producción animal, en condiciones de luminosidad restringida. Hay especies con alta tolerancia a sombra, que no deprimen su rendimiento en condiciones restrictivas. La colecta de especies que crecen en ambientes sombríos y su evaluación permite identificar especies adecuadas para su implementación en sistemas silvopastoriles. Entre estas especies, *Paspalum umbrosum* Trin., que habita en bordes de selvas o en el sotobosque. Especie nativa muy afín a *Paspalum juergensii* Hack y *Paspalum paniculatum* L. que también ocurren en ambientes sombríos. Por lo cual se consideran ampliamente adaptadas al sombreado y no han sido exploradas como forrajeras en sistemas convencionales. No obstante, por su forma de crecimiento, se consideran ampliamente resistentes al pastoreo.

1.1. OBJETIVOS

1.1.1. Objetivos generales

Realizar una evaluación del comportamiento bajo sombra artificial de tres especies promisorias del género *Paspalum*, como especies potenciales para uso silvopastoril.

1.1.2. Objetivos específicos

Evaluar la producción de forraje bajo sombra artificial de *Paspalum dilatatum*, *Paspalum notatum* y *Paspalum umbrosum* mediante cortes.

Evaluar el comportamiento morfológico bajo sombra de *Paspalum dilatatum*, *Paspalum notatum* y *Paspalum umbrosum* mediante la proporción de láminas, tallos y restos secos.

Evaluar la mortalidad de plantas bajo sombra artificial como medida de persistencia de *Paspalum dilatatum*, *Paspalum notatum* y *Paspalum umbrosum*.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1. SISTEMAS AGROFORESTALES

La combinación de árboles y animales y/o cultivos como práctica, en algunas regiones del mundo consta de registros de hace 6000 años (Gordon et al., 1997). En tiempos más recientes, previo a la llegada de los europeos al actual territorio de Estados Unidos, los nativos mediante la quema despejaban el bosque. Esta práctica al ejercer control de malezas facilitaba la instalación de cultivos. Al mismo tiempo, el fuego mejoraba la calidad del forraje bajo los árboles, permitiendo mantener animales en su territorio favoreciendo la caza (Williams et al., 1997). Los nativos ya esbozaban la práctica de la agroforestería, sin embargo, este término sería acuñado recién en la segunda mitad del siglo XX. Con la creación del Centro de Investigación Internacional en Agroforestería (ICRAF), se da un nombre colectivo al uso deliberado de tierras donde se combinan árboles con animales y/o cultivos, bajo la misma unidad de manejo, sea bajo el mismo arreglo espacial o secuencia temporal (Gordon et al., 1997). La agroforestería o las prácticas agroforestales, incluyen la retención o mezcla deliberada de especies arbóreas y otras leñosas perennes en predios de producción animal y/o vegetal (Nair, 1985). Usando el enfoque de sistemas, Nair (1985), define la agroforestería como sistemas agroforestales, esto le imprime un carácter de unidad, la cual queda definida por el uso del suelo.

En los sistemas agroforestales (SAF), se generan interacciones biológicas y económicas, cuyo uso productivo permite obtener beneficios biológicos, mayor rentabilidad y sustentabilidad que en mono-cultivos (Gordon et al., 1997). La incorporación de estos sistemas, permite mejorar la productividad y la sostenibilidad en sistemas de uso de tierras (Raintree, 1983), que son los principales atributos de estos sistemas integrados (Nair, 1985). La sostenibilidad, es el principal de los atributos que diferencian a los SAF de cualquier otro sistema de producción. Dado que al tratarse de sistemas multipropósito, no solo deben producir (energía, materia prima, etc.), sino que deben cumplir un rol de servicio (protección y contribución al mantenimiento del sistema, Nair, 1985). Otros autores, mencionan a los SAF como la respuesta a la búsqueda de sistemas sustentables (Gordon et al. 1997, Saibro 2001). En Brasil, se citan como alternativa sustentable para combatir la degradación en bosques tropicales y depredación de recursos. En este último caso, la depredación y tala de montes nativos, genera la necesidad de instalar plantaciones forestales, lo cual, es una oportunidad para establecer verdaderas empresas agroforestales, pero su adopción va estar determinada por la disponibilidad de tecnología (Saibro, 2001).

2.1.1. Clasificación de sistemas agroforestales

Para poder clasificar un sistema agroforestal es necesario distinguir entre sistemas, subsistemas y prácticas agroforestales. Las prácticas son operaciones

específicas de manejo de tierras, involucradas en la constitución o mantenimiento del sistema, incluyendo aquellas actividades realizadas en pro del ordenamiento de los componentes. Ya el subsistema, no puede separarse funcionalmente del sistema, dado que se trata de una compartimentación con sus límites definidos, puede existir un subsistema forestal, un subsistema agrícola o forrajero y un subsistema ganadero, cuando separados, deja de ser un sistema (Nair, 1985).

Los sistemas agroforestales, están constituidos por tres componentes básicos. Un componente arbóreo (una o más especie leñosa perenne), un componente herbáceo (cultivo agrícola, pastura nativa o implantada) y el componente animal. El componente arbóreo es una condición indefectible para que un sistema sea considerado como agroforestal; la presencia de los componentes animal y/o herbáceo permite diferenciar o clasificarlos como sistemas agrosilvicuturales, silvopecuarios y agrosilvopecuarios. Los sistemas agrosilvicuturales son los que incluyen plantas herbáceas (generalmente cultivos) pudiendo incluir también alguna especie leñosa secundaria (arbustiva o trepadora). Un sistema silvopecuario presenta el componente animal, sea sobre pasturas naturales o implantadas. Por último los sistemas agrosilvopecuarios, presentan cultivos, pasturas y animales. En los tres casos la condición necesaria es la presencia de al menos una especie leñosa perenne (Nair, 1985).

Son muy diversas las formas de sistemas agroforestales que se pueden encontrar en función de los componentes presentes o su propósito como sistema. En zonas templadas, Gordon et al. (1997), destacan por su importancia los sistemas silvo-arables y silvopastoriles. Los primeros, están compuestos de un cultivo agrícola acompañando el componente arbóreo. Los silvopastoriles, en cambio, presentan un componente pecuario, cuya alimentación se puede basar en el forraje del sotobosque, pero en algunos casos se implantan especies leñosas forrajeras. Estos autores separan los sistemas silvopastoriles del pastoreo en plantaciones, sea la especie forestal nativa o implantada. Otros sistemas destacados por los autores son los sistemas ambientales o de sistemas de servicio ambiental, los cuales se diseñan en función de un sitio específico, ambientes degradados, o para mejoramiento de suelos, etc. También son mencionados en una menor escala de importancia, están los inter-plantíos de huertas, que implican la instalación de cultivos hortícolas en el sotobosque.

La elección de un tipo de SAF para un predio, estaría determinada por la zona agroecológica, la cual determina factores como la escala productiva, el nivel de tecnología disponible y los recursos de gestión (Nair, 1985). Su desarrollo responde según la región, por las necesidades y recursos disponibles. También en función de la percepción de los actores, sus motivaciones, su historia e incluso las políticas llevadas a cabo por los agentes gubernamentales (Newman y Gordon, 1997).

2.2. SISTEMAS SILVOPASTORILES

Los sistemas silvopastoriles (SSP), son una modalidad de SAF (Peri et al., 2016b), en la cual se produce la interacción de árboles, ganado y pasturas (Robinson y Clason 2000, Cubbage et al. 2012). Esta forma de uso de tierras, integra la silvicultura con la pecuaria, para generar una producción complementaria (Varella et al., 2012). También se puede ver como una opción pecuaria que involucra leñosas perennes (árboles y arbustos) en interacción con los componentes pecuarios tradicionales (animales y forrajeras herbáceas) bajo un mismo sistema de manejo (Pezo y Ibrahim, 1998). El manejo de sistemas que integran producción forrajera en sitios arborizados, debe asegurar la correcta asignación de recursos, en función de su disponibilidad (Belesky, 2005). Esto implica que el diseño del sistema, debe permitir tanto la producción de forraje como la obtención de los productos del bosque (Feldhake y Belesky, 2009) y durante todo el proceso las interacciones deberán ser equilibradas para garantizar la cosecha de productos al final del ciclo (Varella et al., 2012).

La integración productiva entre ganadería y forestación, genera una serie de beneficios, pero implica una mayor complejidad que los sistemas de monocultivo. Una de las máximas de los sistemas silvopastoriles, es que su productividad debe superar a la generada por sus componentes en monocultivo. Por esta razón, estos sistemas integrados son sugeridos como la llave entre los deterioros causados por la expansión agrícola y la conservación de ecosistemas naturales. Lo cual los ha convertido en una alternativa productiva no sólo del punto de vista económico sino también desde lo social y ecológico (Peri et al. 2016a, 2016b). En cuanto a lo económico, existen reportes de beneficios económicos en la adopción de estos sistemas (Frey et al., 2012). Aunque la obtención de productos finales del sistema se produzca en plazos distintos, la integración provee una forma eficaz de producir carne (en el corto plazo) y madera (en el largo plazo). Estos productos presentan baja correlación de precios, lo cual representa una ventaja para productores pequeños y medianos cuya rentabilidad está sujeta a la fluctuación de precios en el mercado (Esquivel et al. 2004, Cubbage et al. 2012). En lo que refiere a los beneficios ecológicos, existen reportes que estos sistemas además de producir alimento, madera y forraje, favorecen el mantenimiento de la fertilidad del suelo, ejercen mejor control sobre la erosión, protegen los cursos de agua y la biodiversidad y aumentan el secuestro de carbono (Peri et al., 2016a). Otros beneficios, mencionados de la diversificación de la producción, son la disminución del riesgo, mayor sustentabilidad y efectos benéficos en procesos ecosistémicos (Peri et al., 2016b).

En la complejidad de la implementación de estos sistemas yacen desafíos en su manejo y planeamiento estratégico de las combinaciones más adecuadas entre sus componentes (Garrett et al. 2004, Peri et al. 2016b). Esto

conlleva necesidades de investigación en cultivares arbóreos adecuados (arquitectura, crecimiento y desarrollo), beneficios de la sombra en la producción animal, manejo del pastoreo, condiciones del sotobosque y materiales forrajeros tolerantes a la sombra (Peri et al., 2016a). Garrett et al. (2004), destacan la necesidad de búsqueda de materiales forrajeros que logren rendimientos equivalentes o superiores a los obtenidos en sistemas netamente pastoriles. Sortear estas complejidades propias de sistemas integrados, permite alcanzar la premisa de los sistemas silvopastoriles, donde a través de la combinación se logre superar el comportamiento individual de los componentes (Garrett et al., 2004).

2.2.1. Sistemas silvopastoriles en Uruguay

La selección e implementación de un sistema silvopastoril, va a estar afectada por la geografía, el clima, la cultura y los mercados de una región. Sus objetivos y el manejo que se aplique, varían en función de la región y sus recursos, así como del objetivo de producción. En Uruguay, a principios del siglo XX se empiezan a plantar árboles para proveer sombra al ganado y madera para uso doméstico como leña, piques y postes (Cubbage et al., 2012). El ganado ya estaba presente en los campos; posteriormente las políticas de estado y legislación nacional que impulsan la producción forestal, también incentivan indirectamente los sistemas silvopastoriles (Polla, 1999). Sin embargo, los SSP están presentes de forma muy incipiente en Uruguay (Cubbage et al., 2012). En Sudamérica, la ganadería es una actividad productiva de gran importancia y participación preponderante en la matriz productiva, principalmente en los países del Sur del continente, determinando un esfuerzo en la investigación y desarrollo de sistemas silvopastoriles como alternativa productiva (Peri et al., 2016a). Las características de los suelos en Uruguay permiten combinar ambos rubros para lograr una producción integrada, usando al pastoreo como central y vinculante (Olmos et al., 2011).

En Uruguay es muy común la asociación entre ganadería y forestación, que se produce a través del pastoreo en plantaciones forestales. Si bien, se trata de una asociación entre empresas forestales y productores ganaderos, los manejos de ambos componentes (árboles y ganado) responden a distintos administradores, sin que se produzca una planificación como sistema (Cubbage et al., 2012). Sin embargo, se reporta la existencia de silvopastoreo manejado como sistema en las regiones centro-Sur y Sureste del país (Soares de Lima y Scoz, 2017). En el centro-Sur del país se cultivan *Eucalyptus maidenii* y *E. dunnii* integrados con ganadería en sistema de cría. Por su parte en la región Sureste, se integra tanto cría como sistemas de ciclo completo con cultivos de *E. globulus*. En ambas regiones, el destino de los cultivos arbóreos es la producción de madera para pulpa de celulosa (Soares de Lima y Scoz, 2017).

2.3. COMPONENTES, INTERACCIONES Y MICROAMBIENTE

Los sistemas silvopastoriles no solo tienen una naturaleza interdisciplinar sino que además, se producen interacciones entre sus componentes. Esto determina que el estudio del sistema tenga una complejidad mayor que el estudio de los componentes por separado (Williams et al., 1997). Los componentes, árbol, animal y pasturas interactúan entre sí pero también con el clima y el suelo (Silva et al., 2011), dando lugar a interacciones tanto de orden biológico como económico (Peri et al., 2016b). Esto hace que el comportamiento individual de los componentes por separado no predice el resultado del sistema (Gordon et al., 1997). Por esta razón, el diseño del sistema debe buscar un aumento del rendimiento por unidad de área y una mayor eficiencia en el uso de recursos con lo cual mejorando interacciones ecológicas benéficas, redunde en una mejora de aspectos ambientales (Peri et al., 2016b).

2.3.1. Componente animal

La producción animal, en gran parte depende de la disponibilidad de alimento. La dotación animal tiene relación lineal con la oferta de forraje (Silva et al., 2011), aunque en sistemas silvopastoriles la presencia de fustes, disminuye el área efectiva de pastoreo (Wong et al., 1985). La sombra, a su vez, al disminuir la disponibilidad de radiación directa en el sotobosque puede afectar la disponibilidad de forraje (Castro y Paciullo 2011, da Silva y Maia 2013b). Sin embargo, esto no implica necesariamente una disminución de la performance animal. Existen reportes donde, se ha mostrado que los animales se ven beneficiados por la sombra, lo que determina que incluso disminuyendo la disponibilidad de forraje no se ve afectada la producción animal (Magalhães et al. 2001, Garrett et al. 2004). Entre estos beneficios, se ha observado, la disminución del estrés térmico de animales en condiciones de sombra (Castro y Paciullo, 2011), evidenciado por una reducción en tasas cardíacas y respiratorias (Magalhães et al. 2001, Jose et al. 2004). El comportamiento de pastoreo está regulado tanto por factores fisiológicos como ambientales, y el efecto de la sombra en el animal depende de su habilidad de tolerar el estrés térmico por radiación (Brizuela y Cibils 2011, da Silva y Maia 2013b).

Los niveles de consumo pueden incrementarse cuando los animales tienen acceso a sombra, estos dedican más tiempo a la actividad de pastoreo. Lo cual también les permite mejorar la calidad de la dieta, al ejercer una mayor selectividad del alimento (Garrett et al., 2004). No obstante, para que esto sea posible, será necesario un manejo correcto del pastoreo en función de la oferta de forraje. Si bien, no hay diferencia entre la oferta de forraje que permite maximizar la ganancia diaria animal, sea en condiciones de sol pleno o de sombra intermedia (Saibro, 2001); es necesario atender al hecho que el consumo animal no supere la tasa de acumulación de forraje diaria (Wong et al., 1985). Por ello lo más adecuado en estos sistemas integrados es el ajuste de la carga en función

de los niveles de sombra (Wong et al., 1985), de forma que la intensidad de pastoreo (variable que tiene relación directa con la carga animal) no afecte el desempeño de la pastura, su tasa de crecimiento y favorezca la ganancia animal (Silva et al., 2011).

La actividad de pastoreo puede beneficiar al sistema actuando como agente de control de malezas, que puede ser tan eficiente como el control químico (Silva et al., 2011). Sin embargo, asociado al pastoreo se pueden producir daños al árbol, por pisoteo o ramoneo (Silva et al., 2011). Los arboles pueden perder ápices de crecimiento, se puede producir quiebre de ramas o plantas enteras (Silva et al., 2011). En este sentido, los bovinos son más perjudiciales que los ovinos, dado que estos pueden alcanzar brotes laterales del tercio superior de copas y ramas laterales de árboles en crecimiento. Durante la fase de establecimiento los árboles son más propensos a daños irreversibles (Silva et al., 2011). Ya los ovinos, ocasionan daños menores al crecimiento del árbol, estos afectan principalmente ramas basales en la búsqueda de la sombra (Silva et al., 2011). En contrapartida, se ha reportado que el uso de animales de pequeño porte, ovejas o terneros, no generan un efecto significativo en la supervivencia de árboles (Couto et al., 1994), así como en el segundo año pos implantación no se detectaron daños significativos por la presencia animal, ni en supervivencia, crecimiento en altura o diámetro (Silva et al., 2011). Por estas razones, Silva et al. (2011), afirman que la categoría animal y el momento de ingreso de los animales al sotobosque, serían medidas claves en la búsqueda de minimización de daños que puedan ocasionar los animales al componente arbóreo y recomiendan que los animales deberían ingresar cunado los árboles superen los dos años o los 2 m de altura. Existe también la factibilidad de uso de medidas de protección a los fustes pero la inversión económica que conlleva, determina que sea más viable la utilización de especies de rápido crecimiento (Williams et al., 1997). El daño por consumo también tiene relación inversa con la calidad del forraje disponible (Silva et al., 2011), si el alimento en el sotobosque no es limitante y su calidad superior a la de ramas finas y el follaje de los árboles, el ramoneo se verá desestimulado (Varella y Saibro 1999, Saibro 2001).

2.3.2. Componente leñoso

La competencia por luz es de las interacciones más conspicuas entre árboles y pasturas (Mordelet y Le Roux, 2006), el árbol por su mayor altura es quien tiene a su alcance la radiación solar directa y obstaculiza el pasaje de los haces de luz al sotobosque (Belsky et al., 1993). La cantidad de luz que llega al sotobosque depende entonces en gran medida de las características del árbol y del rodal (Belsky et al. 1993, Garrett et al. 2004).

El ambiente lumínico del sotobosque va estar determinado por factores poblacionales como la densidad del rodal, así como por características individuales de los árboles. Las especies presentan variaciones en la arquitectura

de sus copas, su forma y diámetro, determinan el área sombreada y la densidad del follaje, la densidad de la sombra bajo el dosel (Chen 1989, Bréda 2003, Garrett et al. 2004, da Silva y Maia 2013b). En el mismo sentido, a mayor altura de inserción de ramas basales puede permitir mayor pasaje de luz al sotobosque en las primeras horas de la mañana o a la tarde (Belsky et al., 1993). El dosel arbóreo puede ser muy heterogéneo, aún dentro de una misma copa hay zonas de mayor o menor densidad de follaje debido a la agrupación de hojas y la forma de inserción de las hojas en las ramas (Baldocchi et al., 1984). Incluso en arboles caducifolios en la fenofase invernal (sin hojas) existe intercepción por trocos y ramas (Feldhake y Belesky, 2009).

Los niveles de sombra en el sotobosque también serán afectados por la forma en que se distribuyen los árboles en el terreno y la edad de los árboles que constituyen el rodal. Se reporta la existencia de una relación inversa entre la edad de los árboles y la luz que llega al sotobosque, plantaciones jóvenes permiten un mayor pasaje de luz y con el trascurso del tiempo declina rápidamente la transmisión de luz bajo el dosel (Chen 1989, Wilson y Ludlow 1991a). En lo que refiere a la distribución de árboles en el terreno, es manejable a través de marco y densidad de plantación del rodal (Lewis et al. 1983, Varella et al. 2012, Rodrigues et al. 2014). Otro aspecto manejable es la orientación de las filas de plantación. Por la inclinación de los rayos solares, sobretodo en invierno, en zonas templadas, la orientación de las filas en sentido Norte-Sur beneficia el predominio de las especies invernales en el sotobosque, mientras que orientaciones en sentido Este-Oeste, favorece a las especies estivales (Silva et al., 2011). Por otro lado, la aplicación de podas y raleos, implica una mejora en las relaciones lumínicas en el sistema (Chen, 1989), en la práctica netamente silvicultural, son medidas aplicadas para mejorar la calidad y el volumen de la madera (Garrett et al., 2004). En el caso de sistemas silvopastoriles, estas prácticas y las medidas de manejo aplicadas al árbol también deben atender a las necesidades de las especies del sotobosque (Williams et al., 1997).

2.3.3. El suelo, canal y mediador de interacciones

Árboles y pastos en un mismo ambiente, comparten y compiten por recursos (Mordelet y Le Roux, 2006), pero a la vez de competir por los factores de crecimiento, agua, luz y nutrientes (Williams et al. 1997, Varella y Saibro 1999, Mordelet y Le Roux 2006), se pueden beneficiar por la presencia del otro (Wilson et al., 1990). En consecuencia, se altera la luminosidad, cambia la disponibilidad de nutrientes, con ello el status nutricional de la pastura y la concentración de nutrientes, la disponibilidad de agua y el potencial hídrico de la pastura (Mordelet y Le Roux, 2006). Ambos componentes, toman agua y nutrientes desde el suelo, estos últimos son inmovilizados y luego vuelven hacia el suelo (Mordelet y Le Roux, 2006). Por tanto, por medio y a través del suelo se producen las interacciones por agua y nutrientes, donde se van a observar relaciones de

facilitación, complementariedad, competencia y alelopatía (Jose et al. 2004, Fernández et al. 2008). La complementariedad hace referencia a la capacidad de las especies de explorar distintos nichos, accediendo a recursos no alcanzables para la otra especie como pueden ser el aprovechamiento de aguas y nutrientes en capas más profundas del suelo (Jose et al. 2004, Mordelet y Le Roux 2006, Fernández et al. 2008). Las relaciones de facilitación son ejemplificadas por el enriquecimiento en carbono de los suelos, las mejoras en las condiciones físicas del suelo, y la posibilidad que los recursos alcanzados en capas profundas queden disponibles para el estrato herbáceo (Fernández et al., 2008).

2.3.3.1. Relaciones hídricas en el sotobosque

Desde el punto de vista hídrico, se pueden producir interacciones que afecten de forma positiva o negativa a la pastura. Entre las interacciones benéficas para las pasturas está el efecto protector de las leñosas sobre el estrato herbáceo, mediante el mantenimiento de las condiciones de humedad por más tiempo y la disminución de las tasas de pérdida de agua en periodos más secos (Wilson et al. 1990, Wilson y Ludlow 1991a, Wilson y Wild 1991b, Silva et al. 2011). Sin embargo, la presencia de árboles, tiene un efecto sobre las precipitaciones, la copa de los árboles intercepta el agua de lluvia, parte de la cual puede llegar al suelo por escurrimiento y goteo desde las copas de los árboles (Breshears et al., 1997). Pero, en sentido opuesto, la presencia del dosel arbóreo produce una disminución en las tasas de transpiración de las especies del sotobosque (Breshears et al., 1997). Si bien la intercepción de precipitaciones y la disminución en la transpiración actúan en sentido opuesto, se ha podido determinar que en áreas boscosas, zonas con mayor densidad de vegetación leñosa presentan mayor contenido de humedad que zonas más despejadas (Breshears et al., 1997). Por lo tanto es esperable que se genere una variación en las condiciones hídricas del sotobosque y consecuentemente el potencial hídrico de las pasturas, comparando una situación con árboles y sin árboles (Mordelet y Le Roux, 2006).

Las interacciones hídricas entre árboles y pasturas en lo referente al agua del suelo, dependen de la disponibilidad del recurso y las habilidades de interacción entre las especies involucradas (Fernández et al., 2008). Si bien es esperable que el sistema radicular de herbáceas no alcance los mismos recursos que las raíces profundas de las leñosas, se puede producir competencia por aguas de horizontes superficiales (Fernández et al., 2008). En la Patagonia, se buscó determinar las relaciones hídricas en el subsuelo en un sistema agroforestal compuesto por *Pinus ponderosa* y *Festuca pallecens*. Este estudio mostró que el límite entre la utilización de aguas profundas y superficiales estaba marcado por la disponibilidad misma del recurso hídrico, y que existen diferencias entre la utilización de agua de las leñosas creciendo solas o en asociación a las gramíneas (Fernández et al., 2008). El agua utilizada por gramíneas proviene de

horizontes superficiales en su gran mayoría entre un 75 y 90 % de los primeros 20 cm de suelo. Por su parte los pinos cuando crecen solos (en monocultivo), varían la proporción del agua extraída de horizontes más superficiales o profundos en función de la disponibilidad de agua en los primeros cm de suelo. Sin embargo, cuando están asociadas a las gramíneas, las coníferas extraen cerca del 80 % del agua de capas más profundas durante gran parte de la estación de crecimiento, evidenciando la complementariedad en uso del recurso hídrico (Fernández et al., 2008). Aunque se produzca cierto grado de competencia en horizontes superficiales debido a que se produce solapamiento de sistemas radiculares (Jose et al., 2004), lo más esperable es que se produzca mayor intensidad de competencia por agua y nutrientes en las primeras etapas del establecimiento de la plantación forestal y más acentuada en las filas de plantación (Varella y Saibro, 1999). Posteriormente, con el crecimiento del árbol y el desarrollo radicular, las raíces exploran mayor volumen de suelo alcanzando zonas inaccesibles para las herbáceas (Varella y Saibro, 1999).

2.3.3.2. Nutrientes

El suelo es a la vez medio de crecimiento para las raíces y de donde las plantas toman sus nutrientes. La presencia de componente animal y arbóreo va a generar modificaciones en el ciclo de los nutrientes y las condiciones para este proceso. Por un lado el ganado puede ser perjudicial, por compactar el suelo, principalmente si hay condiciones de pastoreo continuo o sobrepastoreo lo que puede ser pernicioso para el crecimiento de las raíces de los árboles y afectar la producción de la pastura (Jose et al. 2004, Silva et al. 2011). Los bovinos son más dañinos que los ovinos y en especial las categorías adultas. Estudios en este sentido, han demostrado que bajo *Eucalyptus citiriodora,* no se ha detectado compactación en los primeros 15 cm de profundidad en el primer año de establecimiento de la especie forestal cuando se pastoreaba con ovejas o terneros (Couto et al., 1994). En contrapartida, el ganado actúa como acelerador de la acción de los microorganismos, dado que a través de heces y orina genera un retorno de materia orgánica al suelo previamente tratada a través de su paso por el tracto digestivo (Silva et al., 2011). Otro tipo de reingreso de nutrientes al sistemas son las hojas y ramas caídas, material de lenta descomposición, que a su vez será escaso el tratamiento previo por consumo dado que la palatabilidad es menor (Silva et al., 2011).

Asociado a la presencia de leñosas, se han visto modificaciones en las propiedades físico-químicas del suelo, en cuanto a la textura, la estructura, y la actividad microbiana (Mordelet y Le Roux, 2006). La sombra favorece a una mayor actividad de la microfauna del suelo (lombrices, termitas, etc.). Hecho al cual se ha atribuido un incremento de la macroporosidad y en consecuencia se vería favorecida la penetración de raíces y una mayor circulación de agua y aire (Mordelet y Le Roux, 2006). De la mano de las mejoras en las propiedades físico-

químicas del suelo se ven beneficiadas las especies del sotobosque que experimentan una mejora en su status nutricional (Mordelet y Le Roux, 2006).

Asociado a la sombra se observa un efecto sobre la disponibilidad del nitrógeno del suelo, que se traduce en la concentración de nitrógeno en las especies del sotobosque (Wilson et al., 1990). Una posible razón es que la materia orgánica del suelo, sea de mejor calidad y mayor disponibilidad en el sotobosque, al tener una menor relación carbono/nitrógeno (C/N) que en zonas despejadas (Mordelet y Le Roux, 2006). Muestras de suelos colectadas bajo el dosel, presentan tasas de mineralización potencial mayores a muestras colectadas en zonas sin árboles, por lo cual, se podría afirmar que la tasa de mineralización bruta o real es mayor. Esta actividad bacteriana, implica liberación de CO_2 pero no excluye la inmovilización microbiana, lo cual también contribuye al descenso de la relación C/N a medida que los microorganismos liberan el N inmovilizado (Mordelet y Le Roux, 2006). Esta liberación de CO_2, será contrarrestada por el hecho que las áreas agroforestales, pueden incorporar o captar carbono tanto por vía aérea como por el suelo, manteniendo un balance positivo de carbono y una mayor capacidad de secuestro de carbono atmosférico (Viñoles et al., 2017).

Al igual de lo que ocurre con el agua, se produce mayor competencia por nutrientes en las primeras etapas de la plantación arbórea cuando el sistema radicular aún no ha alcanzado zonas más profundas, que con su crecimiento, posee la capacidad de alcanzar nutrientes de capas más profundas y que podrían quedar disponibles para las especies del sotobosque (Varella y Saibro, 1999). También se ha logrado determinar variaciones en los niveles de fosforo, potasio y calcio en relación con su distancia al fuste en los primeros 15 cm de suelo (Belsky et al., 1993). En un radio de 5 m del fuste, se incrementan significativamente los niveles de nutrientes decreciendo a distancias entre 5 y 7,5 m, sin embargo, no se evidenciaron variaciones significativas en pH con la distancia, pero si con la especie arbórea (Belsky et al., 1993).

2.4. EL AMBIENTE EN EL SOTOBOSQUE

2.4.1. El ambiente lumínico del sotobosque

La presencia de plantas modifica el ambiente lumínico para sus vecinas (Casal, 2013). La luz que les incide es interceptada, modificando el ambiente lumínico en su proximidad. Mediante la absorción de radiación baja el flujo hacia lugares sombreados y al ser selectiva esta absorción se ve alterada la calidad de luz que llega a las plantas circundantes (Casal, 2013). El termino luminosidad hace referencia a una porción del espectro de la radiación solar, trascendente para los vegetales con capacidad fotosintética conocida como radiación fotosintéticamente activa (PAR) por su importancia para este proceso y también llamada radiación visible por ser la detectada por el ojo humano (Rivas, 2013).

Dentro del espectro de radiación solar, la PAR queda comprendida entre los 400 y 700 nm de longitud de onda (Rivas, 2013).

La cantidad o intensidad de radiación se mide por medio de la densidad de flujo de fotones (PFD, photon flux density), cantidad de moles de fotones que alcanzan una superficie de un metro cuadrado en un segundo (Tadeo y Gómez-Cadenas, 2013). La calidad de luz se determina a través de la longitud de onda (λ) que mantiene relación inversa con la frecuencia (f) de emisión de energía de los fotones ($\lambda = 1/f$, Rivas, 2013). En particular, el parámetro que describe la calidad de luz es la relación R/RL (rojo/rojo lejano), dada la existencia de los fitocromos, moléculas especializadas que permiten censar el ambiente lumínico (calidad de luz) para las plantas (Casal, 2013). Los fitocromos se sintetizan bajo la forma Pr (fitocromo para luz roja) que al absorber luz roja (máximo de absorción en longitudes de 660 nm) se convierten en Pfr (fitocromo para rojo lejano) que al absorber luz roja lejana (máximo de absorción en longitudes 730 nm) se convierten en Pr (Casal, 2013). Ambas formas de estas moléculas presentan rangos de absorción superpuestos, razón por la cual la acción biológica en respuesta al ambiente lumínico está determinada por la relación Pr/Pfr, en función de la relación ambiental de fotones en el rojo y en el rojo lejano, es decir la relación R/RL (Casal, 2013).

La complejidad que surge en el estudio de las relaciones lumínicas en especies arbóreas, se explica por el hecho que su dosel es más heterogéneo que el de las herbáceas, pero al mismo tiempo el bosque en su estrato de copas presenta distintos grados de heterogeneidad, en función de la o las especies que lo integren (Baldocchi et al., 1984). A lo cual se agrega un grado de dificultad en sistemas silvopastoriles cuando se tiene en cuenta que bajo el dosel se encuentra el estrato herbáceo. Si bien la presencia de ambos componentes permite una mayor intercepción de radiación (Feldhake y Belesky, 2009), el estrato arbóreo por su mayor altura absorbe mayor cantidad de radiación lo cual genera una disminución del flujo de fotones hacia el sotobosque (Baldocchi et al. 1984, Belsky et al. 1993, Breshears et al. 1997, Peri et al. 2007). Resultando que al estrato inferior, a la pastura, llegue menos radiación y en diferente longitud de onda (Baldocchi et al. 1984, Wilson y Ludlow 1991a, Magalhães et al. 2001, Peri et al. 2007, Rodrigues et al. 2014).

Cuadro No. 1. Modificación de condiciones lumínicas del sotobosque según especie y densidad de plantación

Cantidad de luz al sotobosque					
Especie	(árboles .ha^{-1})	Marco	Medición	PFD (%)	PFD µmoles. m^{-2}.s^{-1}
*Pinus radiata**	204	7m x 7m	verano prim./otoño invierno	62 60 55	
*Eucalyptus grandis***	237	6,5 m x 6,5 m	noviembre junio	45 – 76 31 – 37	
*E. grandis x urophylla****	556	2m x 9m	Fila Entrefila		211,0 249,5
	909	2(2m) x 9m	Fila Entrefila		556,6 928,5
	434	2(3m) x 20m	Fila Entrefila		640,5 950,5
Calidad de luz					
Especie	(árboles .ha^{-1})	Lugar de medición		R/RL	
*Pinus radiata**	204	Dentro del rodal Fuera del rodal Sombra de copa (centro) Sombra de copa (borde)		1.24 – 1.29 1.32 – 1.34 0,54 – 0,89 0,90 – 0,97	
*E. grandis x urophylla****	556	Fila Entrefila		1,106 0,638	
	909	Fila Entrefila		1,068 0,692	
	434	Fila Entrefila		1,082 0,548	

PFD = densidad de flujo de fotones; R/RL = relación rojo/rojo lejano.* Canterbury, Nueva Zelanda (43°38’ S 172°28’ E), mediciones R/RL realizadas a las 12 y 17 hrs. ** Samford, SE Queensland (27°22’ S; 152°22’ E) rango del % transmitido a la entre fila en 4 transectas ubicadas a 1,5m de la base del fuste. *** Prudente de Morais – MG, Brasil, mediciones realizadas a un metro del fuste (fila) o en el centro de la entrefila; tres marcos de plantación, con filas a 2 m y 9 m en la entrefila, filas dobles a 2 m con 9m de entrefila y filas triples a 2 m con 20 m de entrefila.

Fuente: elaborado en base a Wilson et al. (1990), Peri et al. (2007), Rodrigues et al. (2014).

La radiación que llegue al sotobosque no es homogénea, existen variaciones espacio-temporales (Feldhake y Belesky, 2009). La cantidad de radiación que llega a la superficie terrestre varía en el transcurso del año,

estacionalmente, incluso pueden existir diferencias ente años (Peri et al. 2007, Feldhake y Belesky 2009). En el SE de Queensland (Australia), por ejemplo, se pudo determinar que el total diario de radiación incidente en verano es seis veces mayor que en invierno y el doble que en primavera (Peri et al., 2007). Para las latitudes donde se ubica el territorio uruguayo la diferencia es menor (UdelaR. FA, 2006). A su vez, hay variación diaria debido a la inclinación de los rayos solares, estos son más verticales en las horas del mediodía (Baldocchi et al. 1984, Peri et al. 2007).

La cantidad de luz que llegue al sotobosque va depender de varios factores, la ubicación geográfica del bosque, la radiación que llega a un sitio es función de la latitud (UdelaR. FA 2006, da Silva y Maia 2013a). La orientación en el terreno, las laderas orientadas al Norte reciben más radiación (en el hemisferio Sur) que las orientadas al Sur (Garrett et al., 2004). La población de árboles, la densidad o marco de plantación, incluso dentro de un mismo bosque o rodal hay variaciones (Lewis et al. 1983, Breshears et al. 1997, Varella et al. 2012, Rodrigues et al. 2014). El centro de los rodales recibe menos radiación que los bordes así como los bordes Sur de los rodales reciben menor radiación que los bordes Norte (Feldhake y Belesky 2009, Rodrigues et al. 2014). Se ha visto que en montes dispersos de coníferas, las zonas sombreadas en parches de vegetación reciben casi la mitad de radiación que zonas abiertas del mismo bosque (Breshears et al. 1997, Peri et al. 2007, Rodrigues et al. 2014), incluso puede variar la radiación recibida en función de la distancia al fuste con que se mida (Cuadro No. 1).

A esto hay que agregarle el factor nubosidad que genera disminución en la cantidad de radiación que llega a la superficie, bajando la densidad de flujo de fotones (Peri et al., 2007). También la relación R/RL varía a lo largo del día, las mayores proporciones de rojo se dan al amanecer y al atardecer (Deregibus et al., 1985).

2.4.2. Temperatura y humedad

En el sotobosque se ven modificadas la temperatura y humedad, tanto del suelo como del aire. Las diferencias de temperatura no son pronunciadas comparadas a las de fuera del bosque. En regiones tropicales, más precisamente en Bali, se han encontrado hasta 2 a 3 grados menos bajo plantaciones de árboles de caucho (“Rubber crop”, *Hevea brasiliensis*) en horas del mediodía (Chen, 1989). Por otra parte en Brasil, en los estados de Santa Catarina y Paraná, durante el invierno se ha visto que bajo plantaciones de pinos (*Pinus spp.*) se mantienen dos grados por encima de la temperatura mínima promedio exterior (Varella et al., 2009). Saibro (2001), afirma que los árboles brindan protección contra las heladas, lo cual favorece a una mejor calidad de las pasturas y se logra mantener forraje verde por más tiempo en el sotobosque.

Bajo el dosel de los árboles se pueden mantener condiciones de humedad por periodos de tiempo más prolongados y hay menores variaciones en la temperatura del suelo. Asociado a las condiciones de sombra, se produce una menor evapotranspiración, lo cual favorece a que la humedad del suelo sea más elevada (Wong et al., 1985), sumado al hecho que la sombra ejerce un efecto positivo sobre el balance hídrico generando que en periodos secos las restricciones de agua sean menores (Wilson y Ludlow, 1991a).

2.5. SOMBRA ARTIFICIAL

En situaciones de cultivos intensivos hortícolas, tanto en condiciones de campo como bajo invernáculos, se han utilizado mallas de sombreo para proteger los cultivos frente a daños físicos, como granizo, viento y tormentas de arena; así como también protegen frente a plagas voladoras, insectos, aves y murciélagos (Shahak et al. 2004, Stamps 2009). Otra aplicación de las mallas ha sido la reducción de los niveles internos de energía de los invernáculos (Willits, 2001), y la modificación del ambiente en cuanto a la humedad, temperatura y sombra (Shahak et al. 2004, Stamps 2009). Las mallas, permiten reducir el estrés térmico, ejerciendo un control de la temperatura mediante la reducción de la intensidad de radiación y evitando altas temperaturas en periodos cálidos (Stamps 2009, Ayala-Tafoya et al. 2011, Márquez-Quiroz et al. 2014). Además de la capacidad de reducir la radiación luminosa durante el día, reducen también las pérdidas de radiación de onda larga durante la noche, generando variaciones en parámetros climáticos en consecuencia de un cambio en balance energético y lumínico (Valera et al., 2001).

Las mallas de sombra negras son las más usadas por su menor costo, sin embargo son poco selectivas frente a la radiación (Márquez-Quiroz et al., 2014). Se ha incrementado el uso de mallas de colores, de forma de manipular la calidad lumínica que llega a los cultivos (Stamps, 2009). Logrando la combinación de la protección física con la promoción de respuestas fisiológicas mediadas por luz en función de los objetivos comerciales de los cultivos (Shahak et al., 2004). La posibilidad de absorber en distintas regiones del espectro modificando la calidad de luz permite manipular el crecimiento y desarrollo de los cultivos en función de las propiedades óptico-cromáticas del tejido (Stamps, 2009). A nivel de investigación en sistemas silvopastoriles y agroforestales, las mallas han sido ampliamente utilizadas. Si bien pueden existir diferencias en el ambiente generado bajo mallas y en el sotobosque (Varella et al., 2011). La practicidad y bajo costo de las mallas, permiten evaluar el comportamiento de pasturas y cultivos agrícolas en ambientes de sombra, sin que exista distorsión experimental de interacciones subterráneas con especies arbóreas (Ehret et al., 2015).

Las mallas se pueden construir con distintos materiales y diferentes grados de transmisión, absorción y reflexión de la radiación, así como la

porosidad al aire (Ayala-Tafoya et al., 2015). Básicamente, constan de hilos tejidos entrelazados en mayor o menor densidad. Los huecos que se forman entre ellos determinan el porcentaje de sombra (Valera et al., 2001). La fracción de luz que pasa por los huecos no es modificada, mientras que la incidente en los hilos es alterada en su espectro según la pigmentación de la malla (Shahak et al., 2004). Las propiedades óptico-cromáticas de las mallas generan una mezcla de luz directa (no modificada) y luz difusa de espectro alterado (Valera et al. 2001, Shahak et al. 2004, Ayala-Tafoya et al. 2011). Independiente al color de la malla, disminuye la radiación directa e incrementa la cantidad de radiación difusa (Valera et al. 2001, Shahak et al. 2004, Stamps 2009). Sin embargo, la calidad de la radiación que llega al cultivo sombreado difiere entre tipos de malla (Stamps, 2009). Mientras que las mallas negras absorben en todo el espectro visible y no alteran la calidad de luz (Thompson y Harper 1988, Ayala-Tafoya et al. 2011, Márquez-Quiroz et al. 2014), las de colores lo hacen de forma diferencial y especifica según su pigmentación (Shahak et al. 2004, Stamps 2009, Márquez-Quiroz et al. 2014). Se ha podido evidenciar diferencias en la transmisión debido al color de las mallas en el espectro de la radiación visible como en la total (350-1050 nm, Shahak et al. 2004, Stamps 2009, Márquez-Quiroz et al. 2014), pero a su vez el material de confección de los hilos al intensificar la dispersión en los espectros del UV, visible y el rojo lejano puede generar variaciones entre mallas del mismo color (Ayala-Tafoya et al., 2011). Si bien para algunos autores, no se detectaron variación en calidad en términos de la relación rojo/rojo lejano sí pudieron determinar variaciones en la proporción de luz azul y luz roja (Shahak et al., 2004). También se ha podido observar que la curva fotosintética en plantas de tomate creciendo bajo mallas negras evoluciona de igual forma a la que se produce a sol pleno, a diferencia de lo que ocurre bajo mallas de colores donde no se observan caídas típicas de la tasa fotosintética a mediodía en mallas azules por ejemplo (Shahak et al., 2004).

Existen diferencias entre la sombra producida por mallas y la sombra generada en el sotobosque. Las copas absorben la PAR y generan extinción en el perfil vertical del monte (Baldocchi et al., 1984), pero también es esperable que exista heterogeneidad en el perfil horizontal por los haces de luz que llegan de forma directa al sotobosque sin ser obstaculizados por el dosel arbóreo (Bréda, 2003). Esto determina que se produzcan parches de luz y sombra, por lo tanto, es esperable una mayor homogeneidad en el perfil horizontal bajo mallas sombra. El grado de sombreado resultante en el sotobosque será afectado por varios factores, edad y altura de los árboles, así como densidad y espaciamiento donde también interviene las características de sus copas que van a determinar estas variaciones en la radiación que llega al sotobosque (Chen, 1989).

Existen diferencias entre reportes del efecto de las mallas sobre la temperatura del aire. Hay registros de incrementos en las temperaturas máximas de 2 a 5 °C (Wong y Stür, 1996), otros autores reportan no encontrar diferencias

significativas entre tratamientos de sombra (Ayala-Tafoya et al., 2015). Pero también se han observado descensos en las temperaturas máximas entre 0,5 a 2 °C (Wong y Wilson 1980, Wong et al. 1985). Incluso se han reportado diferencias de hasta 5 °C menos en las temperaturas máximas, encima del dosel de un cultivo de *Vitis vinifera* (viña) bajo mallas negras (Shahak et al., 2004). En cuanto la humedad relativa, hay mayor concordancia en su incremento bajo sombra artificial (Wong y Stür 1996, Dodd et al. 2005, Ayala-Tafoya et al. 2015). La menor velocidad del viento observada bajo mallas (Shahak et al., 2004), el proceso de transpiración de las plantas y la menor mezcla con aire seco dado el menor movimiento de aire bajo mallas (Stamps, 2009), explicarían el incremento en 1 a 10 % en los valores mínimos diarios de humedad relativa (Wong y Wilson 1980, Wong et al. 1985, Shahak et al. 2004).

Las observaciones de la temperatura del suelo son más consistentes que las de temperatura del aire, por lo menos, en cuanto al descenso de la temperatura a distintos grados de profundidad. Registros de fechas puntuales muestran diferencias máximas de que oscilan entre 4 y 6 °C menos en los tratamientos de sombra que a pleno sol. Estas diferencias se produjeron a primeras horas de la tarde cuando la temperatura del suelo es máxima en condiciones sin sombra (Wong y Stür, 1996). Otros trabajos también reportan reducciones de la temperatura del suelo en los primeros 5 cm, pero no se observaron diferencias entre los niveles de sombra aplicados (de 32 a 90 % de sombra nominal, Dodd et al., 2005). En los primeros 5 centímetros de suelo, Wong y Wilson (1980), observaron reducciones de 3 °C bajo sombra, al medir a 13 cm, la diferencia entre sol y sombra fue de 2 °C.

La temperatura del suelo, presenta evolución diaria y estacional, con diferencias si la superficie está o no sombreada y si esta es generada de forma artificial o por una cobertura arbórea (Wilson y Wild, 1991b). En Queensland Australia, se midió la evolución de la temperatura del suelo en superficie y profundidad bajo *Eucalyptus grandis*, bajo malla sombra y en una parcela testigo sin sombra (Wilson y Wild, 1991b). En verano se registró mayor amplitud térmica en superficie en ausencia de sombra. Con máximas 10 y 20 °C superiores a las observadas bajo eucaliptos y bajo mallas respectivamente. Mientras que las temperaturas nocturnas bajo sombra fueron superiores al testigo (sin sombra). Las mediciones a 15 cm de profundidad, arrojaron menores diferencias en la temperatura de suelo en los tres tratamientos, pero se mantuvo mayor en la parcela descubierta y menor bajo mallas. En el invierno, las menores temperaturas ocurrieron bajo malla, tanto en superficie como en profundidad. Sin embargo, en ambos casos, fue superior bajo árboles que a sol pleno, con menores diferencias entre los tres tratamientos cuando se midió a 15 cm de profundidad (Wilson y Wild, 1991b).

Dadas las condiciones dispares que se producen, se han obtenido respuestas diferentes en forrajeras tropicales cuando evaluadas bajo sombra artificial y en el sotobosque (Wong et al. 1985, Wilson y Wild 1991b). Lo que ha llevado a los autores a especular que respuestas positivas a la sombra se producen cuando la disponibilidad de N es limitante para las plantas (Wilson y Wild, 1991b). O bien que el suelo es mediador de la respuesta a la sombra debido a las mejoras en el ambiente de acción de microorganismos y microflora, aunque en este último caso se contrasta evaluación en sotobosque con la evaluación de plantas en masetas en un invernáculo (Wong et al., 1985). La importancia del suelo es reafirmado por Wong y Stür (1996) que sostienen que el efecto de la temperatura del suelo en la respuesta vegetal a sombra es de mayor importancia que las variaciones en temperatura del aire o humedad relativa.

2.6. RESPUESTA DE LAS PLANTAS A LA SOMBRA

2.6.1. Estrategias de las plantas a la sombra

Para enfrentar condiciones adversas en el ambiente las plantas presentan dos grandes tipos de mecanismos, la tolerancia o la evasión (Tadeo y Gómez-Cadenas, 2013). La tolerancia o resistencia, es la capacidad de sobreponerse a condiciones ambientales adversas, incluye respuestas heredables, que pueden ser permanentes o transitorias mientras se prolonga la condición de estrés (Tadeo y Gómez-Cadenas, 2013). Se conoce como adaptación a las expresiones de características duraderas o irreversibles, mientras que aclimatación o endurecimiento, son respuestas transitorias (Tadeo y Gómez-Cadenas, 2013). Otras especies en lugar de presentar tolerancia, desarrollan evasión, escapan de las situaciones adversas (Tadeo y Gómez-Cadenas, 2013). En relación al ambiente lumínico las plantas han de optimizar la su capacidad fotosintética en función de la intensidad y calidad de luz del ambiente (Gommers et al., 2013). Sin embargo, la mayoría de las especies, frente a condiciones de sombra expresan síntomas de escape o evasión a la misma (Pierik y de Wit, 2014), siendo el incremento en altura uno de los más conspicuos (Casal, 2012). Cuando se habla de tolerancia se trata de la no expresión de la evasión, siendo ejemplo por excelencia las especies que crecen en el sotobosque que son incapaces de sobrepasar en altura a la leñosa que la sombrea (Gommers et al., 2013).

La habilidad de las plantas de tolerar o evadir sombra, es una respuesta evolutiva, que incrementa la capacidad de competencia así como aumenta la probabilidad de éxito reproductivo y supervivencia en poblaciones en activo crecimiento (Franklin, 2008). La respuesta a las condiciones de luz es adaptativa y genera dependencia a ciertos rangos de luminosidad (Björkman, 1981), los cuales están enmarcados por los denominados puntos de compensación y saturación lumínica (PCL, punto de compensación lumínica, es la densidad de flujo a la cual la asimilación neta de carbono es cero, diferencia entre el ingreso

de C por fotosíntesis y salida por procesos respiratorios. PSL, punto de saturación luminosa, densidad de flujo a partir de la cual se satura la tasa neta de fotosíntesis, Azcón-Bieto et al., 2013). Este grado de dependencia es afectado tanto por factores genéticos como por factores de ambiente (Björkman 1981, Belesky 2005). Los requerimientos lumínicos pueden ser afectados por factores de estrés (sequias, inundaciones, disponibilidad de nutrientes, consumo por herbívoros), también pueden variar durante el ciclo de la planta en su ontogenia (Franklin, 2008), en estadios juveniles la mayor plasticidad morfológica les permitiría una mayor capacidad de adaptación (Belesky, 2005).

En gramíneas, se describe a las forrajeras invernales como capaces de tolerar sombreados de hasta 50% (Varella et al., 2012) Muchas especies templadas alcanzan su punto de saturación lumínica a niveles de radiación inferiores a 50% del total de la radiación incidente, aunque hay especies requieren al menos un tercio de la misma (Williams et al., 1997). Esto no implica que las especies C4, no puedan tener un buen comportamiento a la sombra (Ludlow et al., 1974), dado que hay especies tropicales pueden crecer satisfactoriamente en ambientes con 70 % de sombra (Varella et al., 2012).

Las especies de sol y de sombra se diferencian en su dependencia a la luminosidad y en su capacidad de captación de CO2 en respuesta a la densidad de flujo de PAR (Björkman, 1981). Las especies de sol, son poco eficientes en ambientes de moderada o baja radiación, por ende, evasoras a sombra. Las especies de sombra (tolerantes a sombra) son aquellas que prevalecen en ambientes de baja luminosidad siendo eficientes a bajas densidades de flujo de fotones (Björkman, 1981). Pero también, existen especies como *Solidago virgaurea*, que presentan ecotipos de sol y ecotipos de sombra, siendo una especie capaz de prevalecer en ambos tipos de ambiente. Los ecotipos de sol puestos a sombra expresan bajas tasas de crecimiento y los ecotipos de sombra puestos a sol no incrementan su punto de saturación lumínica y su comportamiento es inferior que en sus condiciones naturales (Björkman, 1981). Otra derivación de la dependencia, es la existencia de especies obligadas y facultativas. Mediante un estudio, con plántulas de *Helianthus annus* (obligada de sol), *Impatiens parviflora* (facultativa de sombra) y *Phaseolus vulgaris* (de tolerancia moderada a sombra), se observó que en girasol (*H. annus*) el crecimiento se vio comprometido en las condiciones más restrictivas de luminosidad, más aún, cuando estas condiciones se prolongaban en el tiempo (Björkman, 1981). En el caso de la legumbre (*P. vulgaris*), las tasas de crecimiento se mantenían positivas; mientras que *I. parviflora* aún en condiciones muy restrictivas y prolongadas en el tiempo lograba condiciones adecuadas de crecimiento (Björkman, 1981).

2.6.2. Respuestas generales de tolerancia y evasión a sombra

La aclimatación a ambientes de sombra determina una integración en respuestas a distintos niveles en la planta. Desde cambios macro en la fracción de biomasa invertida entre los distintos órganos de la planta, pasando por la modulación del área foliar y llegando a cambios en la inversión de N entre componentes fotosintéticos (Evans y Poorter, 2001). A modo general, la expresión de una respuesta a ambientes de baja PAR, con baja R/RL y baja luz azul, determina dos grandes vías de respuesta en función de la tolerancia a sombra de las especies (Gommers et al., 2013). La detección de estas señales desencadena la respuesta en las plantas y para ello intervienen fitocromos, proteínas especializadas y hormonas (Casal, 2012). Mientras que las especies tolerantes buscan optimizar su ganancia de carbono a través de un incremento del área foliar específica, o a través de la disminución de la relación entre clorofila a y clorofila b, o incluso incrementando la relación entre fotosistema I y fotosistema II, también se ha visto que para evitar los daños pueden incrementar sus defensas físicas (Casal, 2012). Por su parte muchas otras especies han desarrollado estrategias que les permite escapar a condiciones de sombra actuales o una posible situación futura de sombreado (Casal 2012, Pierik y de Wit 2014).

Las especies que no son capaces de tolerar sombra expresan un conjunto de síntomas que se pueden dar durante todo el ciclo de la planta (Smith y Whitelam 1997, Valladares y Niinemets 2008, Casal 2012), a lo cual se ha denominado síndrome de evasión a sombra (Smith y Whitelam, 1997). Estos cambios se pueden desencadenar desde la germinación hasta la floración y formación de semillas (Casal, 2012). En condiciones de sombra la germinación puede ser inhibida o detenida (Smith y Whitelam 1997, Casal 2012), pudiendo imponerse dormición secundaria (Smith y Whitelam, 1997), hasta que se produzca una perturbación en la canopia que impone dichas condiciones de sombra (Casal, 2012). A nivel de plántula y posteriormente en estado vegetativo, se produce elongación de hipocótilos, tallos y pecíolos, que ubican a los órganos en una postura de preferencia frente a la luz incidente (Casal 2012, Gommers et al. 2013), que conjuntamente con la reducción en ramificaciones (Casal 2012, Gommers et al. 2013) busca evitar el auto-sombreado de la planta o una arquitectura que sombree lo menos posible los diferentes órganos de la misma (Casal, 2012). En este mismo sentido, se puede producir un crecimiento diferencial de la porción inferior de la hoja de forma más acelerada que la porción superior, lo cual es una respuesta rápida que busca incrementar el ángulo de inserción de las hojas en el tallo, proceso que se conoce como hiponastia (Casal, 2012). Hacia el final del ciclo de la planta, se atribuye a la sombra la responsabilidad de acelerar la floración y formación de semillas (Smith y Whitelam 1997, Casal 2012). En general, las plantas, cuando experimentan

condiciones adecuadas para su crecimiento van a extender el ciclo vegetativo a modo de acumular reservas para sus estructuras reproductivas (Casal, 2012).

2.7. LAS GRAMÍNEAS Y LA SOMBRA

2.7.1. Evasión a sombra en gramíneas

En gramíneas han evolucionado múltiples mecanismos para tolerar o evadir sombra. La evasión ha sido una herramienta muy útil en el desarrollo de programas de mejoramiento genético, buscando genotipos que expresen mejores características productivas seleccionando a favor o en contra del síndrome de evasión a sombra (Kebrom y Brutnell, 2007). Se trata también de una respuesta de competencia y supervivencia frente a la proximidad de plantas vecinas. Este síndrome tiene una importancia evolutiva y ecológica (Evans y Poorter 2001, Franklin 2008, Valladares y Niinemets 2008), siendo una de las determinantes del éxito de las plantas superiores (Evans y Poorter, 2001). A su vez, se puede expresar en ambientes donde existan plantas creciendo en proximidad o en poblaciones de alta densidad, sean comunidades herbáceas, pastizales, bajo arbustivas o en el sotobosque, donde el recurso lumínico es escaso y heterogéneo por la presencia de parches de luz y sombra (Smith y Whitelam, 1997).

Entre los síntomas expresados por gramíneas, se reportan elongación a nivel de tallos, vainas y en algunos casos de láminas (Casal et al. 1985, 1987a, Monaco y Briske 2000, 2001, Casal 2012, 2013) determinando también un incremento en altura de macollos (Casal et al. 1985, 1987a, Monaco y Briske 2000), y mayor dominancia apical que también favorece a una disminución de las ramificaciones (Casal, 2013). De la misma forma se genera una redistribución del follaje que toma posiciones más erectas para evitar condiciones de auto-sombreado (Casal, 2013). En los estudios realizados por efecto de la sombra en gramíneas, se ha determinado diferencias en los efectos de la intensidad de luz como de la calidad de luz y dentro del efecto de la calidad de luz hay diferencias en efecto del flujo horizontal así como del flujo vertical de la relación R/RL (Monaco y Briske, 2001).

2.7.2. Asimilación y crecimiento en ambientes de sombra

La acumulación de biomasa en gramíneas es un proceso complejo. Integra el crecimiento vegetal dado por la morfogénesis, con la fijación de factores abióticos como carbono y minerales, con la energía aportada por la radiación solar e interceptada por las hojas. La cobertura vegetal no sólo capta esta energía, sino que también vía fotosíntesis transforman esta energía en biomasa vegetal (Nabinger, 1996). El 90 % del peso seco de las plantas proviene directamente de la asimilación fotosintética y la materia seca total acumulada tiene relación lineal con la radiación PAR absorbida (Nabinger, 1996). Las características morfológicas de cada planta van a determinar su eficiencia de

absorción es decir la capacidad de transformar, PAR incidente en PAR absorbida (Nabinger, 1996).

Frente a baja radiación disponible, en ambientes de sombra, las plantas tienden a ajustar su eficiencia fotosintética para lograr maximizar su crecimiento (Wilson y Ludlow, 1991a). Las condiciones del sotobosque determinan un ambiente fluctuante que lleva a un ajuste del crecimiento y desarrollo que tiende a una optimización de la fotosíntesis (Franklin, 2008). Este mecanismo determina una mayor partición de fotoasimilados a parte aérea, que se produce a expensas de las raíces. Conjuntamente con el incremento de la relación hoja/tallo permiten exponer una mayor proporción de tejidos fotosintéticamente activos a la reducida radiación disponible (Ludlow et al. 1974, Björkman 1981, Wong et al. 1985, Samarakoon et al. 1990, Wilson y Ludlow 1991a).

La reducción en la asimilación bajo sombra varía en función de la especie, época del año y el estado de desarrollo. La tasa de asimilación neta (TAN) de CO_2 de las especies de sombra no presenta variación, como sí lo hacen las especies de sol. La reducción es mayor en fase reproductiva que en plena floración (Naumburg et al., 2001). Se ha evidenciado al comparar dos especies contrastantes en la tolerancia a sombra, si bien ambas descienden su tasa de asimilación a medida aumenta la restricción lumínica, es menos acentuado el descenso para la especie tolerante (Björkman, 1981). En fase de plántula, mientras que la especie tolerante, mantenía altas tasas de crecimiento bajo densidades de flujo del 22 % de PAR incidente, la especie de sol disminuye de forma acentuada la tasa de crecimiento, alcanzando valores negativos al pasar a 10 % de la PFD (densidad de flujo de fotones). A estos niveles de radiación la especie tolerante mantenía tasas positivas. En consecuencia, la especie de sombra mantiene hojas aún en condiciones de luminosidad muy bajas mientras que a la especie de sol no le permite producir hojas en estas condiciones (Björkman, 1981).

2.7.3. Morfogénesis de las gramíneas

El potencial productivo está determinado por variables ambientales difícilmente controlables como radiación, temperatura y fotoperiodo (Nabinger y Carvalho, 2009). La expresión de este potencial está dada por la producción primaria que queda reflejada en los procesos morfogenéticos y características estructurales, representando la demanda de carbono por los órganos de la planta. A su vez, estas determinan la capacidad de intercepción de las plantas a través del índice de área foliar (Nabinger, 1996). La construcción del área foliar, en gramíneas, está determinada por el tamaño de hojas, la densidad de macollos y el número de hojas vivas por macollo (características estructurales) las cuales dependen de la tasa de aparición de hojas, la tasa de elongación foliar y la longevidad de las hojas (Nabinger y Carvalho, 2009). Estas tres últimas, si bien

son determinadas genéticamente, también están influenciadas por el ambiente (Nabinger, 1996).

En ambientes de sombra, la vía para optimizar la ganancia de carbono por unidad de peso seco de hoja es el incremento en el área específica foliar (AEF, relación entre el área foliar y la materia seca de hojas). Si bien este proceso también ocurre en plantas no tolerantes, es más pronunciado en especies de sombra (Naumburg et al., 2001). Es de las variables más frecuentemente descritas en respuesta a la sombra, al punto que, se ha propuesto como medida de sensibilidad adaptativa a la sombra (Wong et al., 1985). Por esta vía, las gramíneas generan área foliar con baja inversión de carbono. Aunque el AEF es mayor con niveles crecientes de sombra, presenta correlación negativa con el rendimiento (Wong et al., 1985). La explicación a una mayor superficie foliar, con bajo peso seco es una reducción en componentes estructurales de hoja (Wong y Stür, 1996). Los cambios en AEF, incluyen cambios en la relación de componentes activos e inactivos del sistema fotosintético, en especial, aquellos responsables de maximizar la eficiencia a altas densidades de flujo (Björkman, 1981). Reducción en contenido de azucares y almidón así como también en tejidos epidérmicos, vasculares y paredes celulares (Björkman, 1981).

Se han reportado otros mecanismos de aclimatación a ambientes de baja luminosidad, aunque de menor importancia que el incremento en AEF, para maximizar ganancia de C. Entre ellos, la redistribución entre pools de N en las hojas, con translocación de N a pigmentos proteicos en hoja (Evans y Poorter, 2001). Otras características observadas en hojas creciendo en ambientes de baja luminosidad son: menos clorofila por unidad de N, una mayor relación clorofila a: clorofila b, una mayor capacidad de transporte de electrones por unidad de clorofila, al igual que tienen mayor capacidad de transportar electrones a la actividad de la enzima Rubisco (Evans y Poorter, 2001).

2.7.4. Características estructurales de las gramíneas

El macollaje determina el IAF de la pastura, por tanto es una variable clave para el rendimiento y la masa aérea de forraje (Nabinger, 1996). Entre las variables morfogenéticas, la tasa de aparición de hojas (TAF) tiene un papel central dado que impone un techo de macollaje (Nabinger, 1996). La TAF, está directamente relacionada con la temperatura y la humedad, aunque es independiente a la calidad de luz (Casal et al., 1985). La tasa potencial de macollaje solo se puede alcanzar a bajos IAF, existiendo una relación inversa entre IAF y tasa de aparición de macollos (TAM). Un incremento en la población de macollos implica un mayor número de yemas inactivas, donde intervienen intensidad y calidad de luz (Nabinger, 1996).

Si bien el filocrón (1/TAF), no es afectado directamente por la calidad de luz, la disminución de la relación rojo/rojo lejano (R/RL), aumenta el tiempo

transcurrido entre la aparición de hojas y la del macollo (Casal et al., 1985). Los macollos se producen en las yemas axilares de las hojas emitidas, cuando las yemas se activan, se empiezan a formar los macollos, concepto conocido como llenado de sitios de macollaje (Nabinger ,1996). En condiciones de baja densidad o de plantas aisladas, este proceso ocurre de forma sincrónica (Nabinger, 1996). Sin embargo, cuando la R/RL es baja, se reduce la velocidad de llenado de sitios (Casal et al., 1985).

La tasa de macollaje se regula por efecto conjunto de la nutrición de C y la relación R/RL (Casal et al., 1986). Cuando se alcanza un determinado tamaño de planta, la disminución de la intercepción de luz por macollo, sumado al cambio en la composición de luz por auto-sombreado, determina la reducción de producción de macollos (Casal et al., 1985). Se ha observado en *Lolium multiflorum*, que al inicio del período experimental, el macollaje mantiene relación lineal con el numero inicial de macollos, y pasados 18 días tiene relación inversa con la densidad de plantas (Casal et al., 1986). Cuando se produce competencia por luz y el carbono es deficitario, se modifica la asignación de este nutriente, las yemas permanecen activas y los asimilados son destinados a macollos adultos (Nabinger, 1996). También que plantas creciendo en macetas, presentaban un aumento del número de macollos cuando disponían de un mayor volumen de suelo, siempre y cuando se mantuvieran las condiciones lumínicas. Dado que la reducción en los niveles de PAR, si bien no afectó la iniciación de macollos, generaban disminución del número de macollos desarrollados (Monaco y Briske, 2000).

El control lumínico del macollaje está dado principalmente por la calidad de luz. Dentro de niveles de PAR constante, se reduce el macollaje cuando baja la relación rojo/rojo lejano (Casal et al. 1987b, Monaco y Briske 2000). Alterando la calidad de luz en la base de las plantas, se pudo determinar que la luz roja lejana afecta la tasa de macollaje independientemente a la cantidad de radiación recibida (Casal et al., 1987b). Otros trabajos han podido evidenciar que hay diferencias en el efecto de la radiación reflejada/transmitida por plantas vecinas en sentido horizontal de la vertical. La primera es detectada en la base de los macollos, catalogada como señal de proximidad, desencadena respuestas de competencia en las plantas (Monaco y Briske, 2001). En plantas que no se sombrean mutuamente, la R/RL horizontal y vertical es la misma (Casal et al., 1986). La iniciación de macollos se reduce cuando aumenta la proporción de rojo lejano en la base de las plantas (Monaco y Briske, 2001), aun cuando la variación es pequeña. Este efecto es revertido por la aplicación de luz enriquecida en el rojo (Casal et al., 1987b). Estudios realizados en el proceso de macollaje, han encontrado variabilidad interespecífica en la respuesta a R/RL horizontal, comparando *P. dilatatum* y *Schizachyrium scoparium* (Monaco y Briske, 2001). También se ha observado variabilidad intraespecífica y respuestas contrastantes para *S. scoparium* a R/RL, que sugieren que la edad o fase fenológica, así como

el régimen de temperatura, déficit de presión de vapor y la inclinación de los rayos solares podrían afectar la expresión de las respuestas (Monaco y Briske, 2000).

La dinámica de población de macollos, es la resultante de un equilibrio entre la aparición y mortandad de los mismos (Nabinger, 1996). El aumento de la densidad de plantas genera un descenso del número de macollos (Monaco y Briske, 2001). El efecto de la densidad de macollos, es un cambio en la disponibilidad de recursos, conjuntamente con la reducción de la R/RL en la base de las plantas, debido al aumento del sombreado de macollos por hojas muertas (Casal et al. 1985, 1987b). Variaciones en la calidad de luz en la base de macollos favorecen el crecimiento en extensión, dado que la menor disponibilidad de recursos se destina al crecimiento de los existentes, en lugar de la formación de nuevos macollos (Casal et al., 1985). De igual forma, un incremento de la densidad de plantas, afecta la radiación interceptada por planta y al mismo tiempo la relación R/RL que llega a la base de las mismas, lo cual genera una diminución en la producción de macollos por unidad de radiación interceptada (Casal et al., 1986).

2.8. PRODUCCIÓN Y ARQUITECTURA DE GRAMÍNEAS BAJO SOMBRA

2.8.1. Efecto de la sombra en el rendimiento

El potencial productivo de una gramínea esta principalmente determinado por la radiación y la temperatura (Nabinger y Carvalho, 2009). Su productividad depende de la capacidad de rebrote, principalmente en ambientes donde hay restricción lumínica, y la plasticidad morfológica depende de la especie (Wilson y Ludlow, 1991a). El balance entre fotosíntesis y respiración determina el crecimiento de plantas individuales, su capacidad de rebrote, persistencia y en conjunto la productividad de la pastura (Varella et al., 2017). El rendimiento es función de la capacidad fotosintética de la planta, que será negativamente afectada por la sombra (Varella et al., 2012). Esto determina que bajo sombra sean menores las tasas de crecimiento potencial (Ludlow et al., 1974), dado que el sombreado implica menor energía disponible para la asimilación de carbono (Varella et al., 2017). Sin embargo, la respuesta de las distintas especies a la sombra difiere en función de las estrategias de evasión o tolerancia (Varella et al., 2017). Naumburg et al. (2001), estudiaron la abundancia de cinco gramíneas nativas en diferentes niveles de sombra bajo monte de *Pinus ponderosa* y su relación con la producción de biomasa. En dicho trabajo se pudo determinar la existencia de interacción entre especies y niveles sombra para la producción de biomasa, donde su performance presentó alta correlación al lugar del monte donde se desarrollan.

El efecto de la sombra en el rendimiento es controversial, hay autores que reportan disminución, otros que reportan que no varían al pasar de pleno sol a sombra intermedia y reducen su rendimiento sombra densa (Naumburg et al.

2001, Dodd et al. 2005). También se han reportado especies que presentan descensos lineales en función de los niveles de sombra, mientras que otras responden de forma cuadrática con incrementos del rendimiento en sombra intermedia y descienden en sombra densa (Castro et al., 1999). Otro factor a tener en cuenta es el periodo de duración de la restricción lumínica, se ha visto que a medida que aumenta el tiempo de restricción, declina la producción acumulada de las especies (Wong et al., 1985). Algo similar fue reportado para una mezcla de gramíneas y leguminosas cuyo descenso se volvió más pronunciado a medida que aumentaba el periodo de sombreado (Dodd et al., 2005).

Entre las explicaciones para el incremento productivo a pesar de las condiciones restrictivas, es el hecho que la respuesta presenta variación edafoclimática (Varella et al., 2017). Varios autores reportan que en condiciones limitantes de N en el suelo, la sombra favorece la performance productiva (Shelton et al. 1987, Wilson et al. 1990, Wilson y Ludlow 1991a). En este caso, las condiciones impuestas por la sombra en la rizósfera favorecerían la microflora y microfauna del suelo, incrementando las tasas de mineralización y elevando el N disponible del suelo (Wilson y Wild, 1991b). En este estudio se destaca que las tasas fueron más elevadas en condiciones de sombra moderada, con niveles de nitrógeno intermedios y altos, que en condiciones de alta luminosidad con bajo nitrógeno (Wilson y Wild, 1991b). Cuando se pusieron plantas a crecer en soluciones nutritivas (sin suelo y con nitrógeno), el aumento de la restricción lumínica genera una disminución en crecimiento más pronunciada a medida que aumenta la restricción (Wilson y Wild, 1991b). Estos autores tampoco evidenciaron un efecto del riego sobre el rendimiento, a pesar de que las condiciones favorecían que se mantuvieran las condiciones de humedad por más tiempo (Wilson y Wild, 1991b). Sin embargo, Monaco y Briske (2000), reportaron que una mayor disponibilidad de recursos subterráneos no afectó el crecimiento bajo condiciones de luz restringida.

2.8.2. Arquitectura y morfología bajo sombra

Entre plantas de porte similar las estrategias de evasión son ventajosas para la competencia por luz. Sin embargo las gramíneas se ven imposibilitadas de sobrepasar el porte del estrato arbóreo (Varella et al., 2017). A nivel del sotobosque las modificaciones en cantidad y calidad de luz van a determinar modificaciones en la iniciación y arquitectura de macollos (Monaco y Briske, 2001), pero esas mismas condiciones pueden determinar un mayor crecimiento en extensión de hojas (Monaco y Briske, 2000). Estas condiciones también conducen a una mayor área foliar por macollo, pero con hojas más largas y finas (Ludlow et al., 1974), lo que a su vez contribuye a que en condiciones de sombra los macollos presenten mayor altura (Wong et al., 1985). La baja relación R/RL, incrementa la dominancia apical (Casal et al. 1985, 1987b, Monaco y Briske 2000,

Kebrom y Brutnell 2007), conduce a una redistribución del área foliar, con hojas que adoptan una posición más erecta (Casal, 2013).

Una de las respuestas más conspicuas a la baja R/RL, es la mayor altura de macollos (Casal et al. 1985, 1987b). En trigo (*Triticum aestivum*), se observó un acortamiento de entrenudos, pero la mayor altura respondía a una elongación de los entrenudos apicales próximos a la espiga (Casal, 2012). Otros autores reportan que la mayor altura es resultado del incremento de la longitud de vainas (Monaco y Briske 2000, 2001, Casal 2013), el cual, es respuesta a bajas R/RL (Casal et al. 1985, 1987a, Monaco y Briske 2000, Casal 2012). Sin embargo, esta respuesta parece ser controversial para algunas especies. Este es el caso de *Paspalum dilatatum*, donde Casal et al. (1985), reportan incrementos en longitud, mientras que Monaco y Briske (2001) no detectaron diferencias significativas en longitud cuando se reducía la R/RL. En cuanto a la longitud de láminas, Casal et al. (1985) reportan incrementos con la reducción en R/RL, sin embargo, Monaco y Briske (2001) no lo observaron en *P. dilatatum*, pero sí en *Schizachyrium scoparium*. En este último trabajo, el incremento observado en longitud de láminas fue producto de la mayor densidad de plantas (Monaco y Briske, 2001).

Trabajos en gramíneas tropicales han detectado distintas respuestas a la restricción lumínica en función de las especies evaluadas (Wong et al. 1985, Wilson y Ludlow 1991a, Castro et al. 1999). El número máximo de hojas por macollo es una característica dada por el genotipo, mientras que las variables morfogenéticas son afectadas por factores ambientales como temperatura, disponibilidad de agua y nutrientes (Nabinger, 1996). Aunque genéticamente esté determinado el potencial de producción de hojas, se lo puede afectar con el manejo y la disponibilidad de recursos (Belesky, 2005). En condiciones de invernáculo, se observó que el incremento en los niveles de sombra generó una disminución del peso seco de hojas, a pesar de haber aumentado la proporción de hojas (Wong et al., 1985). También se observó que *Dactylis glomerata* y *Schedonorus phoenix*, presentaron una elongación de sus hojas bajo sombra, a la vez que disminuyó su peso seco (Feldhake y Belesky, 2009). Se ha reportado que la longitud media de las hojas tiende a ser mayor bajo sombra y que en el caso de gramíneas de porte alto esto es más pronunciado que en las de porte bajo (Castro et al., 1999). Por lo tanto, el crecimiento en longitud de láminas es una respuesta morfológica en la búsqueda de captar más radiación incidente (Belesky, 2005), y no una repuesta de evasión a sombra.

En lo que refiere a tallos, la respuesta a sombra es similar a la de las hojas. Se ha observado que disminuye el peso seco de tallos, pero en proporción al peso seco total de la planta no se detectaron diferencias al aumentar los niveles de sombra (Wong et al., 1985). En otro trabajo, se pudo determinar que aquellas especies que tenían mejor comportamiento a sombra, también habían mostrado una mayor longitud de tallos (Castro et al., 1999). En consecuencia, al aumentar

la proporción de hojas por encima de lo que lo hace la proporción de tallos, la relación hoja/tallo es mayor a medida que incrementa la restricción lumínica (Wong et al., 1985). Sin embargo, *Stenotaphrum secundatum* y *Axonopus compressus* la relación hoja/tallo es superior al pasar de la situación 0 % sombra a la de 42 % sombra pero no se diferencia entre el testigo y los tratamientos de 59 y 68 % sombra (Samarakoon et al., 1990).

En *Brachiaria decumbens*, se reportó interacción entre niveles de sombra y la época del año. En invierno, no se detectaron diferencias significativas en la altura de las plantas. Tanto en primavera como en verano, las plantas en condiciones de sombra eran más altas que las de pleno sol; pero solamente en verano se observaron diferencias significativas en altura entre los niveles de sombra (Castro et al., 2009). En *Lolium perenne* se observó variaciones en el largo del pseudo-tallo con el régimen de sombra, con mayores incrementos en condiciones de sombra alternada que en condiciones de sombra continua (Garcez Neto et al., 2010). En otros casos se ha visto que la altura promedio y el número de tallos presenta distinta respuesta a los niveles de sombra en función de la especie (Naumburg et al., 2001), al igual que en algunos casos no se detectó efecto de la irradiancia en largo de macollos (Kephart et al., 1992). La relación hoja/tallo se caracteriza por el comportamiento adaptativo de la especie, sin que exista un efecto claro del tipo metabólico (Kephart et al. 1992, Soares et al. 2009). Aunque todas las especies evaluadas por Kephart et al. (1992), disminuyeron su peso seco con el incremento de la radiación, las especies C3 no presentaron respuestas a la irradiancia en cuanto a peso seco de hojas. Mientras que las C4 aumentaron el peso seco de hojas con el incremento de la radiación incidente. En otro trabajo también se observaron estas diferencias entre especies, en este caso, mientras que *Dactylis glomerata* no respondía al incremento en sombra, *Lolium perenne* incrementaba la relación hoja/tallo con la disminución de la radiación (Garcez Neto et al., 2010)

2.8.3. Supervivencia en condiciones de sombra

Las plantas no defoliadas buscan maximizar su eficiencia fotosintética, minimizando la respiración o aumentando el acceso de las hojas a la radiación incidente. Al sufrir defoliaciones sucesivas, el rebrote va depender de las reservas, lo que implica que luego de la defoliación se reduce el número de puntos de crecimiento activos, que a su vez genera una disminución en la capacidad de rebrote (Wilson y Wild, 1991b). La capacidad de generar nuevos macollos aumenta la capacidad de intercepción de luz determinando un balance positivo de carbono que a posteriori determina una mayor capacidad de reponerse frente a las defoliaciones (Wong y Stür, 1996). Altas presiones de pastoreo o defoliaciones frecuentes comprometen el rebrote dado que no favorece a la acumulación de reservas (Wilson y Ludlow, 1991a). La incapacidad

de acumular reservas disminuye área de forraje verde y a consecuencia la intercepción de luz (Wong y Stür, 1996).

La presencia de sombra determina mayor cantidad de asimilados a parte aérea, disminuyendo el peso seco de raíces. Sin embargo, un exceso de partición a parte aérea, puede aparejar problemas de anclaje lo que implica plantas susceptibles a déficit hídrico y de fácil arranque (Wilson y Ludlow, 1991a). Especies que presenten una pobre acumulación de reservas en órganos que escapen al pastoreo, serán menos exitosas en ambientes silvopastoriles. Dado que su persistencia será menor a las que logren acumular reservas en rizomas, raíces y/o estolones ubicados debajo de la altura de corte (Wilson y Ludlow, 1991a).

La elongación de tallos, escasa área foliar con pocos puntos de crecimiento activos (Wilson y Ludlow, 1991a), así como la disminución de carbohidratos estructurales también dificulta el rebrote en condiciones de sombra (Castro et al., 1999). Bajo sombra, es aún más evidente el efecto de la frecuencia de cortes en el rebrote. Tanto a medida que se incrementan los niveles de sombra como cuando aumenta la frecuencia de defoliaciones es mayor la mortalidad de plantas (Wong et al. 1985, Wong y Stür 1996). La capacidad de traslocar reservas a órganos de reserva permite un rebrote más vigoroso (Wong y Stür, 1996). Se ha observado que cortes cada 10 semanas favorecen el incremento de la MS de raíz (Wong et al., 1985). Si bien, la proporción de peso seco de raíz en relación al peso seco de planta es más afectado por la frecuencia de cortes que por la intensidad de sombra, con cortes cada 4 semanas el peso seco de plantas a sombra era inferior que a pleno sol (Wong y Wilson, 1980).

Otro factor que contribuye a la disminución de la persistencia es el enmalezamiento, que contribuye a la disminución de la productividad y el tiempo productivo de las pasturas (García, 1995). Con el transcurso del tiempo el suelo busca retornar a su composición botánica original, lo que favorece al incremento de la cobertura del suelo por especies espontaneas, las cuales buscan ocupar los espacios vacíos dejados por la pérdida de especies sembradas (León y Oesterheld, 1982). Si bien no todas las especies espontaneas son malezas dado que hay especies que también puede aportar forraje (García, 1995), la presencia de malezas que proliferen en ambientes de sombra disminuyen la productividad de pasturas implantadas en el sotobosque (Wong et al., 1985).

El porcentaje de suelo descubierto, material muerto y forraje verde son afectados por sombra. Hay mayor superficie de suelo descubierto con el aumento de los niveles de irradiancia, lo mismo se observó para material muerto (Castro et al., 2009). El peso seco de forraje verde presentó respuesta cuadrática en función del nivel de sombra, incrementándose a medida que aumentaba la distancia al fuste de los árboles (Castro et al., 2009). Este efecto benéfico de la sombra fue atribuido a las condiciones microclimáticas más exigentes en

condiciones de mayor irradiancia (Paciullo et al., 2012). Sin embargo, también se ha visto el efecto negativo que pueden tener intensidad, calidad y duración de los períodos de restricción lumínica en pasturas mezcla de gramíneas y leguminosas (Dodd et al., 2005). En este caso la fracción gramínea fue la más afectada por la duración del periodo con sombra, mientras que el incremento de los niveles de sombra implicó mayores pérdidas en el componente leguminosas. Mientras que la duración en el tiempo de la sombra así como la menor calidad forrajera y el incremento en el material senescente contribuyeron al aumento en la proporción de especies no deseadas (Dodd et al., 2005).

2.9. ESPECIES PROMISORIAS EN SISTEMAS SILVOPASTORILES

2.9.1. Especies con tolerancia a sombra

El éxito de sistemas silvopastoriles depende de la selección correcta de sus componentes, por ello es clave la selección de pasturas tolerantes y persistentes a la sombra (Barro et al., 2012). Para ello, en primer lugar es necesario identificar especies que exhiban alta tolerancia a condiciones de sombra (Saibro, 2001). Posteriormente concentrar esfuerzos en desarrollar materiales con buenos niveles de producción de buena tolerancia, para así obtener altos niveles de producción animal (Saibro, 2001). Las especies forrajeras difieren en su habilidad de tolerar sombra (Garrett et al., 2004), existiendo especies de alta tolerancia, que no deprimen su rendimiento en ambientes de sombra moderada o densa (Pang et al., 2019); se pueden identificar especies adecuadas para estas condiciones, evaluando materiales colectados en bordes de montes o ambientes sombríos (Shelton et al., 1987).

Especies de metabolismo C3 y C4 se diferencian en tolerancia a sombra por sus tasas de crecimiento, aunque exhiben adaptaciones morfológicas similares (Kephart et al., 1992). Las especies C4, se ven más afectadas a nivel fotosintético a sombra (Wilson y Ludlow, 1991a) e incrementan su tasa de crecimiento con niveles de irradiancia crecientes (Kephart et al., 1992). Un estudio de 30 genotipos permitió determinar que la gran mayoría de las especies C3 no se diferenciaban entre la situación sin sombra y con sombra moderada, donde se destacó el comportamiento de *Dactylis glomerata*. Mientras que las especies C4 experimentaron decrecimiento en su rendimiento con el incremento de los niveles de sombra (Lin et al. 1998, 2001). En USA, el estudio de cinco especies nativas asociadas a distintos microambientes en montes de *Pinus ponderosa*, se destacaron *Sitanion hystrix* y *Festuca arizonica* por sobre las otras tres especies dos de ellas con metabolismo C4. En este caso, el autor destacó que la variable más representativa con la distribución natural de las especies fue la biomasa aérea (Naumburg et al., 2001). Esto no implica que las especies C4 no puedan crecer o que sean poco eficientes en ambientes de sombra (Wilson y Ludlow, 1991a). Se ha visto la habilidad productiva de especies de los géneros *Panicum* y *Brachiaria* en ambientes de sombra (Chen, 1989). *Panicum maximum*,

se ha catalogado como especie de tolerancia moderada (Wilson y Wild, 1991b) y junto a *Brachiaria decumbens* fueron destacadas por su comportamiento entre otras 12 especies tropicales por sus características productivas y morfológicas en sombra densa (82% de restricción). Entre estas especies también se observó buen comportamiento a sombra y supervivencia de *Axonopus compressus*, *Paspalum conjugatum* y *Setaria sphacelata* (Wong et al., 1985). *Panicum maximum*, también se destacó junto a *Setaria anceps* exhibiendo comportamiento igual o superior bajo sombra moderada (Castro et al., 1999). Se ha determinado que el rendimiento en especies C4 tiene alta correlación con el peso seco de hojas (Kephart et al., 1992).

2.9.2. Tolerancia a sombra en el género *Paspalum*

El género *Paspalum*, incluye aproximadamente unas 330 especies que crecen en un amplio rango de ambientes. Desde lugares abiertos, como pantanos, sabanas o praderas, hasta ambientes más restrictivos selváticos, boscosos, incluso dunas costeras, halófitos y anegados (Zuloaga y Morrone, 2005). El género se caracteriza por presentar especies perennes y anuales de metabolismo C4, destacado por la calidad forrajera de sus especies, como *P. dilatatum, P. notatum* y *P. urvillei*. Además constituye un grupo de interés en lo que refiere a estudios en forrajeras nativas, *P. dilatatum* y *P. notatum* han sido introducidas en regiones subtropicales y tropicales de todo el mundo como pasturas de valor forrajero (Zuloaga y Morrone, 2005). *P. dilatatum*, especie perenne cespitosa, con rizomas de entre nudos cortos, asociada a sitios de suelo fértil (Zuloaga y Morrone, 2005) muy apetecida por el ganado (Rosengurtt et al., 1970), capaz de producir grandes cantidades de forraje en la estación estival. *P. notatum*, perenne, estolonífera, con estolones superficiales y robustos apretados contra el suelo, de entre nudos cortos arraigados y cubiertos por vainas foliares anchas (Zuloaga y Morrone, 2005). Ha sido destacada como excelente forrajera resistente al pastoreo (Parodi, citado por Zuloaga y Morrone, 2005), con forraje apetecido y productivo (Rosengurtt et al., 1970), que es frecuente en campos bajos y ocurre también en bordes de selva (Zuloaga y Morrone, 2005).

En regiones tropicales, *P. malacophyllum, P. wettsteinii* y *P. conjugatum* fueron destacadas por su comportamiento bajo sombra artificial. Logrando rendimientos iguales o superiores a la media de 46 especies de gramíneas y 84 leguminosas. Por su parte en dicha evaluación *P. notatum* y *P. dilatatum* no fueron afectadas por condiciones de sombra moderada, presentando rendimientos con descensos menores al 10 % de lo expresado en condiciones de mayor luminosidad. *P. conjugatum* fue la de mejor comportamiento bajo sombra densa, seguida por *P. dilatatum*, aunque ninguna superó el 35% del rendimiento relativo (Stür, 1991).

En un trabajo posterior se evalúo *P. wettsteinii* y *P. malacophyllum* bajo tres niveles de sombra y dos frecuencias de corte. En este caso la MS se redujo

de forma proporcional a los niveles de sombra. Los mayores rendimientos se registraron cuando fueron cortadas cada cuatro semanas, especialmente en el tratamiento de sombra densa. La materia seca de macollos se redujo linealmente con la restricción lumínica. El área verde (láminas y vainas verdes) se reducen con el tiempo en ambas frecuencias de corte. La persistencia fue afectada por la reducción en área verde, intercepción de luz y la disminución de carbohidratos no estructurales. *P. malacophyllum* bajo sombra moderada y densa tuvo 100% de supervivencia, mientras que *P. wettsteinii* experimentó 34 % de mortalidad en sombra densa y 6 % en sombra moderada (Wong y Stür, 1996). En el Sureste de EEUU se evaluó el comportamiento productivo de vaquillonas en una pastura implantada de *P. dilatatum, P. notatum* y *Cynodon dactylon*, bajo montes de *Pinus elliotti*i y dos densidades de plantación (3.7 x 3.7 m y 6.1 x 6.1 m) por un periodo de 20 años. *P. notatum* se destacó por su productividad bajo sombra superando las otras dos especies; *P. dilatatum* fue superior en el tratamiento sin arboles (Lewis et al., 1983).

En el Sur de Brasil, municipio de Bagé (Rio Grande do Sul) se destacó a *P. regnellii* por su producción en sombra densa. En el primer año de evaluación no se observaron diferencias entre tratamientos de sombra, mientras que en el segundo año, la mayor producción se obtuvo bajo sombra moderada, no encontrándose diferencias entre sombra densa y el testigo. Al igual que *P. regnellii, P. dilatatum* y *P. notatum* en promedio de los 2 años de evaluación presentaron su máximo rendimiento bajo sombra moderada y no se diferenciaron los rendimientos observados bajo sombra densa y a pleno sol. Los autores señalan estas especies como promisorias para su implementación en sistemas silvopastoriles en condiciones agroclimáticas similares a las de Uruguay (Barro et al., 2012). *P. dilatatum*, no tiene buena performance bajo condiciones de alta restricción lumínica (Stür, 1991). Entre otras razones por la capacidad de aumentar la tasa de macollaje frente a altas relaciones R/RL, sin observarse alteraciones en el peso individual de los macollos (Deregibus et al., 1985). Sin embargo, otros autores han reportado rendimientos en sombra moderada que superan los rendimientos alcanzados en condiciones sin sombra (Barro et al., 2012). Por su parte, *P. notatum* ha sido destacada por su performance bajo sombra (Williams et al. 1997, Barro et al. 2012), por su productividad y persistencia bajo *Pinus elliottii* (Lewis et al., 1983). Bajo montes de *Eucalyptus grandis* en Australia presentó rendimiento superior al testigo sin sombra (Wilson et al., 1990). En Brasil, se ha destacado su rendimiento y valor nutritivo con incremento bajo sombra moderada donde alcanzó su máximo en el segundo año de evaluación. También experimentó variaciones en, peso de láminas verdes, porcentaje de láminas, disminución de restos secos e incremento en porcentaje de tallos (Barro, 2011). Además el género cuenta con especies que crecen naturalmente en ambientes sombríos, como bordes de selva y dentro del sotobosque (Zuloaga y Morrone, 2005). Entre estas especies, *P. umbrosum* ha

sido destacado como forraje apetecido por el ganado (Rosengurtt et al., 1970), esta especie es muy afín a *P. juergensii* y *P. paniculatum* que también son reportadas como especies de hábitats sombríos, se diferencian entre sí únicamente por la morfología de sus rizomas (Zuloaga y Morrone, 2005).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL ENSAYO

3.1.1. Ubicación y materiales

El ensayo experimental se instaló en el predio de Facultad de Agronomía, ciudad de Montevideo (34°50’13” S y 56°12’21” O). Las plantas se instalaron en primavera del año 2015 y la evaluación se extendió hasta noviembre de 2016. Los suelos del lugar se han descrito como Brunosol Subéutrico Típico, con 3,3 % de materia orgánica y 18 ppm de fósforo asimilable (Quintans Rezk 2013, González Barrios y Speranza 2017). El material vegetal utilizado pertenece a la colección del banco de germoplasma de Facultad de Agronomía, específicamente se utilizaron plantas de *Paspalum dilatatum* Poir. cv. ‘La Estanzuela Chirú’, *Paspalum notatum* Flüggé cv. ‘Pensacola’ y *Paspalum umbrosum* Trin. Las cuales luego de ser trasplantadas al sitio experimental, fueron evaluadas bajo condiciones de sombra artificial.

3.1.2. Diseño e instalación de las estructuras de sombra

Figura No. 1. Estructuras de sombra

Para la simulación de la sombra se dispusieron mallas de 50 y 80 % sombra nominal (porcentajes de sombreado indicado por el representante comercial, América T&S, Laka Ltda.). Estas fueron colocadas sobre una armazón metálica (varillas de hierro de 10 mm), conformando una estructura de 4 m de largo, 2 m de ancho y 1 m de altura. Con estas estructuras se buscó generar 3

ambientes de sombra dadas por el porcentaje de intercepción de las mallas (Figura No. 1). A estos niveles de sombra, se denominaron, sombra densa simulado con mallas de 80 % sombra nominal, sombra moderada con mallas de 50 % de sombra nominal y pleno sol a las condiciones sin mallas de sombra. Las estructuras de sombra fueron orientadas con el lado de mayor longitud en sentido Este-Oeste, de forma de disminuir la variación producida por el movimiento aparente del sol.

3.1.3. Preparación del área e implantación del experimento

Previo al trasplante a campo la preparación del terreno se realizó mediante controles químicos y mecánicos de malezas. En primera instancia, mayo del 2015, se pulverizó toda el área experimental con glifosato al 10%. Se realizó una segunda aplicación en agosto. Días previos al trasplante después de la marcación del ensayo (primeros días de octubre) en los sitios destinados a las unidades experimentales, el control fue realizado con azada.

La instalación del ensayo se realizó en dos etapas. En octubre 2015 (14/10 y 15/10/15) se trasplantaron las plantas a campo. Previamente se habían repicado macollos de plantas madres de las tres especies a tubetes (un macollo por tubete), las cuales se mantuvieron en invernáculo hasta el día del trasplante. En segunda instancia, se instalaron las estructuras de sombra (3/11/2015), permitiendo un breve periodo de aclimatación, que permitiera un correcto enraizamiento de las plantas. Entre estructuras dentro de un mismo bloque, se dejaron dos metros de distancia, para evitar el sombreado entre estructuras.

Para el mantenimiento del ensayo, después de la instalación de las estructuras de sombra, el control químico fue realizado por contacto. Previo al corte de nivelación, se utilizó un rodillo humedecido con glifosato al 10%, evitando así la pulverización del herbicida sobre las plantas del experimento. La mayor cobertura vegetal y ocupación de espacios determinó que los controles de maleza posteriores se realizaran únicamente de forma manual. Como parte de las actividades de mantemiento se realizaron reposiciones de fallas. Si bien, el método de plantación de mudas en detrimento de la siembra de semillas favorece un rápido establecimiento y disminuye las pérdidas de plantas. Previo al establecimiento de las plantas, se detectaron la desaparición completa de plantas en zonas dispersas del ensayo. Posteriormente, se detectó en una de las parcelas plantas adultas que comenzaron a secarse macollos periféricos, y progresivamente se fue secando toda la planta. Luego de culminadas las actividades de este ensayo se detectó la presencia de isocas (*Diloboderus abderus*), probablemente el agente causal de las pérdidas visualizadas.

3.1.4. Mediciones y evaluaciones realizadas

Para la evaluación del rendimiento se realizaron cortes prefijados cada 42 días, dejando remanentes de 5 cm con tijeras. Las parcelas (unidades

experimentales) constaron de 16 plantas a 30 cm de distancia entre ellas, de las cuales se cortaron las cuatro plantas centrales, lo que equivale a un área de 0.36 m^2. Luego de los cortes las muestras recolectadas se secaron a estufa a 60°C por 48 horas, para determinación del peso seco de plantas. Posteriormente se determinó el rendimiento, transformando el peso seco (g) de las muestras a $Kg.ha^{-1}$. Con este dato se calculó la tasa de crecimiento de forraje, teniendo en cuenta los días transcurridos desde el corte anterior (Cuadro No. 2).

A partir de las muestras secas se determinaron las tres fracciones morfológicas evaluadas, mediante separación manual de láminas, de tallos y vainas y de restos secos. La determinación de las fracciones se realizó mediante la relación entre el peso seco de cada fracción con el peso seco total.

Por último, se realizó conteo de plantas muertas, iniciando los registros en abril previo al último corte, volviendo a contabilizar plantas en los meses de junio, octubre y noviembre (Cuadro No. 2). La mortandad de plantas se determinó como porcentaje, contabilizando las plantas faltantes por parcela y se determinó en relación a las 16 plantas iniciales presentes en la unidad experimental.

Cuadro No. 2. Calendario de actividades realizadas

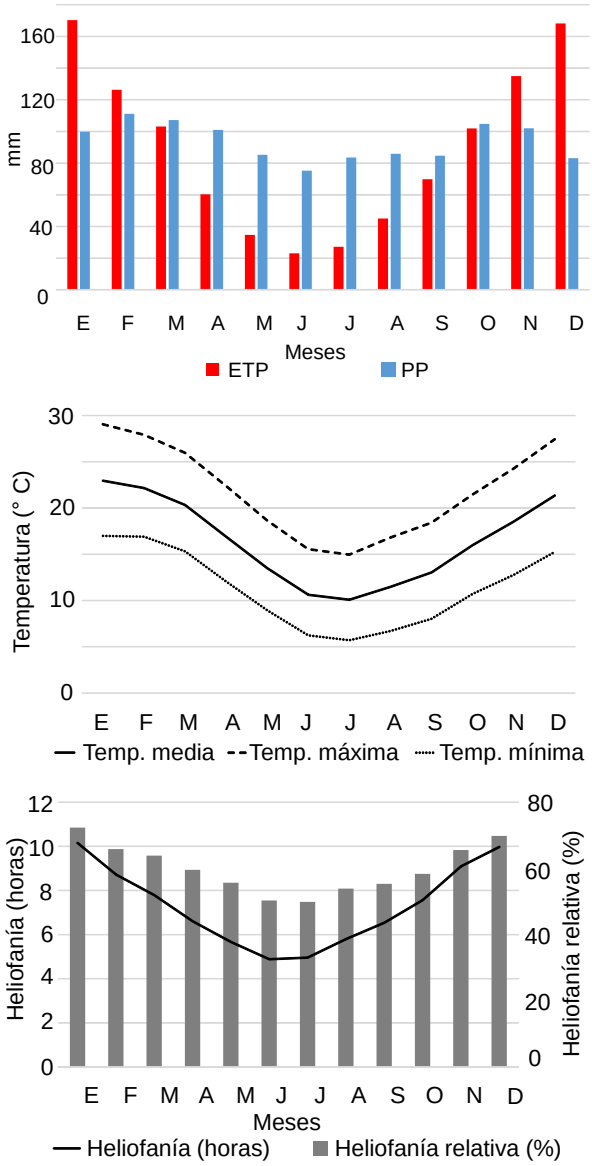
Instalación del ensayo			
Trasplante de plantas a campo			14/10/2015
Instalación de estructuras de sombra			03/11/2015
Fechas de corte		Conteos de plantas muertas	
No. corte	Fecha	No. conteo	Fecha
Corte de nivelación	14/12/2015	1er. conteo	12/04/2016
1er. corte	26/01/2016	2do. conteo	07/06/2016
2do. corte	07/03/2016	3er. conteo	17/10/2016
3er. corte	22/04/2016	4to. conteo	18/11/2016

3.2. VARIABLES CLIMÁTICAS

3.2.1. Condiciones climáticas durante el periodo experimental

Para el análisis de los datos climáticos, se recurrió a la base de datos del portal agroclimático de INIA, recabados en la estación meteorológica de INIA Las Brujas, localizada en Ruta 48 Km. 10 (INIA. GRAS, 2018). La estación experimental INIA Las Brujas se ubica a 25 Km del ensayo, y la base de datos históricos para las variables de interés abarca el periodo 1972-2016 (Figura No. 2). También se caracterizó el estado del tiempo con datos cedidos por la estación agro-meteorológica de Facultad de Agronomía ubicada en el mismo predio del ensayo (Figura No. 3). Los datos recabados en esta última fueron de precipitaciones, temperaturas, máximas, mínimas y medias diarias comprendidas

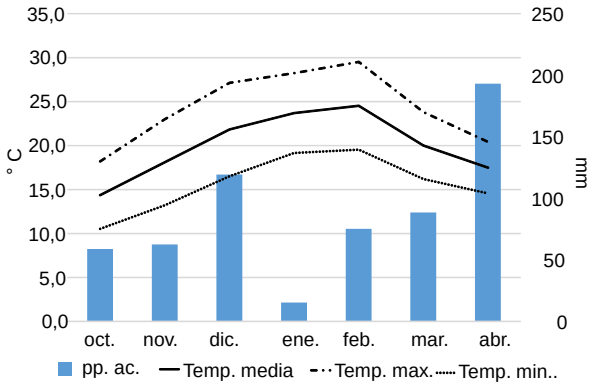
en el periodo 1/10/2015 al 30/04/2016, que comprende desde la instalación del ensayo hasta el último corte.



Precipitaciones (PP), evapotranspiración potencial (ETP) en mm (a); temperaturas (temp.) media, mínima y máxima en ° C (b); heliofanía en horas y relativa como porcentaje del máximo astronómicamente posible (c). Promedios mensuales para el periodo 1972 – 2006.

Figura No. 2. Caracterización climática según registros históricos

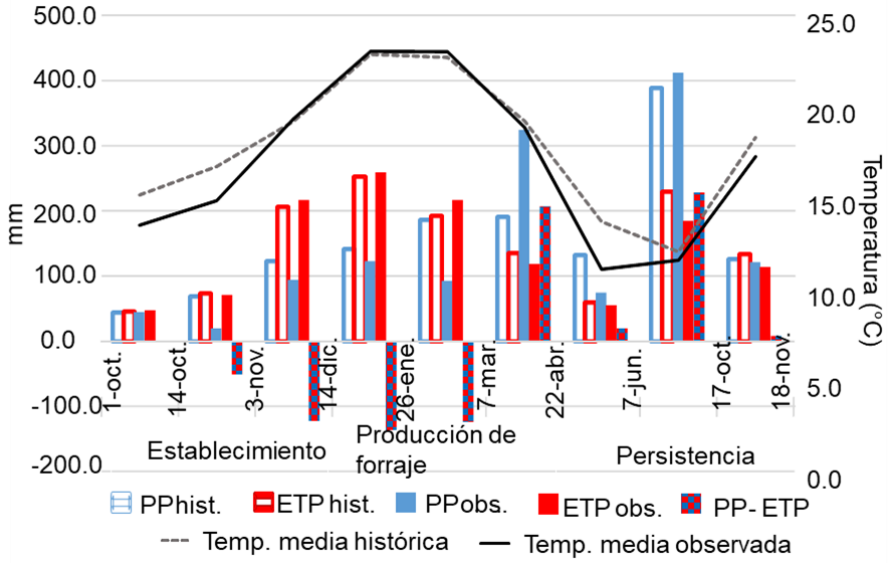
Fuente: elaborado en base a INIA. GRAS (2018).



Temperaturas (temp.) media, máxima y mínima promedio y precipitaciones acumuladas mensuales desde la instalación del ensayo.

Figura No. 3. Temperaturas y precipitaciones acumuladas para el periodo de evaluación de crecimiento

Fuente: elaborado en base a UdelaR. FA (s.f.).

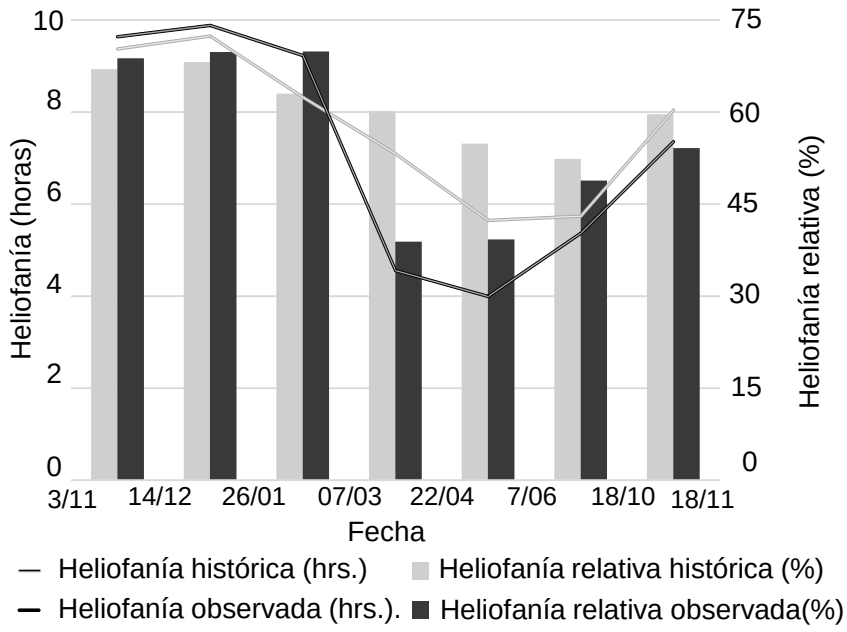


Precipitación (PP), evapotranspiración (ETP), temperatura promedio diaria (temp. media) registradas (obs.) para las distintas etapas del ensayo y valores esperados según registros históricos (hist.).

Figura No. 4. Comparación de variables climáticas registradas durante el periodo experimental con los registros históricos

Fuente: elaborado en base a INIA. GRAS (2018).

Durante la época de evaluación de la acumulación de forraje, se constataron dos periodos contrastantes del punto de vista hídrico. Desde la instalación de las estructuras de sombra hasta el momento donde se realizó el segundo corte se evidenció un balance negativo entre precipitaciones y la demanda atmosférica. Lo cual fue más crítico en el mes de febrero, entre el primer y segundo corte, cuando las precipitaciones registradas representaron un 49,2 % de la media histórica para el periodo. En contraposición, durante el periodo entre segundo y tercer corte se registró un exceso de precipitaciones, donde se acumularon 130 mm por encima de la media histórica para dicho periodo. Las temperaturas registradas durante la estación estival fueron iguales a las temperaturas medias históricas, sin embargo, se registraron menores temperaturas medias diarias inferiores tanto en los últimos días de la primavera 2015 al igual que en el tiempo transcurrido entre el 22/04/2016 hasta el último conteo de plantas muertas, con diferencias que oscilaron entre 0,4 y 2,6 °C para estos periodos (Figura No. 4).



Promedios diarios de los valores de heliofanía absoluta medidos en horas y los valores esperados según registros históricos para el periodo, heliofanía relativa como porcentaje del máximo astronómicamente posible y los valores esperados según los registros históricos.

Figura No. 5. Comparación de registros de heliofanía con los registros históricos

Fuente: elaborado con base en INIA. GRAS (2018).

Desde marzo hasta junio, periodo que abarca desde el segundo corte hasta el segundo conteo de plantas muertas, se constató un periodo de alta nubosidad. Se registraron 2,5 horas diarias menos de cielo despejado en el periodo comprendido entre el segundo y tercer corte. Entre el último corte y el segundo conteo de plantas muertas la reducción fue de 1,7 horas diarias promedio en relación al promedio diario histórico. En este último periodo, la heliofanía relativa fue cercana al 40 % de las horas de sol astronómicamente posibles. En total en este periodo se registraron 40 días donde la heliofanía relativa se mantuvo en valores menores o iguales al 25 %. De los cuales en el periodo entre cortes (7/03 al 22/04) constataron 20 días con 2 horas o menos de cielo despejado, mientras que entre el 22/04 y 7/06 un 58 % de los días no superaron las 3 horas diarias de radiación directa.

3.2.2. Medición de las condiciones lumínicas

Las condiciones lumínicas bajo las estructuras de sombra se midieron en dos oportunidades. En primera instancia con un espectroradiómetro portable Spectri-Light III-ILT 950, realizada el 16/02/2016 próximo a las 13:00. Con este instrumento se llevó a cabo la determinación del espectro de radiación incidente tanto bajo las estructuras de sombra como en las parcelas sin mallas. Posteriormente se realizaron mediciones de la radiación fotosintéticamente activa (PAR), realizadas mediante Ceptómetro AccuPAR LP-80 (Decagon Device Inc., USA) con resolución de 1 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$ y rango PAR 0 a 2500 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$, la cual se llevó a cabo el día 18/08/2016 a las 15:00. En ambos casos las mediciones se realizaron en condiciones de cielo despejado.

Con el espectroradiómetro se pueden obtener mediciones de la densidad de flujo de fotones en longitudes de onda específicas con apreciaciones de 1 nm de longitud de onda. La determinación de la relación entre la densidad de fotones en el rojo y el rojo lejano (R/RL), se realizó en base a dos metodologías, como la proporción entre fotones de 670 nm para rojo y 730 nm para rojo lejano (Varella et al., 2009) y los que se encuentran entre 660 a 670 nm y 725 a 735 nm, respectivamente (Franklin, 2008).

3.3. DISEÑO Y ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para el análisis de datos se planteó un Diseño de Bloques Completos al Azar con Parcelas Divididas. Donde la parcela mayor fueron los niveles de sombra y la parcela menor las tres especies. En cada bloque fueron aleatorizados los tres niveles de sombra, y dentro de cada nivel de sombra fueron aleatorizadas 3 parcelas con 16 plantas por especie constituyendo la unidad experimental.

Para las variables rendimiento, tasa de crecimiento y composición morfológica el modelo planteado fue de Parcelas Divididas con medidas repetidas en el tiempo, según:

$$Y_{ijkl} = \mu + \beta_i + S_j + \delta_{ij} + E_k + C_l + (SEC)_{jkl} + (SE)_{jk} + (SC)_{jl} + (EC)_{kl} + \varepsilon_{ijkl}$$

Donde;

Y: es la variable dependiente, rendimiento, tasa de crecimiento, porcentaje de láminas, porcentaje de tallos y vainas y porcentaje de restos secos.

μ: es la media poblacional.

β_i: es el efecto del i-ésimo bloque (i = 1, 2, 3, y 4).

S_j: es el efecto del j-ésimo nivel de sombra (j= 1, 2, 3; dados por sol pleno, sombra moderada y sombra densa).

δ_{ij}: es el efecto de Parcela mayor.

E_k: es el efecto de la k-ésima especie (k= 1, 2, 3; dados por *P. dilatatum*, *P. notatum* y *P. umbrosum*).

C_l: es el efecto de la l-ésima fecha de corte (l= 1, 2, 3)

SEC, SE, SC y EC: son los efectos de las diferentes interacciones entre variables.

ε_{ijkl}: es el error experimental o residual.

Para el caso del porcentaje de plantas muertas, el modelo utilizado fue de Bloques Completos al Azar con Parcelas Divididas. En este caso se analizaron de forma independiente los datos para cada fecha de conteo.

$$Y_{ijk} = \mu + \beta_i + S_j + \delta_{ij} + E_k + (SE)_{jk} + \varepsilon_{ijk}$$

Donde;

Y: es la variable dependiente, porcentaje de plantas muertas para cada fecha de conteo.

μ: es la media poblacional.

β_i: es el efecto del i-ésimo bloque (i = 1, 2, 3, y 4).

S_j: es el efecto del j-ésimo nivel de sombra (j= 1, 2, 3; dados por sol pleno, sombra moderada y sombra densa).

δ_{ij}: es el efecto de Parcela mayor.

E_k: es el efecto de la k-ésima especie (k= 1, 2, 3; dados por *P. dilatatum*, *P. notatum* y *P. umbrosum*).

SE: es el efecto de la interacción entre niveles de sombra y las especies.

ε_{ijkl}: es el error experimental o residual.

El análisis de datos se llevó a cabo mediante el software R (R Core Team, 2015). En el caso de las variables, rendimiento y tasa de crecimiento, para

cumplir con los parámetros de normalidad fue necesario hacer transformaciones de datos que en ambos casos se recurrió a la raíz cuadrada de la variable.

Para el análisis de las condiciones lumínicas se utilizó un diseño de Bloques Completos al Azar, con el siguiente modelo:

$Y_{ij} = \mu + \beta_i + S_j + \varepsilon_{ij}$

Donde;

Y: es la variable dependiente, densidad de flujo y relación R/RL.

μ: es la media poblacional.

β_i: es el efecto del i-ésimo bloque (i = 1, 2, 3, y 4).

S_j: es el efecto del j-ésimo nivel de sombra (j= 1, 2, 3; dados por sol pleno, sombra moderada y sombra densa).

ε_{ijkl}: es el error experimental o residual.

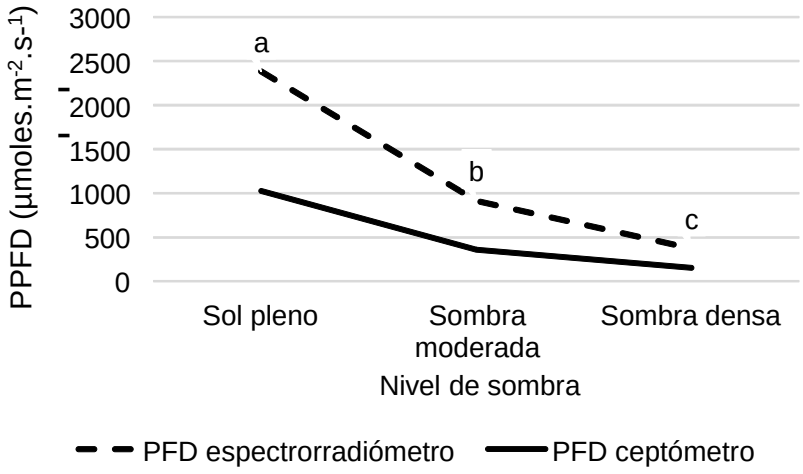
4. RESULTADOS

4.1. MEDICIONES DE LUZ

Cuadro No. 3. Resumen de los ANAVA para las condiciones del ambiente lumínico

Instrumento	Variable (rango λ en nm)	Nivel de sombra		Bloques	
		p valor		p valor	
Espectro-radiómetro	PAR (400 – 700)	<0.001	***	0.180	ns
	Rojo (660 – 670)	0.002	***	0.204	ns
	Rojo lejano (725 – 735)	0.004	***	0.267	ns
	R/RL (660 – 670 / 725 – 735)	0.015	***	0.393	ns
	Rojo (660)	0.002	***	0.190	ns
	Rojo lejano (725)	0.002	***	0.202	ns
	R/RL (660 / 725)	0.145	ns	0.750	ns
Ceptómetro	PAR (400 – 700)	<0.001	***	0.153	ns
	% de Intercepción	<0.001	***	0.860	ns

Valores de P obtenidos (p valor) en los análisis de varianza realizados para las variables: densidad de flujo de fotones, fotosintéticamente activos (PAR), en el rojo, rojo lejano y su relación. λ, longitud de onda; ***, indica efecto significativo (P<0.05); ns, efecto no significativo (P>0,05).



Densidad de flujo de fotones, dentro del rango PAR (PFD) medida con ceptómetro y espectroradiómetro según niveles de sombra impuesta por mallas de 50 % (Sombra moderada) y 80% (Sombra densa) nominal y pleno sol, letras diferentes implican diferencias significativas entre niveles de sombra (P<0,05).

Figura No. 6. Densidad de flujo de fotones (PAR) según nivel de sombra

Las mallas presentaron efecto significativo (P<0,05), en la reducción de la radiación fotosintéticamente activa para ambos niveles de sombra y en las mediciones con ambos instrumentos. En lo referente a los parámetros de calidad de luz, hay efecto de las mallas en la densidad de flujo para rojo y rojo lejano en las longitudes de onda evaluadas, al igual que la relación rojo/rojo lejano comparando ambos parámetros en un rango de 10 nm (660 a 670 nm para R y 725 a 735 nm para RL, Cuadro No. 3).

Cuadro No. 4. Parámetros de calidad de luz para los niveles de sombra

Parámetro (Rango λ en nm)	Pleno sol	S. moderada	Sombra densa
		($\mu moles.m^{-2}.s^{-1}$)	
Rojo (660)	2.7 a	1.2 b	0.5 b
Rojo (660 – 670)	29.3 a	12.4 b	5.5 b
Rojo lejano (730)	1.7 a	0.8 b	0.4 b
Rojo lejano (725 – 735)	18.4 a	8.8 b	4.7 b
R/RL (660/730)	1.57 a	1.39 a	1.12 b
R/RL (660-670/725-735)	1.59 a	1.41 a	1.14 b

Densidad de flujo de fotones en el rojo y en el rojo lejano y la relación entre ambos, por rangos de longitud de onda (λ), según niveles de sombra. Letras diferentes implican diferencias significativas entre niveles de sombra (P<0,05).

En condiciones de sol pleno se registraron valores que oscilaron entre 2134 y 2636 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$ en verano (16/02/2016 con espectroradiómetro) y en invierno se registraron valores entre 975 y 1083 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$ (18/08/2016 con ceptómetro). Para los tres niveles de sombra los valores de PAR observados con espectroradiómetro más que duplicaron los valores observados con ceptómetro (Figura No. 6). Sin embargo, bajo sombra moderada la intercepción observada fue 61,7 % y 65,9 %, mientras que los valores de transmisión bajo sombra densa fueron 15,6 % y 15,0 %, para espectroradiómetro y ceptómetro respectivamente (Figura No. 6)

En términos de calidad de luz, bajo las mallas se determinó una disminución en la relación R/RL con el incremento en niveles de sombra. Sin embargo, se observaron diferencias significativas únicamente para el tratamiento de sombra densa (P<0.05). Cuando la relación entre rojo y rojo lejano se construyó sobre la base de los fotones que emiten dentro de un rango de 660 a 670 nm para el rojo y 725 a 735 nm para el rojo lejano, se obtuvieron valores de R/RL de 1,14 en sombra densa y 1,41 en sombra moderada comparado con 1,59 en la condición sin sombra. Al tomar como referencia los fotones que emiten en longitudes específicas (660 nm para rojo y 730 nm para rojo lejano), los valores de R/RL fueron muy similares, 1,12 en sombra densa, 1,39 para sombra moderada y 1,57 a pleno sol (Cuadro No. 4).

4.2. PESO SECO

4.2.1. Peso seco de planta

Cuadro No. 5. Análisis de varianza variable raíz de peso seco

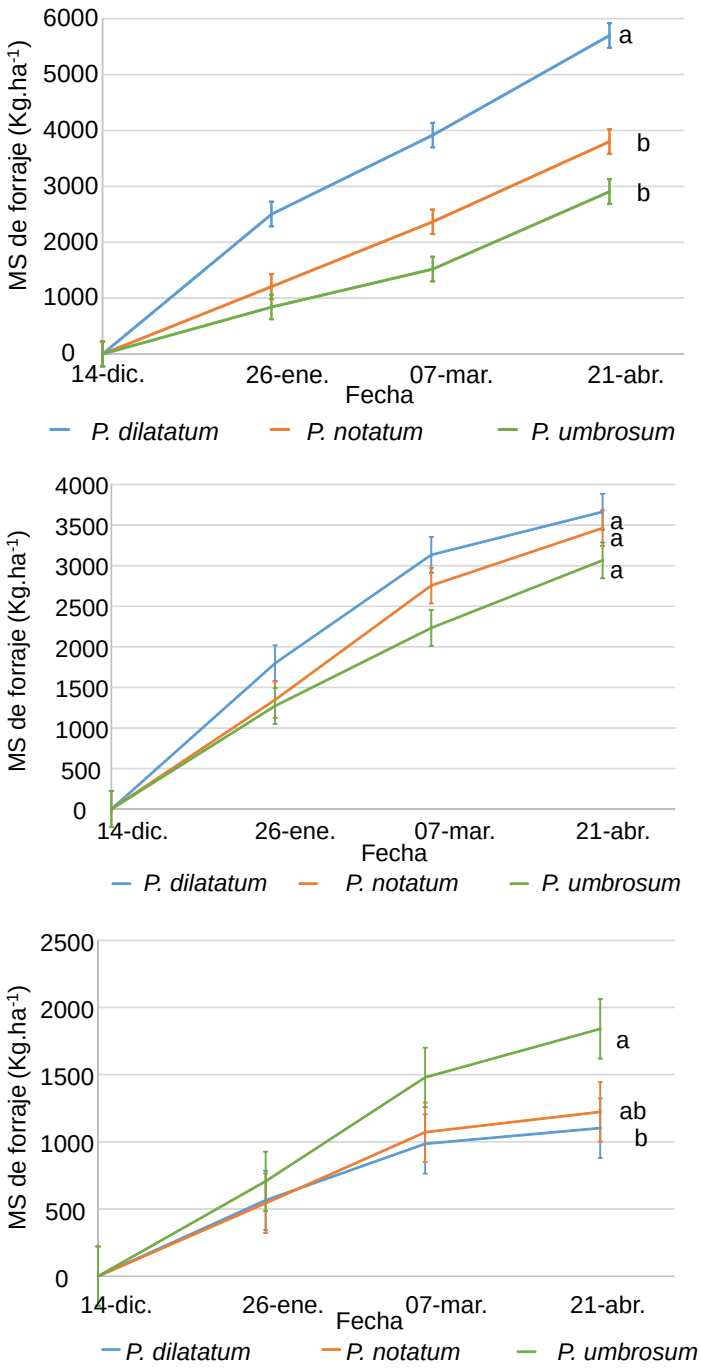
Fuente de variación	S.C.	C.M.E.	GL	Valor F	P-valor	
Bloque	102.72	34.24	3	1.210	0.384	ns
Niveles de sombra	779.95	389.98	2	13.779	0.006	***
Especies	165.51	82.76	2	2.924	0.060	ns
Fecha de corte	921.41	460.70	2	16.278	<0.001	***
Sombra*especie	1076.46	269.12	4	9.509	<0.001	***
Sombra*corte	1133.80	283.45	4	10.015	<0.001	***
Especie*corte	472.47	118.12	4	4.173	0.004	***
Sombra*especie*corte	131.72	16.46	8	0.582	0.790	ns

S.C., Suma de cuadrados; C.M.E., cuadrado medio del error; GL; grados de libertad; "***", indica que la fuente de variación presenta efectos significativos (P<0,05); "ns", indica que no presenta efecto significativo (P>0,05).

Cuadro No. 6. Rendimiento relativo según niveles de sombra

	Pleno sol		Sombra moderada		Sombra densa	
Especie	Rendimiento relativo (%)					
Paspalum dilatatum	100	a	62	a	18	b
Paspalum notatum	100	a	89	a	30	b
Paspalum umbrosum	100	a	107	a	63	a

Rendimiento acumulado de las especies en relación al rendimiento a pleno sol, ((Kg.ha^{-1} nivel de sombra / Kg.ha^{-1} sol pleno) * 100). Letras minúsculas diferentes, indican diferencias entre niveles de sombra para cada especie (P<0.05).



A) Pleno sol; B) Sombra moderada; C) sombra densa. Barras verticales representan error estándar, letras diferentes implican diferencias significativas (P<0,05).

Figura No. 7. Forraje acumulado para cada nivel de sombra desde corte de nivelación

En el primer corte se observaron mayores diferencias en producción de forraje entre las tres especies a sol pleno. *P. dilatatum* produjo el doble de forraje que *P. notatum* y el triple de forraje que *P. umbrosum.* Bajo sombra moderada, no se evidenciaron diferencias entre las tres especies en ninguna fecha de corte (P<0,05). Bajo sombra densa, *P. umbrosum* presentó mayor producción que las otras dos especies en la tercera fecha de corte. La acumulación de forraje en todo el periodo de evaluación (forraje acumulado del 14/12/2015 al 22/04/2016) a pleno sol de *P. notatum* y *P. umbrosum* representaron dos tercios y la mitad de la alcanzada por *P. dilatatum*. Bajo sombra densa, *Paspalum umbrosum*, pasa a ser la especie de mayor producción en el periodo, superando en un 70 % el de *P. dilatatum* (Figura No. 7).

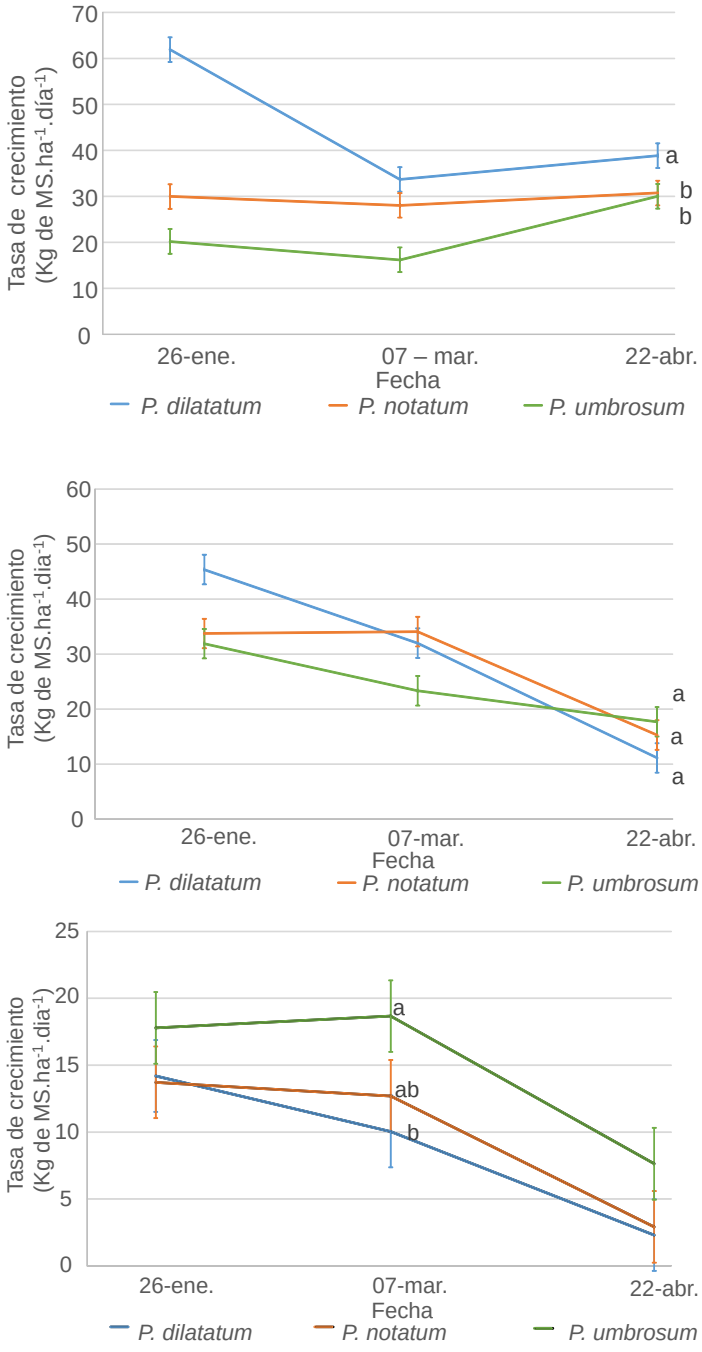
4.2.2. Tasa de crecimiento

Cuadro No. 7. Tasas de crecimiento según especie para cada nivel de sombra

	Sol pleno	Sombra moderada	Sombra densa
Especie	Kg ha^{-1} $día^{-1}$	Kg ha^{-1} $día^{-1}$	Kg ha^{-1} $día^{-1}$
Paspalum dilatatum	44,03 a	27,47 a	7,95 b
Paspalum notatum	29,57 a	26,88 a	8,96 b
Paspalum umbrosum	21,78 a	23,94 a	14,19 a

Los valores de tasa de crecimiento representan el promedio entre los tres cortes.
Letras minúsculas indican diferencias entre niveles de sombra para cada especie (P<0.05).

La tasa de crecimiento, al igual que el rendimiento, no evidenció efecto significativo de la triple interacción entre especies, niveles de sombra y fechas de corte (P>0,05). Sin embargo, el análisis de varianza mostró efecto significativo de las tres dobles interacciones posibles (P<0,05) (datos no mostrados). Tanto *P. dilatatum* como *P. notatum*, presentaron menor tasa de crecimiento en condiciones de sombra densa. *P. umbrosum*, en cambio, no presentó diferencias significativas entre niveles de sombra (Cuadro No. 7). En condiciones de sol pleno *P. dilatatum* fue la especie que presentó la mayor tasa de crecimiento, alcanzando 14,46 y 22,25 kg de MS.ha^{-1}.$día^{-1}$ más que *P. notatum* y *P. umbrosum* en promedio para los tres periodos de crecimiento. En condiciones de sombra moderada, no se detectaron diferencias significativas en las tasas de crecimiento entre las tres especies. Bajo sombra densa, *P. umbrosum* aunque casi duplica las tasas de crecimiento promedio de *P. notatum* y *P. dilatatum*, fue significativamente superior a *P. dilatatum* (P<0,05). En estas condiciones de elevada restricción lumínica, *P. umbrosum* presentó crecimientos a tasas de 14,19 +/- 6,69 kg de MS.ha^{-1}.$día^{-1}$, mientras que *P. notatum* 8,96 +/- 5,32 kg de MS.ha^{-1}.dia^{-1}, por su parte, *P. dilatatum* creció a tasas de 7,95 +/- 5.01 kg de MS.ha^{-1}.dia^{-1}.



A) Pleno sol; B) Sombra moderada; C) Sombra densa. Las barras verticales representan errores estándar y diferentes letras implican diferencias significativas entre especies (P<0,05).

Figura No. 8. Tasa de crecimiento según especie para cada nivel de sombra

Los niveles de sombra presentaron interacción significativa con las fechas de corte (P<0,05). En la tercera fecha de corte se evidenciaron menores tasas de crecimiento (P<0,05) bajo condiciones de sombra (para ambos niveles). Sin embargo, a pleno sol, la tasa de crecimiento del tercer corte no se diferencia significativamente de las tasas de crecimiento observadas en el primer y segundo corte. En estas mismas condiciones lumínicas (pleno sol) la tasa de crecimiento del primer corte fue superior a la del segundo corte (P<0,05). Mientras que en condiciones de sombra no se detectan diferencias significativas entre estos dos periodos (datos no mostrados).

En el periodo evaluado (Figura No. 8) la mayor tasa de crecimiento la expresó *P. dilatatum* en la primer fecha de corte (periodo comprendido entre el 14/12/2015 y el 26/01/2016), donde la especie creció a tasas de 61,9 kg de MS.ha^{-1}.día^{-1}. En este periodo, superó significativamente la tasa de crecimiento exhibido por las otras dos especies, duplicando la tasa de crecimiento de *P. notatum* y triplicando la tasa de *P. umbrosum*. Estas dos especies no se diferencian significativamente entre ellas (P<0,05). Las menores tasas de crecimiento se produjeron en el tercer corte bajo sombra densa en *P. dilatatum* (07/03/2016 a 22/04/2016) con 2,3 kg de MS.ha^{-1}.día^{-1} y *P. notatum* con 2,9 kg de MS.ha^{-1}.día^{-1}. *P. umbrosum* alcanzó niveles que superaron en más del doble en esa condición a las otras especies. A pleno sol, en las tres fechas de corte, *P. dilatatum* presentó mayor tasa de crecimiento, triplicando a *P. umbrosum* en el primer corte, duplicando su tasa en segundo corte y un 20 % superior en el último periodo de crecimiento evaluado. Bajo sombra moderada, la máxima y mínima tasa de crecimiento la exhibió *P. dilatatum* con 45.35 y 11.12 kg de MS.ha^{-1}.día^{-1} en la primera y tercera fecha de corte, respectivamente. Bajo sombra densa se registró un descenso de las tasas de crecimiento en el tercer corte para las tres especies. *P. umbrosum* superó la tasa de crecimiento de *P. dilatatum* y *P. notatum* en 3.59 y 4.06 kg de MS.ha^{-1}.día^{-1} en el primer corte. Las diferencias son mayores en el segundo corte incrementándose a 8,62 y 5,96 kg de MS.ha^{-1}.día^{-1}. Por un lado descendieron las tasas de crecimiento de *P. dilatatum* y *P. notatum*, no así la de *P. umbrosum* que se incrementó en 0,88 kg de MS.ha^{-1}.día^{-1}. En el último corte, si bien las tasas de crecimiento de *P. umbrosum* también descendieron casi a la mitad en relación a los períodos anteriores, los valores alcanzados en abril duplicaron a *P. notatum* y triplicaron los de *P. dilatatum*.

4.3. COMPOSICIÓN MORFOLÓGICA

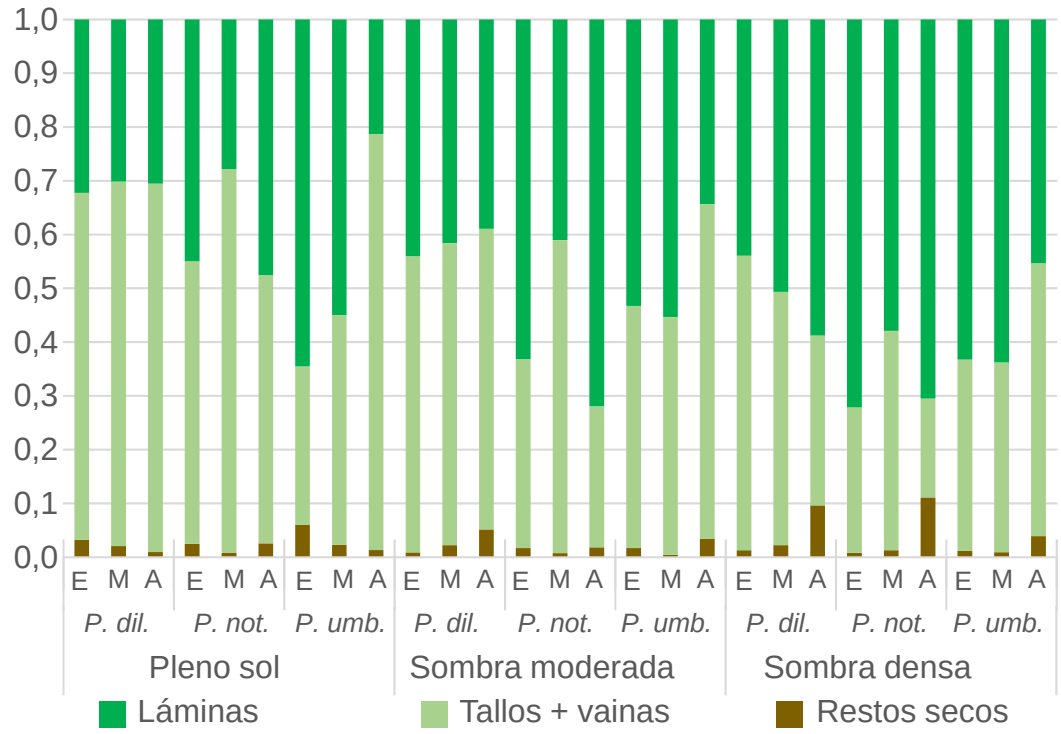
Cuadro No. 8. Resumen de los ANAVA para proporción de láminas, tallos y vainas, y restos secos

Fuente de variación	Láminas		Tallos y vainas		Restos secos	
	p-Valor		p-Valor		p-Valor	
Bloque	0.401	ns	0.468	ns	0.774	ns
Niveles de sombra	<0.001	***	<0.001	***	0.085	ns
Especie	<0.001	***	<0.001	***	0.463	ns
Fechas de corte	<0.001	***	<0.001	***	<0.001	***
Sombra*especie	<0.001	***	<0.001	***	0.061	ns
Sombra*corte	0.015	***	<0.001	***	<0.001	***
Especie*corte	<0.001	***	<0.001	***	0.074	ns
Sombra*especie*corte	0.003	***	0.014	***	0.249	ns

p-Valor, Valor de P; ns, efecto no significativo (P>0.05); ***, efecto significativo (P<0.05).

En lo que refiere a la composición morfológica, tanto la proporción de láminas como la proporción de tallos y vainas, presentan respuesta significativa a la triple interacción entre niveles de sombra, especies y fechas de corte. Sin embargo, la proporción de restos secos fue independiente de la especie y se explica únicamente por la interacción entre niveles de sombra y fechas de corte (Cuadro No. 8).

La proporción de restos secos, para todo el periodo de evaluación osciló entre 0,4% y 11%. En el corte realizado en enero, se determinó una menor presencia de restos secos bajo sombra densa y mayor proporción a pleno sol. En marzo no se detectaron diferencias significativas entre los tres niveles de sombra, mientras que en abril, la mayor proporción de restos secos fue observada bajo sombra densa (diferencias significativas con P<0.05). No se detectaron diferencias significativas a sol pleno y bajo sombra moderada entre las tres fechas de cortes, pero fue menor la proporción de restos secos observada en el tercer corte bajo sombra densa (P<0.05).



Proporción de la fracción (peso seco de la fracción/peso seco de la suma de fracciones), fechas de corte (E, 26 de enero; M, 7 de marzo; A, 22 de abril), especies (P dil, *P. dilatatum*; P. not, *P. notatum*; P. umb, *P. umbrosum*).

Figura No. 9. Proporción de láminas, tallos y vainas, y restos secos, según nivel de sombra, especie y fecha de corte

La proporción de láminas en *P. dilatatum*, en el primer corte, fue inferior a pleno sol que bajo sombra, sin detectarse diferencias significativas entre ambos niveles de sombra. Tanto en el segundo como en el tercer corte la mayor proporción de láminas fue observada en sombra densa y no se diferenciaron significativamente las proporciones observada a sol y sombra moderada ($P<0,05$). Sin embargo, en el promedio de las fechas de corte, se observa un incremento de la proporción de láminas a medida que aumentaba la restricción lumínica. En el caso de *P. notatum* se observó la misma tendencia en cuanto al promedio entre cortes. Sin embargo, tanto en enero como en abril, no se detectaron diferencias significativas entre ambas condiciones de sombra, pero con menor proporción de láminas en condiciones sin sombra ($P<0,05$). En marzo, la proporción de láminas incrementa a medida que aumenta la restricción lumínica con diferencias significativas entre los tres niveles de sombra ($P<0,05$). A diferencia de estas especies, *P. umbrosum* presentó en promedio, mayor proporción de láminas únicamente bajo sombra densa, sin detectarse diferencias entre pleno sol y sombra moderada. En enero, la menor proporción se observa

bajo sombra moderada y no se diferencian las proporciones en sombra densa y pleno sol. En el segundo corte, no se observaron diferencias entre los tres niveles de sombra; mientras que en abril, se registró un incremento del porcentaje de láminas con el aumento de la luminosidad (P<0,05, Figura No. 9).

La proporción de tallos y vainas en *P. dilatatum*, no presentó diferencias entre fechas de corte para ninguno de los niveles de sombra (Cuadro No. 8). En el caso de *P. notatum*, en los tres niveles de sombra la mayor proporción de tallos y vainas fue observada en el corte de marzo, sin diferencias significativas entre las proporciones registradas en enero y abril. Mientras que en *P. umbrosum*, la mayor proporción de tallos fue observada en abril, sin detectarse diferencias entre las proporciones observadas en enero y marzo, para los tres niveles de sombra (Figura No. 9).

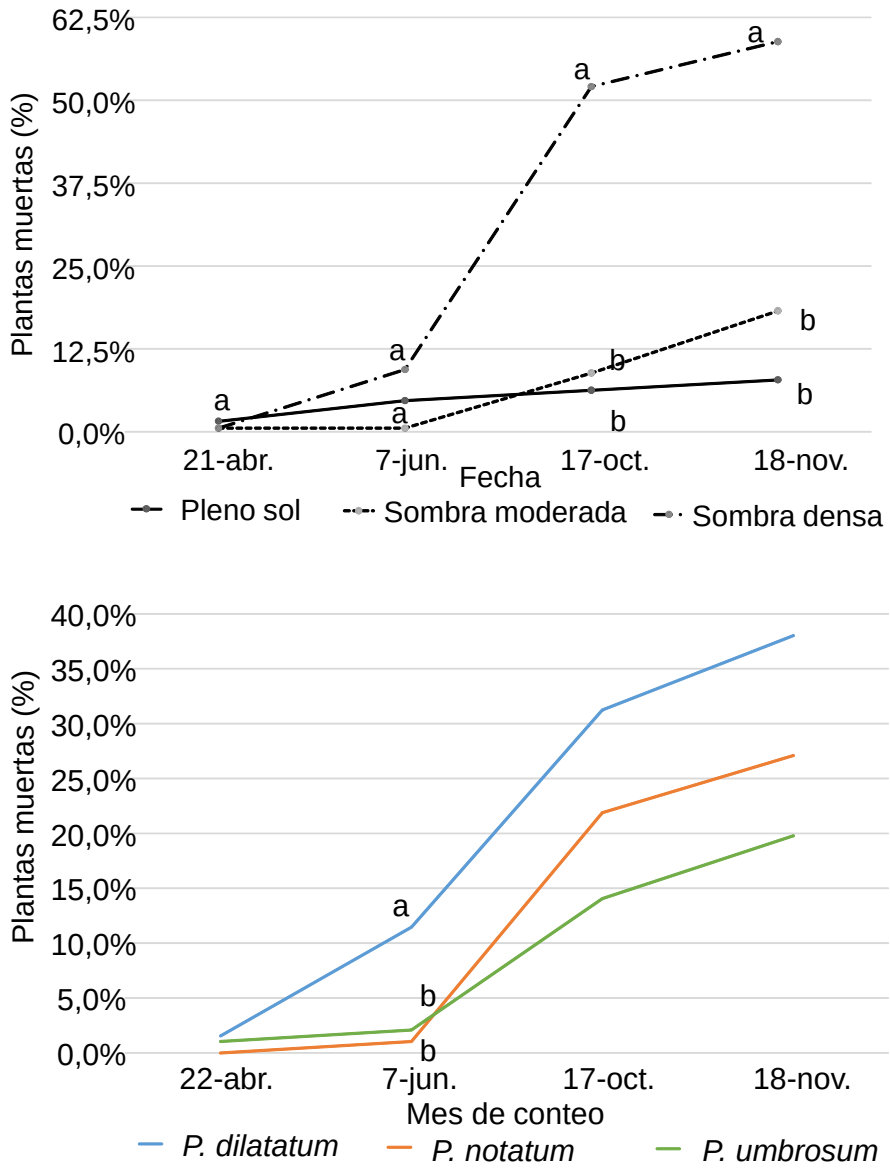
4.4. MORTANDAD DE PLANTAS

Cuadro No. 9. Resumen de los ANAVA para porcentaje de plantas muertas para cada fecha de conteo

	abril		junio		octubre		noviembre	
Fuente de variación	Pr(>F)		Pr(>F)		Pr(>F)		Pr(>F)	
Bloque	0.711	ns	0.797	ns	0.792	ns	0.684	ns
Nivel de sombra	0.751	ns	0.080	ns	0.005	***	0.001	***
Especies	0.272	ns	0.007	***	0.065	ns	0.064	ns
Sombra*especie	0.541	ns	0.305	ns	0.573	ns	0.418	ns

Valor de P (Pr(<F)) obtenido en los análisis de varianza realizados para porcentaje de plantas muertas; ns, efecto no significativo (P>0.05); ***, efectos significativos (P<0.05).

El porcentaje de plantas muertas fue evaluado para cada fecha de corte por separado. En abril no se observaron diferencias entre especies ni entre niveles de sombra. En junio, el porcentaje de plantas muertes presentó variaciones entre especies (Cuadro No. 9). *P. dilatatum*, registró mortalidad del 11% mientras que en *P. notatum* y *P. umbrosum* fue menor al 3% (Figura No. 10). En octubre y en noviembre la mortalidad fue afectada por el nivel de sombra (Cuadro No. 9). La mortalidad bajo sombra densa superó el 50% y fue menor al 10% a pleno sol. En noviembre bajo sombra moderada el porcentaje de plantas muertas fue poco menor del 20% (Figura No. 10).



Porcentaje de plantas muertas en eje vertical para cada fecha de conteo. Figura A), porcentaje de plantas muertas según nivel de sombra, letras minúsculas diferentes implican diferencias entre niveles de sombra para cada fecha de conteo (P<0,05). Figura B), porcentaje de plantas muertas registrado según especies letras minúsculas diferentes implican diferencias entre especies para cada fecha de conteo (P<0,05).

Figura No. 10. Porcentaje de plantas muertas según fecha de conteo

5. DISCUSIÓN

5.1. CONDICIONES LUMÍNICAS

Las mallas sombra fueron efectivas en la reducción de la luminosidad, generando tres claros niveles de radiación incidente sobre las gramíneas. Los valores de intercepción/transmisión de PAR observados fueron consistentes entre los equipos utilizados. Las diferencias entre los flujos se podrían explicar por los momentos del día y las estaciones en que se realizaron las mediciones. Próximo a horas del mediodía los rayos solares recibidos son más directos aumentando la inclinación al atardecer (Varella et al., 2011). Aunque el total de radiación diaria recibido en la estación estival es casi el doble de lo recibido en invierno (Peri et al. 2007, Feldhake y Belesky 2009), ambos instrumentos registran valores de mediciones instantáneas.

Se estima que en el local del ensayo el día 47 del año a las 13 hrs (16/02) se reciben 1096 $W.m^{-2}$ y el día 230 (18/08) a las 15 hrs se reciben 969 $W.m^{-2}$, en una superficie negra perpendicular a los rayos solares, para estos días los valores máximos de irradiancia solar global son 1099 y 1020 $W.m^{-2}$ (Cableizer Tools, s. f.). La radiación global (SI), corresponde al conjunto de radiación directa y difusa recibida en el espectro de radiación solar (300 a 3000 nm). La PAR es una proporción de este espectro, cuya relación con la irradiancia global se puede estandarizar en 0.5 (relación PAR/SI, Weiss y Norman 1985, Wilson y Ludlow 1991a). Meek et al. (1984), sugieren un factor de 2.03 µmoles de PAR por cada joule recibido. En función de estas estimaciones los valores recibidos de PAR serían de 2225 a 2504 $\mu moles.m^{-2}.s^{-1}$ (16/02) y 1967 a 2214 $\mu moles.m^{-2}.s^{-1}$ (18/08), según la estimación usada, con máximos diarios de 2511 y 2330 $\mu moles.m^{-2}.s^{-1}$, respectivamente para estos días. Esto lleva a pensar que hubo una sobreestimación de los valores obtenidos con espectroradiómetro. Sin embargo, los porcentajes de intercepción calculados para cada nivel de sombra fueron muy similares entre ambos instrumentos (Figura No. 6).

En cuanto a la calidad de luz bajo las mallas, la reducción de la relación R/RL observada bajo condiciones de sombra densa (Cuadro No. 4), difiere de lo reportado en otros trabajos con mallas negras (Thompson y Harper 1988, Wong y Wilson 1980, Wong y Stür 1996, Varella et al. 2011). Los valores obtenidos tanto a pleno sol como en condiciones de sombra moderada son bastante más elevados que los valores reportados por otros autores en condiciones sin sombra (Peri et al. 2007, Varella et al. 2011). Bajo sombra natural (dosel arbóreo) se reportan valores de R/RL menores a 1 (Varella et al. 2011, Rodrigues et al. 2014), mientras que en condiciones de cielo abierto se reportan valores de 1,15 y 1,2 (Smith 1982, Deregibus et al. 1985). En base a esta información, no queda claro el efecto de las mallas respecto a la calidad de luz. Si bien se observa una reducción de la relación R/RL, valores de 1,14 y 1,12 registrados bajo sombra

densa (Cuadro No. 4), son similares a los reportados para condiciones de sol pleno. Esto podría indicar una sobreestimación de los valores observados para calidad tanto bajo mallas como a sol pleno. Además, no es posible afirmar que los valores de R/RL observados bajo sombra serían suficientemente bajos como para inducir una respuesta biológica.

Los valores de intercepción observados bajo sombra moderada (Figura No. 6), son similares a los reportados en Queensland (latitud 43° S) en meses invernales bajo densidades de 237 árboles.ha^{-1} (Wilson et al., 1990). En este mismo trabajo, en la estación estival, los valores de transmisión al sotobosque cuando los rayos presentan menor inclinación oscilan entre 45 y 70 %. Bajo sombra densa se observan valores de densidad de flujo inferiores a reportados en plantaciones de *Eucalyptus grandis* bajo marcos silvopastoriles en Minas Gerais (Rodrigues et al., 2014), y muy inferiores a los reportados para *Pinus radiata* (Peri et al., 2007, Cuadro No. 1). Esto implica que las condiciones impuestas en sombra densa son aún más restrictivas que las reportadas para plantaciones con fines silvopastoriles. En el caso de las mallas de 50 % de sombra nominal, se asemejan a algunos de los marcos de plantación reportados. Pero son más restrictivas que otras situaciones diseñadas para permitir el pasaje de mayor cantidad de luz al sotobosque. Lo cual impuso condiciones de crecimiento bajo sombra muy restrictivas en cuanto a la intensidad lumínica.

5.2. PESO SECO

5.2.1. Rendimiento

El rendimiento en las condiciones evaluadas presentó dos tipos de respuestas, según la especie. Por un lado, *P. dilatatum* y *P. notatum*, registraron un descenso del rendimiento bajo sombra densa, mientras que *P. umbrosum*, no varió significativamente entre niveles de sombra (Figura No. 7). Sin embargo, en condiciones de sombra moderada la reducción no es tan marcada para estas especies. El comportamiento de *P. umbrosum* ha sido reportado para otras especies del género *Paspalum*. En Brasil, *P. regnellii*, presentó producciones de materia seca similares bajo sombra densa a los alcanzados sin sombra (Varella et al. 2009, Barro 2011, Barro et al. 2012). Lo mismo se ha observado para *P. atratum* en Missouri (EE.UU.) en la producción de biomasa total, que incluye el material radicular (Pang et al., 2019). Por otra parte, *P. dilatatum* y *P. notatum* han mostrado reducciones marcadas de rendimiento en condiciones de sombra severa. Stür (1991), reporta una reducción de 73 % del rendimiento por maceta de *P. dilatatum* bajo sombra densa (80 % sombra nominal) en relación al rendimiento observado en condiciones de alta luminosidad. Barro et al. (2012), también reportan reducciones del rendimiento para ambas especies, en el Sur de Brasil, en este caso, el rendimiento se redujo un 18 % comparado a la situación de sol pleno.

En condiciones lumínicas menos restrictivas los resultados no han sido tan consistentes. Los rendimientos relativos observados para *P. notatum* bajo sombra moderada son similares a los reportados por Stür (1991). Sin embargo, existen diversos estudios que reportan incrementos del rendimiento para esta especie bajo sombra moderada. Si bien, bajo sombra moderada *P. notatum* acumuló 3463 kg.ha^{-1} de MS (Figura No. 7), resultado muy similar a los reportados por Wilson et al. (1990) bajo *Eucalyptus grandis*, sin embargo, este autor registró un incremento de 900 kg.ha^{-1} en relación a las condiciones sin sombra. Bajo mallas, en condiciones de sombra moderada, se han reportado incrementos del 12 % en relación a sin sombra, para el promedio de dos años de evaluación, tanto para *P. dilatatum* como para *P. notatum* (Barro et al., 2012). Estos resultados se observaron en condiciones menos restrictivas del punto de vista lumínico, reportan 45 % de transmisión bajo sombra moderada, y los cortes realizados dejando 10 y 15 cm de forraje remanente. Esto puede implicar que al presentar mayor área foliar remanente, las plantas presenten mayor disponibilidad de reservas para el rebrote. Bajo condiciones de sombra no tan intensas, otros factores pueden estar limitando el crecimiento de las pasturas. En condiciones de sombra, se puede reducir la demanda hídrica generando condiciones más apropiadas para el crecimiento. En este sentido, Barro et al. (2012), atribuyen la mejora del rendimiento bajo sombra al hecho que las condiciones hídricas fueron restrictivas. Esto podría indicar que existe interacción en la respuesta a condiciones de sombra y la regulación hídrica de estas especies. Esto podría estar por detrás del mejor comportamiento de *P. umbrosum* y el mantenimiento de la producción en condiciones de sombra moderada en este estudio (Figura No. 8, Cuadro No. 6).

Los rendimientos alcanzados por *P. dilatatum* a pleno sol fueron inferiores a los esperados en base a otros trabajos realizados en la especie. En particular, un trabajo realizado con la misma metodología experimental (diseño de unidades experimentales, frecuencia y altura de cortes) donde se evaluaron 15 genotipos de la especie (Quintans Rezk, 2013). Quintans Rezk (2013) reportó rendimientos de 10000 kg.ha^{-1} en promedio para los 15 genotipos, superando ampliamente al rendimiento observado a pleno sol (Figura No. 7). Estas diferencias podrían explicarse principalmente por el periodo más extendido de evaluación realizado por el autor, además de tratarse de una pastura de segunda año. En dicho trabajo se incluyeron dos cortes adicionales en la estación primaveral. Esta especie presenta alto aporte de forraje en estación primaveral (Quintans Rezk 2013, Saldanha et al. 2017). Los rendimientos reportados por Barro et al. (2012), tanto para *P. dilatatum* como para *P. notatum* y en todos los niveles de sombra también son superiores a los de este trabajo (Figura No. 7). En ambos trabajos se utilizaron periodos de evaluación similares. Sin embargo, Quintans Rezk (2013), reportó promedios de 4250 a 6100 Kg.ha^{-1} según genotipo para el periodo estival. Valores muy similares a los observados en *P. dilatatum* a

pleno sol (Figura No. 7), indicando que el corto periodo de evaluación explicaría la no expresión del rendimiento esperado.

5.2.2. Tasa de crecimiento

La evaluación de la tasa de crecimiento surge como respuesta a los bajos rendimientos observados. Las respuestas a sombra de la tasa de crecimiento no difieren de lo observado para rendimiento, como era de esperarse, al mantener la frecuencia de los cortes. Las tasas de crecimiento observadas a pleno sol para *P. dilatatum* (Cuadro No. 7) fueron más consistentes con las reportadas por Quintans Rezk (2013), para la estación estival. Este autor reportó 4750 $kg.ha^{-1}$ de MS acumulada desde el 21/12 al 23/03 como media para los 15 genotipos de la especie, con tasas de crecimiento de 31 y 55 $kg.ha^{-1}.dia^{-1}$ (media según fechas de corte).

En condiciones de sombra se han reportado descensos no lineales de la tasa de crecimiento a medida que se incrementa la restricción lumínica, siendo más marcado al pasar de 30 % al 10 % de la radiación incidente que de 100 % a 30 % (Ludlow et al., 1974). Esto se observa en la tasa de crecimiento de *P. dilatatum* y de *P. notatum* que muestran gran depresión de su tasa de crecimiento en condiciones de sombra densa respecto tanto a sol pleno como a sombra moderada (Cuadro No. 7). Por su parte, el comportamiento de *P. umbrosum* difiere de esta situación, con 31,87 $kg.ha^{-1}.dia^{-1}$ bajo sombra moderada en la primer fecha de corte (14/12 al 26/01) y 18,67 $kg.ha^{-1}.dia^{-1}$ bajo sombra densa en la segunda fecha de corte (26/01 al 7/03), que en ambos casos fueron los máximos valores alcanzados por *P. umbrosum* en ambos niveles de sombra (Figura No. 8). Estos resultados son similares a los reportados para *Urochloa decumbens* que presentó la máxima tasa de crecimiento a 9 m de distancia de la fila de plantación (situación de sombra) y la mínima tasa a 1 m de distancia de los fustes, con valores de 30 $kg.ha^{-1}.dia^{-1}$ y 18 $kg.ha^{-1}.dia^{-1}$ respectivamente (Paciullo et al., 2012).

La tasa de crecimiento observada presentó variaciones entre fechas de corte según niveles de sombra. Las menores tasas de crecimiento a pleno sol se observaron en el segundo corte, mientras que bajo sombra (ambos niveles) se expresaron en abril. Con descensos muy marcados en las tasas de crecimiento de *P. dilatatum* y *P. notatum* tanto en sombra moderada como en sombra densa en este último corte (Figura No. 8). La marcada influencia de la intensidad de luz en la fotosíntesis y en la respiración, por tanto en el balance de carbono (Naumburg et al., 2001), determina que en sombra densa los bajos niveles de radiación y asimilación sean una limitante para el crecimiento (Barro et al., 2012). La respuesta productiva a sombra será entonces función de su mínima capacidad fotosintética que permita un balance de carbono positivo (Wilson y Ludlow, 1991a). Naumburg et al. (2001), pudieron determinar que las diferencias en asimilación entre niveles de sombra estaban correlacionadas con su distribución

natural en relación con la sombra. A esta menor asimilación dada por los niveles de sombra, se agrega el hecho que a medida que se prolonga el periodo de sombreado, desciende la productividad (Dodd et al., 2005). Esto explicaría el hecho que al tercer corte, además de la reducción de la radiación impuesta por las mallas se agrega el mayor período de exposición a la sombra. Las plantas que ya están recibiendo menor cantidad de luz y con defoliaciones previas; al tiempo cero del rebrote dependen del balance de carbono previo para lograr el rebrote y recuperar la capacidad fotosintética para volver a un balance de carbono positivo. Más aún, teniendo en cuenta que desde el 7/03 al 12/04 fue inusualmente baja la heliofanía observada (Figura No. 5). La nubosidad al reducir la densidad de flujo recibida en superficie (Peri et al., 2007), sumado al efecto de reducción de la intensidad de luz dado por las mallas, posiblemente generaron un microambiente lumínico altamente restrictivo en este periodo. Esto le aporta relevancia al hecho que la tasa de crecimiento del tercer corte para *P. umbrosum* duplicara las tasas de crecimiento de *P. dilatatum* y de *P. notatum*.

Varios autores han reportado que en condiciones de sombra moderada se mejora la performance productiva de algunas especies C4 obteniendo un mayor rendimiento que en condiciones de sol. Lo cual también se ha reportado particularmente para *P. dilatatum* y *P. notatum*, tanto bajo condiciones de sombra natural, bajo árboles (Wilson et al., 1990) como bajo sombra artificial (Varella et al. 2009, Barro 2011, Barro et al. 2012). Estas mejoras del nivel productivo bajo sombra se asocian a la deficiencia de algún otro factor de crecimiento, como pueden ser condiciones conjuntas de escasas precipitaciones y altas temperaturas. El factor hídrico por ejemplo, ha sido destacado en la producción forrajera como factor limitante (Naumburg et al. 2001, Saldanha et al. 2017, Pang et al. 2019) conjuntamente con otros factores como la disponibilidad de nitrógeno (Naumburg et al., 2001). La temperatura media registrada para el periodo fue similar a la temperatura media diaria histórica (Figura No. 4). Sin embargo, durante el primer y segundo corte se registraron precipitaciones acumuladas por debajo de la evapotranspiración para el periodo, especialmente durante el mes de febrero cuando las precipitaciones registraron la mitad del volumen histórico para el periodo (Figura No. 4). En consecuencia, se observa una menor tasa de crecimiento en el segundo corte (26/01 al 7/03) a pleno sol, diferencia que no fue observada entre los cortes bajo sombra moderada y densa (Figura No. 8). En abril, cuando se levantaron las restricciones hídricas del suelo, las tasas de crecimiento a pleno sol se incrementaron en relación al segundo corte, algo que no ocurrió bajo sombra. Sin embargo, ni *P. dilatatum* ni *P. notatum* presentaron mayor rendimiento bajo sombra moderada que en condiciones de sol pleno, lo cual indica que los bajos niveles de radiación fueron los factores limitantes para estas especies. La excepción es *P. umbrosum* cuya tasa de crecimiento no se diferencia entre niveles de sombra, lo cual pone de manifiesto la tolerancia de la especie frente a bajos niveles de radiación.

La estructura del área foliar, y por tanto la biomasa aérea es dependiente de la población de macollos, al mismo tiempo que la tasa de macollaje depende de la intensidad y calidad de luz (Nabinger 1996, Nabinger y Carvalho 2009). En condiciones de sombra, se reduce el macollaje, tanto por efecto de la reducción de la PAR conjuntamente a una menor relación R/RL (Paciullo et al., 2012). Se ha reportado que el número de macollos desciende cuando la PAR es menor al 60% en condiciones de sombra artificial (Wong et al., 1985). También bajo sombra natural, el número de macollos en las proximidades al fuste era menor que en condiciones de sol pleno, lo que fue atribuido a la reducción en conjunto de la PAR y una menor relación entre rojo y rojo lejano (Paciullo et al., 2012). Cuando en la base de macollos se detecta una menor relación R/RL, se reduce la iniciación de macollos (Casal et al. 1986, Monaco y Briske 2001), pero también se genera un menor número de macollos cuando el ingreso de carbono es deficitario. En estas situaciones el poco carbono que ingresa, es destinado a los macollos ya desarrollados, en detrimento de macollos juveniles (Nabinger, 1996). En este trabajo, si bien no se evaluó el proceso de macollaje, se pudo observar que en condiciones de sombra densa las plantas presentaron menos macollos que bajo sombra moderada y a pleno sol, lo cual fue más evidente en el caso de *P. dilatatum* y *P. notatum*, principalmente en el último corte (datos no mostrados). Esta información es visible en la tasa de crecimiento del último periodo de evaluación donde estas dos especies presentaron tasas inferiores a 4 $kg.ha^{-1}.dia^{-1}$ (Figura No. 8). No se podría afirmar que en este caso una reducción en la población de macollos bajo sombra respondió a la menor relación R/RL o fue por el simple hecho que estas especies presentaron una muy baja asimilación dada la baja intensidad de radiación. Sin embargo, sí es evidente, que *P. umbrosum* presentó una mejor performance productiva en condiciones de sombra que *P. dilatatum* y *P. notatum*. A pesar de la reducción del crecimiento y rendimiento observado para *P. dilatatum* y *P. notatum* bajo sombra densa, presentaron buen desempeño productivo bajo sombra moderada. Aun cuando la restricción lumínica, con mallas que interceptaron más del 60% de la radiación incidente se combinó con periodos de elevada demanda atmosférica.

5.3. VARIABLES MORFOLÓGICAS

La proporción de láminas se ha relacionado con la calidad forrajera en gramíneas, especialmente en especies C4 (Zhang et al., 2010). Desde el punto de visto del consumo voluntario los animales, seleccionan una dieta con alto porcentaje de hojas (Stone 1994, Collins y Fritz 2007). La proporción de láminas varía entre especies y es muy afectada por el estado de madurez (Collins y Fritz 2007, Romero 2010). A medida que avanza el ciclo hacia el estado reproductivo, se incrementa la proporción de tallos. Por otra parte, en condiciones de sombra aumenta la relación parte aérea/raíz, con un incremento proporcional en la translocación de asimilados a órganos aéreos, lo que favorece una mayor

eficiencia en la intercepción de radiación (Ludlow et al. 1974, Wong et al. 1985, Samarakoon et al. 1990, Wilson y Ludlow 1991a).

En este trabajo, se pudo observar el efecto del incremento de la proporción de láminas en condiciones de sombra. Este incremento en *P. dilatatum* y *P. notatum* se produjo a medida que aumentaba la restricción lumínica, mientras que en *P. umbrosum* se observó únicamente en el nivel de sombra más restrictivo, sin detectarse diferencias significativas entre condiciones de sol pleno y sombra moderada. Sin bien, las condiciones climáticas pueden afectar la aparición y elongación de las hojas (Casal et al., 1985), existe concordancia que las gramíneas expuestas a sombra, incrementan proporción de láminas y descienden proporción de tallos (Ludlow et al. 1974, Wong et al. 1985, Wong 1991). Entre las respuestas a sombra más reportadas están el incremento de la proporción de parte aérea en detrimento del sistema radicular y el incremento del área específica foliar. Las condiciones restrictivas de luz determinan una respuesta morfológica que lleva a aumentar la exposición de órganos fotosintéticos a la reducida radiación disponible (Wong et al., 1985). Esta respuesta podría ser evidente solo a niveles de radiación muy restrictivos en *P. umbrosum*. Mientras la proporción de láminas en *P. dilatatum* y *P. notatum* se incrementan 20 y 26% de sol a sombra densa en *P. umbrosum* el incremento es de 10% en promedio de los tres cortes (Figura No. 9). Esto indicaría un menor esfuerzo de la especie para compensar su capacidad fotosintética a través de la mayor exposición de láminas a la luz. Esto está de acuerdo con lo expresado por Wong et al. (1985) respecto a que las especies tolerantes muestran un incremento del área foliar menor que las no tolerantes a sombra.

La proporción de tallos y láminas no sólo depende del estado de madurez, sino que también será afectado por la arquitectura de la planta. Al tratarse de especies diferentes se esperan diferentes proporciones de láminas y tallos y que la variación difiera entre cortes. *P. dilatatum*, luego de desarrollar las primeras 3 panojas tarda 2 a 3 semanas en alcanzar el máximo número de semillas posibles. Este estado se puede alcanzar a fines de primavera cuando aún no se han expresado signos de senescencia en las hojas. El número de días a la aparición de las primeras panojas es muy afectado por el genotipo mientras que el número de panojas máximo que puede alcanzar la especie está influenciado por el ambiente (González Barrios y Speranza, 2017). Por lo tanto es esperable que los cortes primaverales sean los que presenten mayor proporción de láminas (Quintans Rezk, 2013). Esta podría ser la razón por la cual no se detectaron variaciones entre cortes para la especie manteniendo las proporciones de tallos y vainas en ninguno de los niveles de sombra. Otro fue el comportamiento de *P. notatum* y *P. umbrosum* que en los tres niveles de sombra presentaron una mayor proporción de tallos en el segundo y tercer corte respectivamente para los tres niveles de sombra. Por lo tanto, no se puede afirmar que hubo efecto de la sombra en el ciclo reproductivo de las especies.

5.4. SUPERVIVENCIA

La mortandad de plantas fue afectada por los niveles de sombra y solamente en la evaluación de junio se detectó diferencia entre especies, sin evidenciarse interacción entre ambos factores (Cuadro No. 9). Se ha reportado que el incremento de la intensidad de sombra afecta la mortandad y la persistencia de las especies (Wong y Stür 1996, Dodd et al. 2005). También hay reportes que *P. notatum* mantiene mayor porcentaje de cobertura que *P. dilatatum* bajo sombra de *Pinus elliottii* tanto en marcos de plantación más abiertos como en marcos algo más cerrados (Lewis et al., 1983). Sin embargo, este efecto no se detectó en este trabajo donde ambas especies no se diferenciaron en la mortandad en ambos niveles de sombra. En los trabajos de Wong y Stür (1995, 1996) se reporta el efecto conjunto de la intensidad de sombra con la frecuencia de cortes. Las plantas luego de ser defoliadas dependen de las reservas para el rebrote (Wilson y Ludlow, 1991a). Uno de los efectos de la sombra es un incremento de la relación entre parte aérea y sistema radicular (Wong et al., 1985), por lo tanto aquellas especies que no logren acumular reservas en órganos que escapen al pastoreo serán menos exitosas bajo sombra del punto de vista de la persistencia (Wilson y Ludlow, 1991a). Si bien *P. dilatatum* presentó mayor porcentaje de plantas muertas y *P. umbrosum* menor mortandad que las otras dos especies, no se diferencian significativamente entre ellas a excepción del conteo de junio. En junio, se detectó un incremento de la mortalidad de *P. dilatatum* y en octubre incrementa en gran medida el número de plantas muertas de *P. notatum*, en el caso de *P. umbrosum* este incremento fue menor, aunque no se detectaron diferencias significativas (Figura No. 10). Los resultados de este trabajo no permiten vislumbrar un efecto claro que permita diferenciar el comportamiento de las especies entre niveles de sombra.

Además de la intensidad de luz, la duración del periodo de sombra es un factor que determina la persistencia de las plantas (Dodd et al., 2005). Este efecto de la duración de la restricción lumínica es evidente en el hecho que la mortandad se incrementa en los conteos de octubre y noviembre (Figura No. 10). Además se registró en el periodo marzo a junio una reducción de la heliofanía tanto absoluta (hrs) como relativa (%), lo que genera una mayor restricción lumínica para las plantas bajo mallas (Figura No. 5). Este periodo de menor radiación incidente sobre las mallas se dio en la época otoñal cuando las temperaturas son inferiores, a pesar del restablecimiento de las condiciones hídricas del suelo (Figura No. 4). Todos estos factores podrían explicar la elevada mortalidad bajo sombra densa observada en octubre en plantas que acarreaban bajas tasas de crecimiento (Figura No. 8).

6. CONCLUSIONES

Para las condiciones en que se realizó esta evaluación, se constataron dos tipos de respuesta frente a la restricción lumínica. *P. umbrosum* no presentó diferencias en su comportamiento entre niveles de sombra. *P. dilatatum* y *P. notatum* fueron afectados por las condiciones de sombra más restrictivas. Esto implicaría diferencias en la aptitud silvopastoril de estas especies, la performance de *P. dilatatum* y *P. notatum* en condiciones de sombra moderada, indicarían cierto grado de tolerancia a condiciones de sombra. Mientras que *P. umbrosum* presentó buen comportamiento aún en condiciones muy restrictivas para las otras especies evaluadas, que fue evidenciada tanto a nivel de rendimiento como en su composición morfológica.

Por lo tanto, *P. dilatatum* y *P. notatum* serían buenas alternativas para la producción en sistemas silvopastoriles diseñados de forma que la luz permita el crecimiento de las especies forrajeras del sotobosque utilizando marcos de plantación con baja densidad de árboles, o con callejones. Por su parte *P. umbrosum* presentó un comportamiento que pone la especie como promisoria para su utilización en sistemas silvopastoriles y con capacidad de producción aun en condiciones donde el ambiente lumínico es muy restrictivo, donde la densidad de árboles puede ser llevada a un nivel de mayor exigencia lumínica al estrato inferior del sistema.

Trabajos futuros podrían confirmar la capacidad productiva de estas especies y ampliar el conocimiento en cuanto a su comportamiento en interacción con el estrato arbóreo y el componente ganadero en sistemas silvopastoriles. En especial para el caso de *P. umbrosum* cuya tolerancia a las condiciones de sombra evaluadas en este trabajo la colocan como especie promisoria para ser tenida en cuenta en futuras investigaciones en forrajeras con aptitud silvopastoril.

7. RESUMEN

Los sistemas silvopastoriles son sistemas de producción integrados, que combinan la producción forestal con la producción pecuaria. El componente herbáceo sustenta la alimentación animal, pero se ve afectado por la sombra de los árboles. Es necesario identificar especies con alta tolerancia a sombra y desarrollar de materiales de buena producción y persistencia que aseguren altos niveles producción animal, en condiciones de luminosidad restringida. Se instaló un ensayo para evaluar bajo sombra artificial el comportamiento productivo y morfológico de *Paspalum dilatatum, Paspalum notatum* y *Paspalum umbrosum*. Estas especies se dispusieron a campo, bajo tres niveles de sombra, pleno sol, sombra moderada y sombra densa, simuladas con mallas de 50 y 80 % de intercepción. Mediante cortes prefijados cada 42 días, se determinó el peso seco y por separación manual de láminas, tallos más vainas y restos secos, se evaluó composición morfológica. Luego del último corte se realizaron conteos de plantas muertas. Mediciones de la radiación PAR bajo mallas, permitieron determinar la efectividad de los tres niveles de sombra, con 62 a 66 % de intercepción bajo sombra moderada y 84 a 85 % bajo sombra densa. La relación R/RL bajo sombra densa fue significativamente menor a los registrados bajo sombra moderada y a pleno sol. Sin embargo, los valores observados son elevados y no se podría afirmar que indujeran respuestas biológicas. *P. dilatatum* y *P. notatum* disminuyeron su rendimiento en condiciones de sombra densa, alcanzando 18 y 30 % del rendimiento acumulado en condiciones sin sombra. Las tasas de crecimiento fueron muy afectadas, particularmente en el último corte. Ninguna de las tres especies fue afectada bajo sombra moderada. *P. umbrosum* no presentó variaciones significativas en su rendimiento entre niveles de sombra y presentó mayores tasas de crecimiento bajo sombra densa que las otras especies. La proporción de láminas de las tres especies fue superior bajo sombra densa, pero tanto en *P. dilatatum* como en *P. notatum* se incrementó con la disminución de luminosidad. La proporción de tallos y vainas fue superior en marzo para *P. umbrosum* y en abril para *P. notatum*, en todos los niveles de sombra. *P. dilatatum* no exhibió diferencias en ningún nivel de sombra entre fechas de corte. La mortandad de plantas fue afectada por las condiciones de sombra densa con un 52 y 59 % de plantas muertas en octubre y noviembre. No se detectó interacción entre especies y niveles de sombra. Frente a la reducción de la luminosidad, se detectan dos tipos de respuesta. *P. dilatatum* y *P. notatum* exhibieron cierto grado de tolerancia a sombra, pero fueron afectadas por las condiciones lumínicas más restrictivas. *P. umbrosum* presentó mayor tolerancia a sombra, podría ser llevado a condiciones de mayor exigencia lumínica que estas especies en marcos de plantación con mayor densidad de árboles. Futuros trabajos podrían confirmar la capacidad productiva de estas especies y ampliar el conocimiento en cuanto a su comportamiento en interacción con el componente arbóreo. En especial, *P. umbrosum* cuya tolerancia a las

condiciones de sombra evaluadas en este trabajo la proponen como especie promisoria en investigaciones de forrajeras con aptitud silvopastoril.

Palabras clave: Sombra artificial; *Paspalum umbrosum*; *Paspalum dilatatum*; *Paspalum notatum*; Producción; Composición morfológica; Persistencia; Silvopastoreo.

8. SUMMARY

Silvopastoral systems are integrated production systems which combine forestry with livestock production. The understory sustains animal feeding, but the forage component is affected by tree shade. It is necessary to identify species that are highly tolerant to shade and develop superior materials with high production and persistence to ensures high animal production in restricted light conditions. This study was designed to evaluate the productive and morphological performance of *Paspalum dilatatum*, *Paspalum notatum* and *Paspalum umbrosum*. In the experimental field these species were grown under full sunlight conditions and under 50 and 80 % nominal shade clothes, tor represent full sun, moderate shade and dense shade. The evaluation was conducted by prefixed cuts every 42 days to measure dry weight. The morphological composition was examined by manual separation of blades, stem plus sheaths, and dead material. After the last cut, we recorded the number of dead plants. Light measures confirmed the effectiveness of the three shade levels, with 62 to 66 % of PAR interception by the moderate shade clothes and 84 to 85 % by the dense shade clothes. Dense shade clothes compared with moderate shade clothes and full sun condition significantly reduced R/FR ratio. Nonetheless, values recorded were unexpectedly high and it is not possible to ensure the capability to induce a biological response. Dry matter production of *P. dilatatum* and *P. notatum* decreased under dense shade reaching 18 and 30 % of that in full sunlight. Growth rates were strongly affected particularly in the last cut. None of the three species were affected by the moderate shade. *Paspalum umbrosum* was not significantly affected by shade levels on dry matter production, with higher growth rates under dense shade among three species. he percentage of blades was superior in dense shade for all the species, but increased with decreasing light levels in *P. dilatatum* and *P. notatum*. For all shade levels, sheath and stem percentage was superior in March for *P. umbrosum*, and for *P. notatum* in April. In the case of *P. dilatatum*, there were no significant differences between times of cut for any shade level. There were 52 and 59 % dead plants under dense shade conditions in the following October and November. We did not detect interactions between shade levels and species. We found two kinds of responses to light reduction. *P. dilatatum* and *P. notatum* exhibited certain degree of shade tolerance, but were affected by highly restricted light conditions. However, *P. umbrosum* could tolerate even heavier shade conditions under dense plantations and would be suitable for more demanding light regimes. Future studies could confirm the productive capacity of these species and enhance the knowledge of the behavior of these components interacting with tree species. Especially in the case of *P. umbrosum* which tolerated shade better in the evaluated conditions, and it is a promising species for future research on forage species for silvopastoral systems.

Key words: Artificial shade; *Paspalum umbrosum*; *Paspalum dilatatum*; *Paspalum notatum*; Dry matter production; Morphological composition; Persistence; Silvopasture.

9. BIBLIOGRAFÍA

1. Ayala-Tafoya, F.; Zatarain-López, D. M.; Valenzuela-López, M.; Partida-Ruvalcaba, L.; Velázquez-Alcaraz, T. J.; Díaz-Valdés, T.; Osuna-Sánchez, J. A. 2011. Crecimiento y rendimiento de tomate en respuesta a radiación solar transmitida por mallas sombra. (en línea). Terra Latinoamericana. 29(4):403-410. Consultado abr. 2019. Disponible en http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_abstract&pid=S0187-57792011000400403&lng=es&nrm=iso&tlng=es

2. _____.; Sánchez-Madrid, R.; Partida-Ruvalcaba, L.; Yáñez-Juárez, M. G.; Ruiz-Espinosa, F. H.; Velázquez-Alcaraz, T. J.; Valenzuela-López, M.; Parra-Delgado, J. M. 2015. Producción de pimiento morrón con mallas sombra de colores. (en línea). Revista Fitotecnia Mexicana. 38(1):93-99. Consultado abr. 2019. Disponible en https://www.revistafitotecniamexicana.org/documentos/38-1/10a.pdf

3. Azcón-Bieto, J.; Fleck, I.; Aranda, X.; Gómez-Casanovas, N. 2013. Fotosíntesis, factores ambientales y cambio climático. In: Azcón-Bieto, J.; Talón, M. eds. Fundamentos de fisiología vegetal. 2ª. ed. Madrid, Mc Graw-Hill-Internacional. pp. 247-263.

4. Baldocchi, D. D.; Matt, D. R.; Hutchison, B. A.; McMillen, R. T. 1984. Solar radiation within an oak-hickory forest: an evaluation of the extinction coefficients for several radiation components during fully-leafed and leafless periods. (en línea). Agricultural and Forest Meterology. 32:307-322. Consultado nov. 2017. Disponible en https://doi.org/10.1016/0168-1923(84)90056-X

5. Barro, R. S. 2011. Resposta morfofisiológica e produtiva de genótipos forrageiros nativos em diferentes condições de luminosidade. Tesis Dr. en Zootecnia. Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 178 p.

6. _____.; Varella, A. C.; Lemaire, G.; Medeiros, R. B.; Saibro, J. C.; Nabinger, C.; Bangel, F. V.; Carassai, I. J. 2012. Forage yield and nitrogen nutrition dynamics of warm-season native forage genotypes under two shading levels and in full sunlight. (en línea). Revista Brasileira de Zootecnia. 41(7):1589-1597. Consultado ene.

2016. Disponible en https://doi.org/10.1590/S1516-35982012000700006

7. Belesky, D. P. 2005. Growth of *Dactylis glomerata* along a light gradient in the central Appalachian region of the eastern USA: II. Mechanisms of leaf dry matter production. (en línea). Agroforestry Systems. 65(2):91-98. Consultado ene. 2017. Disponible en https://doi.org/10.1007/s10457-004-5726-x

8. Belsky, A. J.; Mwonga, S. M.; Amundson, R. G.; Duxbury, J. M.; Ali, A. R. 1993. Comparative effects of isolated trees on their undercanopy environments in high- and low-rainfall Savannas. (en línea). Journal of Applied Ecology. 30(1):143-155. Consultado jun. 2017. Disponible en https://doi.org/10.2307/2404278

9. Björkman, O. 1981. Responses to different quantum flux densities. (en línea). In: Lange, O. L.; Nobel, P. S.; Osmond, C. B.; Ziegler, H. eds. Physiological Plant Ecology. Berlin, Springer-Verlag. pp. 57-107 (Enciclopedia of Plant Physiology). Consultado nov. 2019. Disponible en https://doi.org/10.1007/978-3-642-68090-8_4

10. Bréda, N. J. J. 2003. Ground-based measurements of leaf area index: a review of methods, instruments and current controversies. (en línea). Journal of Experimental Botany. 54(392):2403-2417. Consultado oct. 2017. Disponible en https://doi.org/10.1093/jxb/erg263

11. Breshears, D. D.; Rich, P. M.; Barnes, F. J.; Campbell, K. 1997. Overstory-imposed heterogeneity in solar radiation and soil moisture in a semiarid woodland. Ecological Applications. 7(4):1201-1215.

12. Brizuela, M. A.; Cibils, A. 2011. Implicancias de la carga animal, distribución de los animales y métodos de pastoreo en la utilización de pasturas. In: Cangiano, C. A.; Brizuela, M. A. eds. Producción animal en pastoreo. Balcarce, AR, INTA Balcarce. pp. 349-376.

13. Cableizer Tools. 2018. Solar radiation calculator. (en línea). s.l. s.p. Consultado 24 nov. 2018. Disponible en https://www.cableizer.com/tools/solar_radiation/

14. Casal J. J.; Deregibus, V. A.; Sánchez, R. A. 1985. Variations in tiller dynamics and morphology in *Lolium multiflorum* Lam. vegetative and reproductive plants as affected by differences in red/far-red irradiation. (en línea). Annals of Botany. 56(4):553-559. Consultado ago. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087040

15. _____.; Sanchez, R. A.; Deregibus, V. A. 1986. The effect of plant density on tillering: the involvement of R/FR ratio and the proportion of radiation intercepted per plant. (en línea). Environmental and Experimental Botany. 26(4):365-371. Consultado oct. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1016/0098-8472(86)90024-9

16. _____.; _____.; _____. 1987a. The effect of light quality on shoot extension growth in three species of grasses. (en línea). Annals of Botany. 59(1):1-7. Consultado jun. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087276

17. _____.; _____.; _____. 1987b. Tillering responses of *Lolium multiflorum* plants to changes of red/far-red ratio typical of sparse canopies. (en línea). Journal of Experimental Botany. 38(9):1432-1439. Consultado oct. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1093/jxb/38.9.1432

18. _____. 2012. Shade avoidance. (en línea). The Arabidopsis Book. no. 10:s.p. Consultado ago. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1199/tab.0157

19. _____. 2013. Fotomorfogénesis: la luz como factor regulador del crecimiento. In: Azcón-Bieto, J; Talón, M. eds. Fundamentos de fisiología vegetal. 2ª. ed. Madrid, Mc Graw-Hill-Internacional. pp. 377-388.

20. Castro, C. R. T.; Garcia, R.; Carvalho, M. M.; Couto, L. 1999. Produção forrageira de gramíneas cultivadas sob luminosidade reduzida. (en línea). Revista Brasileira de Zootecnia. 28(5):919-927. Consultado nov. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1590/S1516-35981999000500003

21. _____.; Paciullo, D. S. C.; Gomide, C. A. M.; Müller, M. D.; Nascimento Júnior, E. R. 2009. Características agronômicas, massa de forragem e valor nutritivo de *Brachiaria decumbens* em

sistema silvipastoril. (en línea). Pesquisa Florestal Brasileira. no. 60:19-25. Consultado oct. 2018. Disponible en https://doi.org/10.4336/2009.pfb.60.19

22. _____.; _____. 2011. Forrageiras tropicais tolerantes ao sombramento. (en línea). In: Jornada da Produção Ecológica de Ruminantes no Semiárido (2001, Mossoró, Rio Grande do Norte, BR). Anais. Mossoró, BR, EMBRAPA. pp. 1-45. Consultado abr. 2017. Disponible en http://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/54857/1/PL-Forrageiras-tropicais.pdf

23. Chen, C. P. 1989. Problems and prospects of integration of forage into permanent crops. (en línea). In: Grassland and Forage Production Meeting of Regional Working Group on Grazing and Feed Resources (1st., Serdang, Malasya). Reports. Serdang, Universiti Pertanian Malaysia. Malaysian Agricultural Research & Development Institute. pp. 128-139. Consultado 5 nov. 2019. Disponible en http://psnz.umt.edu.my:8080/seal/Record/0000004930

24. Collins, M.; Fritz, J. O. 2007. Forage quality. In: Barnes, R. F.; Nelson, C. J.; Moore, K. J.; Collins, M. eds. Forages: the science of grassland agriculture. 6th. ed. Oxford, Blackwell. pp. 363-390.

25. Couto, L.; Roath, R. L.; Betters, D. R.; Garcia, R.; Almeida, J. C. C. 1994. Cattle and sheep in eucalypt plantations: a silvopastoral alternative in Minas Gerais, Brazil. (en línea). Agroforestry Systems. 28(2):173-185. Consultado jul. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1007/BF00704828

26. Cubbage, F.; Balmelli, G.; Bussoni, A.; Noellemeyer, E.; Pachas, A. N.; Fassola, H.; Colcombet, L.; Rossner, B.; Frey, G.; Dube, F.; de Silva, M. L.; Stevenson, H.; Hamilton, J.; Hubbard, W. 2012. Comparing silvopastoral systems and prospects in eight regions of the world. (en línea). Agroforestry Systems. 86(3):303-314. Consultado may. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1007/s10457-012-9482-z

27. da Silva, R. G.; Maia, A. S. C. 2013a. The Environment. (en línea). In: da Silva, R. G.; Maia, A. S. C. eds. Principles of animal biometeorology. Dordrecht, Springer. pp. 1-38 (Biometeorology).

Consultado jun. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1007/978-94-007-5733-2_1

28. _____.; _____. 2013b. Shade and shelter. (en línea). In: da Silva, R. G.; Maia, A. S. C. eds. Principles of animal biometeorology. Dordrecht, Springer. pp. 181-206 (Biometeorology). Consultado jun. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1007/978-94-007-5733-2_6

29. Deregibus, V. A.; Sanchez, R. A.; Casal, J. J.; Trlica, M. J. 1985. Tillering responses to enrichment of red light beneath the canopy in a humid natural grassland. (en línea). The Journal of Applied Ecology. 22(1):199-206. Consultado jun. 2017. Disponible en https://doi.org/10.2307/2403337

30. Dodd, M. B.; McGowan, A. W.; Power, I. L.; Thorrold, B. S. 2005. Effects of variation in shade level, shade duration and light quality on perennial pastures. (en línea). New Zealand Journal of Agricultural Research. 48(4):531-543. Consultado set. 2016. Disponible en https://doi.org/10.1080/00288233.2005.9513686

31. Ehret, M.; Graß, R.; Wachendorf, M. 2015. The effect of shade and shade material on white clover/perennial ryegrass mixtures for temperate agroforestry systems. (en línea). Agroforestry Systems. 89(3):557-570. Consultado dic. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1007/s10457-015-9791-0

32. Esquivel, J.; Fassola, H. E.; Lacorte, S. M.; Colcombet, L.; Crechi, E.; Pachas, N.; Keller, A. 2004. Sistemas silvopastoriles: una sólida alternativa de sustentabilidad social, económica y ambiental. (en línea). In: Jornadas Técnicas Forestales y Ambientales (11as., 2004, El Dorado, Misiones, AR). Memorias. Montecarlo, AR, INTA. s.p. Consultado 8 nov. 2019. Disponible en https://www.jotefa.com/storage/actas/2004/Trabajos-Voluntarios-JOTEFA-2004.pdf

33. Evans, J. R.; Poorter, H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. (en línea). Plant, Cell & Environment. 24(8):755-767. Consultado set. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00724.x

34. Feldhake, C. M.; Belesky, D. P. 2009. Photosynthetically active radiation use efficiency of *Dactylis glomerata* and *Schedonorus phoenix* along a hardwood tree-induced light gradient. (en línea). Agroforestry Systems. 75(2):189-196. Consultado may. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1007/s10457-008-9175-9

35. Fernández, M. E.; Gyenge, J.; Licata, J.; Schlichter, T.; Bond, B. J. 2008. Belowground interactions for water between trees and grasses in a temperate semiarid agroforestry system. (en línea). Agroforestry Systems. 74(2):185-197. Consultado jul. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1007/s10457-008-9119-4

36. Franklin, K. A. 2008. Shade avoidance. (en línea). New Phytologist. 179(4):930-944. Consultado ago. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02507.x

37. Frey, G. E.; Fassola, H. E.; Pachas, A. N.; Colcombet, L.; Lacorte, S. M.; Pérez, O.; Renkow, M.; Warren, S. T.; Cubbage, F. W. 2012. Perceptions of silvopasture systems among adopters in Northeast Argentina. (en línea). Agricultural Systems. 105(1):21-32. Consultado may. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1016/j.agsy.2011.09.001

38. Garcez Neto, A. F.; Garcia, R.; Moot, D. J.; Gobbi, K. F. 2010. Aclimatação morfológica de forrageiras temperadas a padrões e níveis de sombreamento. (en línea). Revista Brasileira de Zootecnia. 39(1):42-50. Consultado nov. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1590/S1516-35982010000100006

39. García, J. A. 1995. Gramilla y praderas. Montevideo, INIA. 15 p. (Serie Técnica no. 67).

40. Garrett, H. E.; Kerley, M. S.; Ladyman, K. P.; Walter, W. D.; Godsey, L. D.; Van Sambeek, J. W.; Brauer, D. K. 2004. Hardwood silvopasture management in North America. (en línea). Agroforestry Systems. 61(1):21-33. Consultado may. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1023/B:AGFO.0000028987.09206.6b

41. Gommers, C. M. M.; Visser, E. J. W.; Onge, K. R. S.; Voesenek, L. A. C. J.; Pierik, R. 2013. Shade tolerance: when growing tall is not an option. (en línea). Trends in Plant Science. 18(2):65-71.

Consultado set. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.09.008

42. González Barrios, P.; Speranza, P. 2017. Caracterización del ciclo reproductivo en *Paspalum dilatatum*. In: Speranza, P. coord. Utilización y domesticación de gramíneas forrajeras del género *Paspalum* en Uruguay. Montevideo, INIA. pp. 30-35 (FPTA no. 61).

43. Gordon, A. M.; Newman, S. M.; Williams, P. M. 1997. Temperate agroforestry: an overview. In: Gordon, A. M.; Newman, S. M. eds. Temperate agroforestry systems. London, CAB International. pp. 1-9.

44. INIA. GRAS (Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. Unidad de Agro-clima y Sistema de Información). 2018. Banco de datos agroclimáticos. (en línea). Montevideo. s.p. Consultado 15 nov. 2018. Disponible en http://www.inia.uy:80/gras/Clima/Banco-datos-agroclimatico

45. Jose, S.; Gillespie, A. R.; Pallardy, S. G. 2004. Interspecific interactions in temperate agroforestry. (en línea). Agroforestry Systems. 61:237-255. Consultado jun. 2018. Disponible en https://10.1023/B:AGFO.0000029002.85273.9b

46. Kebrom, T. H.; Brutnell, T. P. 2007. The molecular analysis of the shade avoidance syndrome in the grasses has begun. (en línea). Journal of Experimental Botany. 58(12):3079-3089. Consultado oct. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1093/jxb/erm205

47. Kephart, K. D.; Buxton, D. R.; Taylor, E. S. 1992. Growth of C3 and C4 perennial grasses under reduced irradiance. (en línea). Crop Science. 32(4):1033-1038. Consultado nov. 2018. Disponible en https://doi.org/10.2135/cropsci1992.0011183X003200040040x

48. León, R. J. C.; Oesterheld, M. 1982. Envejecimiento de pasturas implantadas en el norte de la Depresión del Salado: un enfoque sucesional. (en línea). Revista Facultad de Agronomía (UBA). 3(1):41-49. Consultado oct. 2018. Disponible en http://ri.agro.uba.ar/files/download/revista/facultadagronomia/1982leonrjc.pdf

49. Lewis, C. E.; Burton, G. W.; Monson, W. G.; McCormick, W. C. 1983. Integration of pines, pastures, and cattle in South Georgia, USA. (en línea). Agroforestry Systems. 1(4):277-297. Consultado nov. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1007/BF00155936

50. Lin, C. H.; McGraw, M. L.; George, M. F.; Garrett, H. E. 1998. Shade effects on forage crops with potential in temperate agroforestry practices. (en línea). Agroforestry Systems. 44(2):109-119. Consultado nov. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1023/A:1006205116354

51. _____.; _____.; _____.; _____. 2001. Nutritive quality and morphological development under partial shade of some forage species with agroforestry potential. (en línea). Agroforestry Systems. 53(3):269-281. Consultado oct. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1023/A:1013323409839

52. Ludlow, M. M.; Wilson, G. L.; Heslehurst, M. R. 1974. Studies on the productivity of tropical pasture plants. V.* Effect of shading on growth, photosynthesis and respiration in two grasses and two legumes. (en línea). Australian Journal of Agricultural Research. 25(3):425-433. Consultado nov. 2019. Disponible en https://doi.org/10.1071/ar9740425

53. Magalhães, J. A.; Costa, N. de L.; Pereira, R. G. de A.; Townsend, C. R. 2001. Desempenho produtivo e reações fisiológicas de ovinos deslanados mantidos sob Seringal (*Hevea brasiliensis*). (en línea). Revista Científica de Produção Animal. 3(1):77-82. Consultado nov. 2019. Disponible en https://doi.org/10.15528/81

54. Márquez-Quiroz, C.; Robledo-Torres, V.; Benavides-Mendoza, A.; Vázquez-Badillo, M. E.; De la Cruz-Lázaro, E.; Estrada-Botello, M. A.; López-Espinosa, T. S. 2014. Uso de mallas sombra: una alternativa para la producción de tomate cherry. (en línea). Ecosistemas y Recursos Agropecuarios. 1(2):175-180. Consultado abr. 2019. Disponible en http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2007-90282014000200008&lng=es&nrm=iso

55. Meek, D. W.; Hatfield, J. L.; Howell, T. A.; Idso, S. B.; Reginato, R. J. 1984. A generalized relationship between photosynthetically active radiation and solar radiation. (en línea). Agronomy Journal.

76(6):939-945. Consultado mar. 2020. Disponible en https://doi.org/10.2134/agronj1984.00021962007600060018x

56. Monaco, T. A.; Briske, D. D. 2000. Does resource availability modulate shade avoidance responses to the ratio of red to far-red irradiation? An assessment of radiation quantity and soil volume. (en línea). New Phytologist. 146(1):37-46. Consultado nov. 2019. Disponible en https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00613.x

57. _____.; _____. 2001. Contrasting shade avoidance responses in two perennial grasses: a field investigation in simulated sparse and dense canopies. (en línea). Plant Ecology. 156(2):173-182. Consultado nov. 2019. Disponible en https://doi.org/10.1023/A:1012617014417

58. Mordelet, P.; Le Roux, X. 2006. Tree/grass interactions. (en línea). In: Abbadie, L.; Gignoux, J.; Le Roux, X.; Lepage, M. eds. Lamto: structure, functioning, and dynamics of a Savanna ecosystem. New York, Springer. pp. 139-161 (Ecological Studies). Consultado nov. 2019. Disponible en https://doi.org/10.1007/0-387-33857-8_8

59. Nabinger, C. 1996. Aspectos ecofisiológicos do manejo de pastagens e utilização de modelos como ferramenta de diagnóstico e indicação de necessidades de pesquisa. (en línea). In: Reunião do Grupo Técnico Regional do Cone Sul (Zona Campos) em Melhoramentos e Utilização de Recursos Forrageiros das Áreas Tropical e Subtropical (1996, Porto Alegre, BR). Relatório. Porto Alegre, Universidade Federal Rio Grande do Sul. pp. 17-62. Consultado 25 oct. 2018. Disponible en http://conevajr.ufsc.br/files/2015/03/Aspectosecofisiol_gicosnomanejodepastagens_Nabinger1.pdf

60. _____.; Carvalho, F. P. C. 2009. Ecofisiología de sistemas pastoriles: aplicaciones para su sustentabilidad. (en línea). Agrociencia (Uruguay). (Serie Número especial). 13(3):18-27. Consultado jun. 2020. Disponible en http://164.73.52.4/~agrociencia/index.php/directorio/article/view/232/169

61. Nair, P. K. R. 1985. Classification of agroforestry systems. (en línea). Agroforestry Systems. 3(2):97-128. Consultado nov. 2019. Disponible en https://doi.org/10.1007/BF00122638

62. Naumburg, E.; DeWald, L. E.; Kolb, T. E. 2001. Shade responses of five grasses native to southwestern U.S. *Pinus ponderosa* forests. (en línea). Canadian Journal of Botany. 79(9):1001-1009. Consultado nov. 2019. Disponible en https://doi.org/10.1139/b01-080

63. Newman, S. M.; Gordon, A. M. 1997. Temperate agroforestry: synthesis and future directions. In: Gordon, A. M.; Newman, S. M. eds. Temperate agroforestry systems. London, CAB International. pp. 251-266.

64. Olmos, F.; Sosa, M.; Balmelli, G.; Pérez-Gomar, E. 2011. Sistemas agroforestales. Montevideo, INIA. 48 p. (Boletin de Divulgación no. 100).

65. Paciullo, D. S. C.; Gomide, C. A. M.; Castro, C. R. T.; Fernandes, P. B.; Müller, M. D.; Pires, M. F. Á.; Fernandes, E. N.; Xavier, D. F. 2012. Características produtivas e nutricionais do pasto em sistema agrossilvipastoril, conforme a distância das árvores. (en línea). Pesquisa Agropecuária Brasileira. 46(10):1176-1183. Consultado oct. 2018. Disponible en http://seer.sct.embrapa.br/index.php/pab/article/view/8499

66. Pang, K.; Van Sambeek, J. W.; Navarrete-Tindall, N. E.; Lin, C. H.; Jose, S.; Garrett, H. E. 2019. Responses of legumes and grasses to non-, moderate, and dense shade in Missouri, USA. I. Forage yield and its species-level plasticity. (en línea). Agroforestry Systems. 93(1):11-24. Consultado nov. 2019. Disponible en https://doi.org/10.1007/s10457-017-0067-8

67. Peri, P. L.; Lucas, R. J.; Moot, D. J. 2007. Dry matter production, morphology and nutritive value of *Dactylis glomerata* growing under different light regimes. (en línea). Agroforestry Systems. 70(1):63-79. Consultado nov. 2019. Disponible en https://doi.org/10.1007/s10457-007-9029-x

68. _____.; Dube, F.; Varella, A. C. 2016a. Opportunities and challenges for silvopastoral systems in the subtropical and temperate zones of South America. (en línea). In: Peri, P. L.; Dube, F.; Varella, A. C. eds. Silvopastoral systems in southern South America. s.l., Springer. pp. 257-270 (Advances in Agroforestry). Consultado nov. 2019. Disponible en https://doi.org/10.1007/978-3-319-24109-8_11

69. _____.; _____; _____. 2016b. Silvopastoral systems in the subtropical and temperate zones of South America: an overview. (en línea). In: Peri, P. L.; Dube, F.; Varella, A. C. eds. Silvopastoral systems in southern South America. s.l., Springer. pp. 1-8 (Advances in Agroforestry). Consultado nov. 2019. Disponible en https://doi.org/10.1007/978-3-319-24109-8_1

70. Pezo, D.; Ibrahim, M. 1998. Sistemas silvopastoriles. Turrialba, CR, CATIE. 258 p.

71. Pierik, R.; de Wit, M. 2014. Shade avoidance: phytochrome signalling and other aboveground neighbour detection cues. (en línea). Journal of Experimental Botany. 65(11):2815-2824. Consultado nov. 2019. Disponible en https://doi.org/10.1093/jxb/ert389

72. PL (Poder Legislativo, UY). 1968. Ley Forestal No. 13732. (en línea). Montevideo. s.p. Consultado 22 nov. 2019. Disponible en https://parlamento.gub.uy/documentosyleyes/leyes?Ly_Nro=15939&Ly_fechaDePromulgacion%5Bmin%5D%5Bdate%5D=21-11-2016&Ly_fechaDePromulgacion%5Bmax%5D%5Bdate%5D=22-11-2019&Ltemas=&tipoBusqueda=T&Searchtext=

73. _____. 1987. Ley de recursos y Economía Forestal No. 15939. (en línea). Montevideo. s.p. Consultado 22 nov. 2019. Disponible en https://parlamento.gub.uy/documentosyleyes/busqueda-documentos?=&Searchtext=13723&Chkleyes=1

74. Polla, M. C. 1999. Experiencias en sistemas productivos agroforestales y silvopastoriles en Uruguay. s.l., Sitio Argentino de Producción Animal. 6 p.

75. Quintans Rezk, I. 2013. Determinación de la producción, estacionalidad y calidad de forraje en una colección de pasto miel (*Paspalum dilatatum* Poir.). Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 124 p.

76. R Core Team. 2015. R: a language and environment for statistical computing. (programa informático). Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing. s.p.

77. Raintree, J. B. 1983. Strategies for enhancing the adoptability of agroforestry innovations. (en línea). Agroforestry Systems.

1(3):173-187. Consultado may. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1007/BF00130606

78. Rivas, J. De las. 2013. La luz y el aparato fotosintético. In: Azcón-Bieto, J; Talón, M. eds. Fundamentos de fisiología vegetal. 2ª. ed. Madrid, Mc Graw-Hill-Internacional. pp. 165-189.

79. Robinson, J. L.; Clason, T. 2000. De sistemas pastoriles a silvopastoriles. (en línea). USDA. NAC. Agroforestry Notes no. 22. 5 p. Consultado nov. 2019. Disponible en http://digitalcommons.unl.edu/agroforestnotes/22

80. Rodrigues, C. O. D.; Araújo, S. A. C.; Viana, M. C. M.; Rocha, N. S.; dos Santos Braz, T. G.; Villela, S. D. J. 2014. Light relations and performance of signal grass in silvopastoral system. (en línea). Acta Scientiarum. Animal Sciences. 36(2):129-136. Consultado nov. 2019. Disponible en https://doi.org/10.4025/actascianimsci.v36i2.22398

81. Romero, I. L. 2010. Pasturas templadas y tropicales. (en línea). In: Curso Internacional de Lechería para Profesionales de América Latina (21°., 2010, Rafaela, AR).Textos. Rafaela, AR, INTA. pp. 37-60. Consultado nov. 2019. Disponible en http://nutriciondebovinos.com.ar/MD_upload/nutriciondebovinos_com_ar/Archivos/File/EFECTOS_DE_LA_RADIACI%C3%93N_SOLAR__Y_OTROS_PAR%C3%81METROS_SOBRE_LA_PROD._MS_Y_CALIDAD_DE_PASTURAS_TEMPLADAS_Y_TROPICALES_(1)_(1).pdf

82. Rosengurtt, B.; Arrillaga de Maffei, B. R.; Izaguirre de Artucio, P. 1970. Gramíneas uruguayas. Montevideo, Universidad de la República. Departamento de Publicaciones. 489 p.

83. Saibro, J. C. 2001. Animal production from tree-pasture association systems in Brazil. In: International Grassland Congress (21st., Sao Pedro, Sao Paulo, BR). Grassland ecosystems: an outlook into 21st. Century, proceedings. Sao Paulo, s.e. pp. 637-643.

84. Saldanha, S.; Viega, L.; Speranza, P. 2017. Comparación productiva de tres especies de Paspalum en Uruguay. In: Speranza, P. coord. Utilización y domesticación de gramíneas forrajeras del género *Paspalum* en Uruguay. Montevideo, INIA. pp. 11-15 (FPTA no. 61).

85. Samarakoon, S. P.; Wilson, J. R.; Shelton, H. M. 1990. Growth, morphology and nutritive quality of shaded *Stenotaphrum secundatum*, *Axonopus compressus* and *Pennisetum clandestinum.* (en línea). The Journal of Agricultural Science. 114(2):161-169. Consultado nov. 2019. Disponible en https://doi.org/10.1017/S0021859600072154

86. Shahak, Y.; Gussakovsky, E. E.; Gal, E.; Ganelevin, R. 2004. Colornets: crop protection and light-quality manipulating in one technology. (en línea). Acta Horticulturae. no. 659:143-151. Consultado abr. 2019. Disponible en https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2004.659.17

87. Shelton, H. M.; Humphreys, L. R.; Batello, C. 1987. Pastures in the plantations of Asia and the Pacific: performance and prospect. (en línea). Tropical Grasslands. 21(4):159-168. Consultado nov. 2019. Disponible en http://www.tropicalgrasslands.info/index.php/tgft/pages/view/tropicalGrasslands

88. Silva, J. L. S.; Varella, A. C.; Saibro, J. C.; Souza, Z. M. C. 2011. Manejo de animais e pastagens em sistemas de integração silvipastoril. (en línea). Pelotas, Rio Grande do Sul, BR, EMBRAPA Clima Temperado. 98 p. (Documentos no. 355). Consultado nov. 2019. Disponible en http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/952812

89. Smith, H. 1982. Light quality, photoperception, and plant strategy. (en línea). Annual Review of Plant Physiology. 33(1):481-518. Consultado jul. 2019. Disponible en https://doi.org/10.1146/annurev.pp.33.060182.002405

90. _____.; Whitelam, G. C. 1997. The shade avoidance syndrome: multiple responses mediated by multiple phytochromes. (en línea). Plant, Cell & Environment. 20(6):840-844. Consultado ago. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1997.d01-104.x

91. Soares, A. B.; Sartor, L. R.; Adami, P. F.; Varella, A. C.; Fonseca, L.; Mezzalira, J. C. 2009. Influência da luminosidade no comportamento de onze espécies forrageiras perenes de verão. (en línea). Revista Brasileira de Zootecnia. 38(3):443-451.

Consultado oct. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1590/S1516-35982009000300007

92. Soares de Lima, J. M.; Scoz, R. 2017. Aportes de INIA a la construcción de sistemas de producción integrados. In: Seminario en Sistemas Silvopastoriles de Producción Integrada para Maximizar la Rentabilidad (1°., 2017, Melo, UY). Trabajos presentados. Melo, Polo Agroforestal UdelaR/CUCEL. pp. 24-34 (Integración Ganadería Forestación).

93. Stamps, R. H. 2009. Use of colored shade netting in horticulture. (en línea). HortScience. 44(2):239-241. Consultado abr. 2019. Disponible en https://doi.org/10.21273/HORTSCI.44.2.239

94. Stone, B. A. 1994. Prospects for improving the nutritive value of temperate, perennial pasture grasses. (en línea). New Zealand Journal of Agricultural Research. 37(3):349-363. Consultado nov. 2019. Disponible en https://doi.org/10.1080/00288233.1994.9513073

95. Stür, W. W. 1991. Screening forage species for shade tolerance: a preliminary report. (en línea). In: Forages for Plantation Crops (32nd., 1990, Sanur Beach, Bali, Indonesia). Proceedings. Canberra, ACIAR (Australian Centre for International Agricultural Research). pp. 58-63. Consultado 14 nov. 2019. Disponible en http://ageconsearch.umn.edu/record/134644/files/PR032.pdf

96. Tadeo, F. R.; Gómez-Cadenas, A. 2013. Fisiología de las plantas y el estrés. In: Azcón-Bieto, J; Talón, M. eds. Fundamentos de fisiología vegetal. 2ª. ed. Madrid, Mc Graw-Hill-Internacional. pp. 577-597.

97. Thompson, L.; Harper, J. L. 1988. The effect of grasses on the quality of transmitted radiation and its influence on the growth of white clover *Trifolium repens*. (en línea). Oecologia. 75(3):343-347. Consultado nov. 2019. Disponible en https://doi.org/10.1007/BF00376935

98. UdelaR. FA (Universidad de la República. Facultad de Agronomía, UY) 2006. Curso práctico de agrometereología: guía práctica. Montevideo. 130 p.

99. Valera, D.; Gil-Ribes, J. A.; Molina, F. 2001. Las mallas como técnica de control climático en invernaderos. (en línea). Vida Rural. 139:50-

52. Consultado abr. 2019. Disponible en https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=183650

100. Valladares, F.; Niinemets, Ü. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. (en línea). Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 39(1):237-257. Consultado ago. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506

101. Varella, A. C.; Saibro, J. C. 1999. Uso de bovinos e de ovinos como agentes de controle da vegetação nativa sob três populações de eucalipto. (en línea). Revista Brasileira de Zootecnia. 28(1):30-34. Consultado jul. 2019. Disponible en https://doi.org/10.1590/S1516-35981999000100005

102. _____.; Porfirio da Silva, V.; Soares, A. B.; Moraes, A.; Morais, H.; Saibro, J. C.; Poli, C. H. E.; Barro, R. S. 2009. Screening native and cultivated tropical pastures for silvopastoral systems in Southern Brazil. In: Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles (1°., 2009, Posadas, Misiones, AR). Trabajos presentados. s.l., INTA. pp. 363-367.

103. _____.; Moot, D. J.; Pollock, K. M.; Peri, P. L.; Lucas, R. J. 2011. Do light and alfalfa responses to cloth and slatted shade represent those measured under an agroforestry system? (en línea). Agroforestry Systems. 81(2):157-173. Consultado nov. 2017. Disponible en https://doi.org/10.1007/s10457-010-9319-6

104. _____.; Porfirio da Silva, V.; Ribaski, J.; Soares, A. B.; Moraes, A.; Morais, H.; Saibro, J. C.; Barro, R. S. 2012. Estabelecimento de plantas forrageiras em sistemas de integração floresta - pecuária no Sul do Brasil. (en línea). In: Fontaneli, R. S.; dos Santos, H. P.; Fontaneli, R. S. eds. Forrageiras para integração lavoura – pecuária – floresta na região sul – brasileira. 2a. ed. Brasilia, EMBRAPA. pp. 435-460. Consultado dic. 2017. Disponible en http://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/118914/1/cap15.pdf

105. _____.; Barro, R. S.; Pontes, L. S.; Silva, J. L. S.; Porfirio da Silva, V.; Saibro, J. C. 2017. Seleção, manejo e produtividade do componente forrageiro em sistemas silvipastoris. In: Seminario en Sistemas Silvopastoriles de Producción Integrada para Maximizar la Rentabilidad (1°., 2017, Melo, UY). Trabajos presentados.

Melo, Polo Agroforestal UdelaR/CUCEL. pp. 42-51 (Integración Ganadería Forestación).

106. Viñoles, C.; Fedrigo, J. K.; Benitez, V.; Santa Cruz, R.; Posse, J. P. 2017. Estado actual de la investigación en sistemas silvopastoriles en Uruguay. In: Seminario en Sistemas Silvopastoriles de Producción Integrada para Maximizar la Rentabilidad (1°., 2017, Melo, UY). Trabajos presentados. Melo, Polo Agroforestal UdelaR/CUCEL. pp. 3-23 (Integración Ganadería Forestación).

107. Weiss, A.; Norman, J. M. 1985. Partitioning solar radiation into direct and diffuse, visible and near-infrared components. (en línea). Agricultural and Forest Meteorology. 34(2):205-213. Consultado mar. 2020. Disponible en https://doi.org/10.1016/0168-1923(85)90020-6

108. Williams, P. A.; Gordon, A. M.; Garrett, H.; Buck, L. E. 1997. Agroforestry in North America and its role in farming systems. In: Gordon, A. M.; Newman, S. M. eds. Temperate agroforestry systems. London, CAB International. pp. 9-84.

109. Willits, D. H. 2001. The effect of cloth characteristics on the cooling performance of external shade cloths for greenhouses. (en línea). Journal of Agricultural Engineering Research. 79(3):331-340. Consultado dic. 2018. Disponible en https://doi.org/10.1006/jaer.2001.0702

110. Wilson, J. R.; Hill, K.; 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. (en línea). Tropical Grasslands. 24:24-28. Consultado nov. 2019. Disponible en http://www.tropicalgrasslands.info/index.php/tgft/pages/view/tropicalGrasslands

111. _____.; Ludlow, M. M. 1991a. The environment and potential growth of herbage under plantations. (en línea). In: Forages for Plantation Crops (32nd., 1990, Sanur Beach, Bali, Indonesia). Proceedings. Canberra, ACIAR (Australian Centre for International Agricultural Research). pp. 10-24. Consultado nov. 2019. Disponible en http://ageconsearch.umn.edu/record/134644/files/PR032.pdf

112. _____.; Wild, D. W. M. 1991b. Improvement of Nitrogen nutrition and grass growth under shading. (en línea). In: Forages for

Plantation Crops (32nd., 1990, Sanur Beach, Bali, Indonesia). Proceedings. Canberra, ACIAR (Australian Centre for International Agricultural Research). pp. 77-82. Consultado nov. 2019. Disponible en http://ageconsearch.umn.edu/record/134644/files/PR032.pdf

113. Wong, C. C.; Wilson, J. R. 1980. Effects of shading on the growth and nitrogen content of Green Panic and Siratro in pure and mixed swards defoliated at two frequencies. (en línea). Australian Journal of Agricultural Research. 31(2):269-285. Consultado set. 2017. Disponible en https://doi.org/10.1071/AR9800269

114. _____.; Rahim, H.; Mohd Sharudin, M. A. 1985. Shade tolerance potencial of some tropical forage for integration with plantations. I Grasses. MARDI Research Bulletin. 13(3):225-247.

115. _____. 1991. Shade tolerance of tropical forages: a review. (en línea). In: Forages for Plantation Crops (32nd., 1990, Sanur Beach, Bali, Indonesia). Proceedings. Canberra, ACIAR (Australian Centre for International Agricultural Research). pp. 64-69. Consultado nov. 2019. Disponible en http://ageconsearch.umn.edu/record/134644/files/PR032.pdf

116. _____.; Stür, W. W. 1995. Mechanisms of persistence in tropical forages to defoliation under shade. (en línea). In: Integration of Ruminants into Plantation Systems in Southeast Asia (64th., 1995, Canberra). Proceedings. Canberra, ACIAR (Australian Centre for International Agricultural Research). pp. 37-41. Consultado nov. 2019. Disponible en https://www.aciar.gov.au/node/7586

117. _____.; _____. 1996. Persistence of tropical forage grasses in shaded environments. (en línea). The Journal of Agricultural Science. 126(2):151-159. Consultado nov. 2019. Disponible en https://doi.org/10.1017/S0021859600073081

118. Zhang, X.; Gu, H.; Zhong, X.; Zhang, J. 2010. Path coefficient and cluster analyses of yield and morphological traits in *Pennisetum purpureum.* (en línea). Tropical Grasslands. 44:95-102. Consultado set. 2019. Disponible en http://www.tropicalgrasslands.info/index.php/tgft/pages/view/tropicalGrasslands

119. Zuloaga, F. O. A.; Morrone, O. 2005. Revisión de las especies de *Paspalum* para América del Sur Austral: Argentina, Bolivia, Sur del Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay. St. Louis, Missouri, Missouri Botanical Garden. 297 p.