

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE AGRONOMÍA

COMPORTAMIENTO DE TRES ESPECIES C4 BAJO
CONDICIONES DE SOTOBOSQUE

por

Gonzalo AMARILLO CÓRDOBA
María Eugenia CABRERA BURGUES
Javier FRIGERIO SCALA

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

MONTEVIDEO
URUGUAY
2021

Tesis aprobada por:

Director:

Ing. Agr. Jaime González Tálce

Ing. Agr. Jean Kássio Fedrigo

Ing. Agr. Pablo Speranza

Fecha: 26 de mayo de 2021

Autores:

Gonzalo Amarillo Córdoba

María Eugenia Cabrera Burgues

Javier Frigerio Scala

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer en primer lugar a nuestros padres, hermanos, novios y amigos por el apoyo constante durante toda la carrera.

También queremos agradecer a nuestros tutores, al Ing. Agr. Jaime González Tálce y al Ing. Agr. Jean Kássio Fedrigo por conducir la tesis, por el tiempo brindado, los conocimientos transmitidos durante el proceso y por su colaboración en la etapa de campo.

Al personal de la Estación Experimental Prof. Bernardo Rosengurt (EEBR) de la Facultad de Agronomía de UdelaR y al polo Agroforestal.

Al personal de biblioteca de la Facultad de Agronomía cuya colaboración facilitó la realización de este trabajo.

A todas las personas que de alguna u otra manera han hecho posible llegar al final de esta etapa y a los buenos compañeros y docentes que hicieron que pudiéramos disfrutar del proceso de la carrera.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES.....	VI
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
2. <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u>	3
2.1. <u>SISTEMAS AGROFORESTALES</u>	3
2.1.1. <u>Clasificación de los sistemas agroforestales</u>	3
2.1.1.1. Sistemas silvopastoriles.....	5
2.1.1.2. Sistemas silvopastoriles en Uruguay.....	6
2.1.2. <u>Beneficios de los sistemas silvopastoriles</u>	6
2.1.3. <u>Modificación de las condiciones ambientales por la presencia de árboles</u>	7
2.1.3.1. Radiación solar.....	7
2.1.3.2. Temperatura.....	9
2.1.3.3. Viento y humedad del aire	10
2.1.3.4. Calidad de suelo.....	11
2.1.3.5. Relaciones hídricas.....	12
2.1.4. <u>Interacción árbol-animal</u>	14
2.1.5. <u>Interacción árbol-pastura</u>	14
2.2. <u>COMPONENTES VEGETALES DEL SISTEMA SILVOPASTORIL</u>	15
2.2.1. <u>Gramíneas</u>	15
2.2.1.1. Definición y características estructurales.....	16
2.2.1.2. Influencia del sombreado en su crecimiento.....	18
2.2.1.3. Biosíntesis de pigmentos en las plantas bajo sombra.....	18
2.2.2. <u>Género Paspalum</u>	20
2.2.2.1. <i>Paspalum dilatatum</i>	21
2.2.2.2. <i>Paspalum notatum</i>	22
2.2.2.3. <i>Paspalum umbrosum</i>	22
2.2.3. <u>Eucalyptus</u>	22
2.2.3.1. <i>Eucalyptus dunnii</i> – Centro de origen e introducción a Uruguay.....	22
2.2.3.2. Características morfológicas	23
2.2.3.3. Características maderables y papeleras.....	24
2.3. <u>HIPÓTESIS</u>	25

3. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	26
3.1. <u>VARIABLES AMBIENTALES</u>	27
3.1.1. <u>Temperatura y humedad relativa</u>	27
3.2. <u>VARIABLES DE RESPUESTA</u>	27
3.2.1. <u>Dinámica poblacional de macollos</u>	29
3.2.2. <u>Materia seca</u>	29
4. <u>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</u>	29
4.1. <u>CHARACTERIZACIÓN CLIMÁTICA</u>	29
4.1.1. <u>Régimen de precipitaciones</u>	32
4.1.2. <u>Temperatura y humedad relativa</u>	34
4.1.3. <u>Índice de temperatura y humedad</u>	35
4.2. <u>DENSIDAD Y DINÁMICA POBLACIONAL DE MACOLLOS</u>	37
4.2.1. <u>Tratamiento pleno sol</u>	38
4.2.2. <u>Tratamiento borde</u>	39
4.2.3. <u>Tratamiento interior</u>	40
4.2.4. <u>Mortalidad y natalidad de macollos</u>	41
4.2.5. <u>Macollos por planta</u>	42
4.3. <u>SUPERVIVENCIA DE MACOLLO</u>	43
4.3.1. <u>Tratamiento pleno sol</u>	43
4.3.2. <u>Tratamiento borde</u>	44
4.3.3. <u>Tratamiento interior</u>	44
4.4. <u>PRODUCCIÓN DE BIOMASA</u>	45
4.4.1. <u>Biomasa por macollo</u>	50
4.4.2. <u>Materia seca acumulada</u>	53
4.4.3. <u>Relación hoja/biomasa</u>	55
4.4.4. <u>Producción absoluta de materia seca en hojas</u>	58
5. <u>CONCLUSIONES</u>	59
6. <u>RESUMEN</u>	60
7. <u>SUMMARY</u>	61
8. <u>BIBLIOGRAFÍA</u>	62

LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Cuadro No.	Página
1. Clasificación de los sistemas agroforestales según la función del componente forestal.....	4
2. Número de macollos por planta.....	40
3. Análisis de varianza de materia seca.....	45
4. Producción de ms total por fecha.....	47
5. Porcentaje de biomasa que corresponde a hojas para <i>P. umbrosum</i> y <i>P. dilatatum</i>	50
6. Kilogramos de ms/há en hojas.....	54
Figura No.	
1. Clasificación de los sistemas agroforestales según los cultivos asociados.....	5
2. Beneficio neto del sistema.....	7
3. Distribución natural de <i>Eucalyptus dunnii</i> en Australia.....	23
4. Vista de los tratamientos borde e interior.....	26
5. Volumen de lluvias acumulado mensualmente en la unidad experimental.....	29
6. Promedio mensual de la temperatura atmosférica máxima diaria para los diferentes tratamientos.....	30
7. Temperatura atmosférica media mensual para los diferentes tratamientos.....	31

8. Índice de temperatura y humedad en base a temperatura máxima mensual para los diferentes tratamientos.....	32
9. Índice de temperatura y humedad en base a temperatura media mensual para los diferentes tratamientos.....	33
10. Patrón demográfico de macollaje de <i>P. umbrosum</i> y <i>P.dilatatum</i> en tratamiento pleno sol.....	34
11. Patrón demográfico de macollaje de <i>P. umbrosum</i> y <i>P.dilatatum</i> en tratamiento borde.....	35
12. Patrón demográfico de macollaje de <i>P. umbrosum</i> y <i>P.dilatatum</i> en tratamiento interior.....	35
13. Porcentaje de mortalidad de macollos por fecha.....	39
14. Porcentaje de natalidad de macollos por fecha.....	40
15. Supervivencia de macollos.....	41
16. Vida media para las especies <i>P. dilatatum</i> y <i>P. umbrosum</i> para cada tratamiento.....	42
17. Producción de biomasa por macollo para las especies <i>P. dilatatum</i> y <i>P. umbrosum</i> para cada tratamiento.....	44
18. Materia seca acumulada (Kg/ms/há) durante todo el período de evaluación para las especies <i>P. dilatatum</i> y <i>P. umbrosum</i> en los tres tratamientos.....	45
19. Tasa de crecimiento diario (Kg/ms/há/día) durante todo el período de evaluación para las especies <i>P. dilatatum</i> y <i>P. umbrosum</i> para los tres tratamientos.....	46
20. Producción de <i>P. dilatatum</i> (Kg/ms/há) discriminada por fecha de corte para los diferentes tratamientos.....	48

21. Producción de <i>P. umbrosum</i> (Kg/ms/há) discriminada por fecha de corte para los diferentes tratamientos.....	49
22. Kilogramos de ms acumulada en hojas por tratamiento para <i>P. dilatatum</i> y <i>P. umbrosum</i>	53
23. Producción de ms en hojas por fecha de <i>P. dilatatum</i> para los diferentes tratamientos.....	55
24. Producción de ms en hojas por fecha de <i>P. umbrosum</i> para los diferentes tratamientos.....	56

1. INTRODUCCIÓN

En Uruguay, la producción agropecuaria tiene un peso significativo sobre la economía del país, representando el 5,6% del PBI en 2018. El PBI agropecuario mide la producción menos los costos de producción. Si se considera el agronegocio en su conjunto (insumos, agroindustrias, servicios conexos, etc.), el sector responde a cerca del 30% del PBI total (MGAP. DIEA, 2019).

Los diversos rubros productivos se han ido desplazando entre sí, siendo la agricultura y la forestación los que mostraron mayor expansión. Desde principio de siglo, la superficie dedicada a la agricultura de secano paso de 350.000 hectáreas a superar el millón de hectáreas para el año 2010. Esto permitió que las exportaciones de granos y derivados superaran por primera vez en la historia las exportaciones de carne vacuna. Por su parte, la forestación también presentó un incremento muy pronunciado de la superficie de bosque, superando el millón de hectareas en 2011. Este incremento fue impulsado en gran parte por la Ley 15.939/87, la cual brindaba incentivos para instalar el rubro en el país, establecer los suelos de prioridad forestal en Uruguay y proteger el bosque nativo. Esto se combinó con políticas de estado que favorecían proyectos de inversion en el rubro. Actualmente, existen 1.243.000 hectareas afectadas de bosque plantados (MGAP. DIEA, 2019).

La creciente incorporación de plantaciones forestales ha desplazado tierras tradicionalmente ganaderas. Esto se presenta como una oportunidad para complementar sistemas ganaderos y forestales, donde la diversificación de productos parece ser el camino hacia una producción más sustentable y productiva. Esta complementación entre ambos sistemas productivos en la misma unidad de superficie se conoce como sistema silvopastoril. Estos combinan plantaciones forestales con pasturas y animales. Son utilizados con el fin de incrementar la productividad del suelo y el beneficio neto del sistema en el largo plazo. Si se cuenta con un buen diseño de plantación, se eligen especies adecuadas y se manejan apropiadamente, permitiría reducir el riesgo a través de la diversificación de salidas del sistema y atenuar los efectos del estrés ambiental sobre las plantas y animales. El pastoreo reduce el material combustible y por ende disminuye el riesgo de incendios. Además, genera ingresos a corto plazo que atenúan el costo financiero de la inmovilización de capital que implica una plantación forestal.

La información científica de sistemas silvopastoriles que se ha generado en Uruguay proviene de sistemas que no fueron expresamente planeados para explorar la sinergia de todos sus componentes. El tiempo que requieren las

rotaciones forestales imposibilita el estudio de muchas combinaciones de especies y arreglos espacio-temporales.

Por otra parte, es primordial la estabilidad de la producción forrajera tanto estacional como en el largo plazo para la producción ganadera. La incorporación de especies c4 con buena digestibilidad cumple una función importante en el sistema debido a su producción estival, su eficiencia en el uso de nitrógeno y capacidad de secuestro de carbono, además del mayor desarrollo de parte subterránea, su persistencia y resistencia al pastoreo. Sin embargo, los programas de mejoramiento genético en gramíneas se han enfocado en sistemas productivos convencionales sin adaptación a condiciones de sotobosque. La adaptación y evaluación de plantas forrajeras en estos sistemas comienza a tomar un rol importante en el futuro de la producción agropecuaria. Las especies más tolerantes al sombreado podrían ser una innovación en el silvopastoreo.

La producción de carne en Uruguay está basada en pasturas naturales, conformadas por una alta diversidad de especies que se adaptan al pastoreo directo. Estas pasturas están dominadas por especies estivales, dentro de las cuales se encuentran *Paspalum dilatatum* y *Paspalum notatum*, las cuales han demostrado en otros trabajos buena productividad y calidad forrajera. A su vez, han sido reportadas como tolerantes a la sombra y aptas para uso silvopastoril. Por otra parte, existen reportes donde se demuestra que *Paspalum umbrosum* suele encontrarse en zonas sombreadas, bajo especies arbóreas o arbustivas. Esta especie presenta cualidades similares a *P. dilatatum*, pero no existen reportes de su comportamiento en sotobosque. Además, las pasturas están conformadas tanto por especies c3 como c4. Éstas se diferencian en su ciclo metabólico y en el compuesto carbonado que funciona como precursor de la fotosíntesis. Las especies c4 presentan adaptaciones morfológicas que permiten disminuir al mínimo la fotorrespiración y aumentar la eficiencia fotosintética en condiciones donde la luz no es limitante.

Para lograr un manejo exitoso, no solo es necesario conocer el comportamiento individual de los componentes del sistema sino también de las múltiples interacciones que se dan entre ellos. Por este motivo, es pertinente estudiar con mayor profundidad los sistemas de producción mixtos.

Se planteó como objetivo evaluar el comportamiento de *P. dilatatum*, *P. notatum* y *P. umbrosum*, bajo tres condiciones de luminosidad, determinada por su posición respecto a un monte de *Eucalyptus dunnii*: interior, borde del monte y sol pleno.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

El área total de bosques en el mundo es de 4.060 millones de hectáreas, que representa el 31% de la superficie total de la tierra (FAO, 2020). Casi la mitad de las tierras agrícolas del mundo presentan al menos un 10% de cobertura de dosel, lo que equivale a más de 1.000 millones de hectáreas de tierra. Esto sugiere que la agroforestería está muy extendida (Zomer et al., 2009). Dentro de esta superficie se desarrollan diversas técnicas de manejo de la tierra, entre ellas, los sistemas agroforestales.

2.1. SISTEMAS AGROFORESTALES

Éstos se definen como un conjunto de técnicas de manejo de tierra en que árboles y arbustos son combinados con cultivos herbáceos y/o animales con el propósito de optimizar el rendimiento en forma sostenida. Los arreglos entre éstos pueden ser espaciales o en secuencias en el tiempo (Combe y Budowski, 1979a).

El ajuste de las técnicas de manejo de tierras para aprovechar al máximo la combinación de los diferentes componentes del sistema determina que la investigación de estos sistemas se basa en tres hipótesis principales. Desde el punto de vista económico, se sostiene que las combinaciones agroforestales permiten obtener ingresos netos superiores por unidad de superficie, comparado con los ingresos de cada componente por separado. Desde una visión ecológica se asume que los árboles cooperan a la conservación del medio ambiente y del suelo, en especial cuando las especies se arreglan de una forma que se asemeje a sucesión natural de la vegetación del lugar. También generan impactos importantes sobre el microclima, fauna y sobre otros factores que afectan el equilibrio ecológico. Por último, la hipótesis silvícola afirma que los árboles dentro del sistema deben ser manejados según los principios de la silvicultura clásica, tomando en cuenta las exigencias particulares de los cultivos (Combe, 1979b).

2.1.1. Clasificación de sistemas agroforestales

Los sistemas agroforestales han sido clasificados según diferentes criterios.

Según la función principal del componente arbóreo en: sistemas agroforestales de producción, de protección y de servicio. Dentro de los primeros se incluyen aquellos donde la especie leñosa representa un alto valor en si misma. Mientras en la segunda el valor está más asociado al rol que cumple en otro componente que no es el leñoso (Cuadro No. 1)

Cuadro No. 1. Clasificación de los sistemas agroforestales según la función principal del componente forestal y sus respectivos ejemplos

Función principal del componente forestal	
Producción	Protección y servicios
Pastoreo en bosques	Cercos vivos
Árboles de valor asociados a pastizales	Barreras cortavientos
Árboles frutales asociados a pastizales	Árboles de sombra
Agrosilvicultura	Árboles para conservación y mejoramiento del suelo
Árboles forrajeros	Árboles rodeando estanques

Fuente: extraído de Combe y Budowski (1979a).

Según el peso de los componentes asociados donde se distinguen: sistemas silvopastoriles, silvoagrícolas o agrosilvopastoriles (Combe y Budowski, 1979a). Un sistema silvopastoril se define como un tipo de sistema agroforestal donde la producción animal y leñosas perennes interactúan entre sí, bajo un sistema de manejo integral (Pezo e Ibrahim, 1998), mientras que un sistema silvoagrícola es la combinación del componente arbóreo con cultivos agrícolas y el agrosilvopastoril la combinación del componente arbóreo con los cultivos y la ganadería.

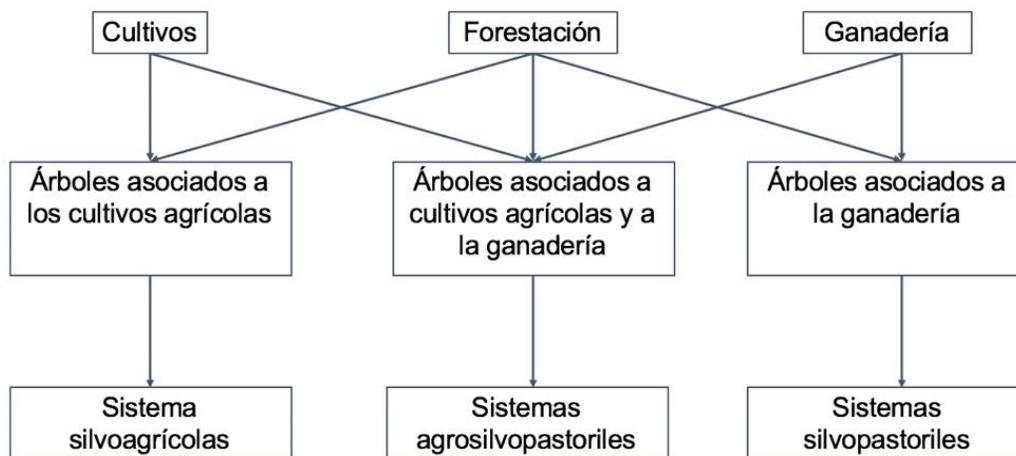


Figura No. 1. Clasificación de los sistemas agroforestales según los cultivos asociados

Fuente: elaborado en base a Combe y Budowski (1979a).

También se clasificaron los SAF. según la distribución en el tiempo en: permanentes si el sistema se mantiene durante una o más rotaciones del componente forestal o temporales cuando el sistema tiene una duración menor a una rotación del componente forestal (Combe y Budowski, 1979a).

Por último, los SAF. también se pueden clasificar de acuerdo a su distribución en el espacio en regulares, cuando el componente forestal se encuentra entre los otros componentes o en irregulares, cuando el componente forestal se sitúa a un lado o alrededor de los otros componentes con los que está asociado (Combe y Budowski, 1979a).

2.1.1.1. Sistemas silvopastoriles

El diseño del sistema debe permitir la producción de forraje como la obtención de los productos del bosque (Feldhake y Belesky, 2009). Un sistema silvopastoril correctamente implementado permite mejorar las interacciones ecológicas beneficiosas. Éstas serán manifestadas a través de mejoras en el rendimiento por unidad de área, eficiencia en el uso de recursos y mejoras en aspectos ambientales (Peri et al., 2016). Esto genera la posibilidad de aprovechar la sinergia entre los componentes del sistema (Varella et al., 2009), integrando productos con escalas económicas temporalmente distintas en el mismo espacio.

2.1.1.2. Sistemas silvopastoriles en Uruguay

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 (Fedrigo et al., 2017).

Actualmente, existen 1.820.000 hectáreas afectadas por la forestación, tanto nativa como plantadas, donde pastorea el 3-5% de la población de ganado de carne del Uruguay.¹ El área efectiva es aproximadamente 1.000.000 de hectáreas. Los sistemas silvopastoriles adoptados en Uruguay se caracterizan por ser plantaciones de alta densidad para producción de pulpa o madera para aserrío (1200 a 1600 árboles/há). El crecimiento del forraje ocurre solamente en el 30-40% de la tierra que permanece sin plantar ya que las plantaciones limitan su producción (Cubbage et al., 2012).

En el presente es escasa la implementación de sistemas silvopastoriles explícitamente planeados, alcanzando las 6300 hectáreas (Sancho et al., 2021), ya que presenta limitantes por falta de tecnología multi rubro y la falta de predios piloto para difusión de resultados y datos científicos. Además, existen otras limitaciones como la falta de valoración de los servicios ecosistémicos de este tipo de sistema y una percepción social de que la forestación a gran escala compite con la ganadería por el uso del suelo (Pastorini y Acosta, 2011). A pesar de esto, ha sido promovida a través de exoneraciones impositivas y créditos blandos por el Programa Ganadero del MGAP (Tamosiunas, 2015).

2.1.2. Beneficios de los sistemas silvopastoriles

Los sistemas silvopastoriles presentan múltiples beneficios: además de su rol en la diversificación de los ingresos, logran reducir el riesgo de incendio, disminución del estrés ambiental por temperaturas del aire fuera del rango óptimo, tanto para el desarrollo de animales como de plantas y mejorar las características del suelo.

Debido a que estos sistemas permiten la producción de árboles y ganado en la misma unidad productiva, se genera una diversificación de los ingresos agrícolas para reducir riesgos económicos de la venta de madera y/o animales (Pang et al., 2017).

¹ Posse, J. 2019. Com. personal.

El pastoreo en plantaciones contribuye a reducir la biomasa y por lo tanto la incidencia de incendios haciendo innecesaria la limpieza de pastos y malezas en el bosque, caminos y cortafuegos, reduciendo los costos (Borel, 1987).

Otro beneficio que brinda este tipo de sistema es la disminución de la amplitud térmica, aportando sombra durante el verano y disminuyendo la velocidad del viento durante la noche. Estas condiciones de pastoreo representan un menor gasto metabólico para el animal y consecuentemente una mayor eficiencia de conversión. Por otro lado, la pastura que se desarrolla en los espacios remanentes entre los árboles también obtiene los beneficios de la termorregulación (Figura No.2). El beneficio neto del sistema consiste en sumar a la producción de madera, la ganancia que obtiene la pastura por el crecimiento en condiciones de sotobosque, menos la pérdida de biomasa que se genera por la intercepción de radiación y por el espacio ocupado por árboles (Lefroy y Scott 1994, Abel et al. 1997).

Además, generan beneficios sobre la conservación del suelo: mantenimiento de la fertilidad, control de la erosión, mejora del microclima, agua y secuestro de carbono (Pang et al., 2017).

Por lo tanto, estos sistemas pueden ser más productivos biológicamente, rentables y sostenibles que los monocultivos forestales o la producción netamente animal (Pang et al., 2017).

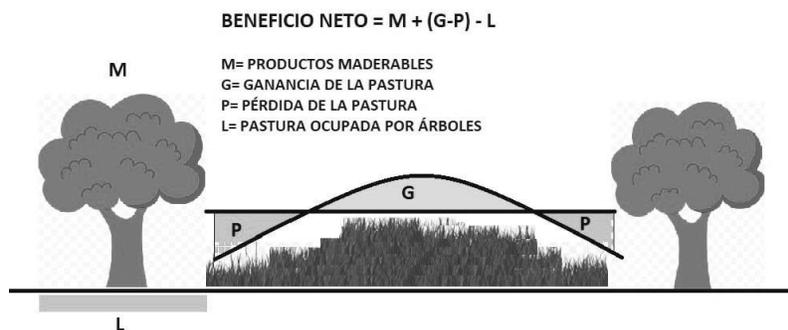


Figura No. 2. Beneficio neto del sistema

Fuente: adaptado de Lefroy y Scott (1994), Abel et al. (1997).

2.1.3. Modificación de las condiciones ambientales por la presencia de árboles

2.1.3.1. Radiación solar

Los sistemas silvopastoriles permiten captar e integrar al sistema una gran cantidad de radiación solar producto del aprovechamiento por parte de los distintos estratos (Budowski, 1981). La radiación solar que utilizan las plantas para sus procesos fotosintéticos es la radiación P.A.R. (Radiación fotosintéticamente activa), visible por el ojo humano y comprende las longitudes de onda entre 400 y 700 nm (De las Rivas, 2000).

El principal factor limitante para el crecimiento de las pasturas en sistemas silvopastoriles es la cantidad de luz que atraviesa los árboles y alcanza el estrato más bajo (Shelton et al., 1987). Según la ecuación de Beer-Lamberts, la cantidad de radiación que atraviesa el dosel de los árboles va a depender del coeficiente de extinción de la luz (K) y del IAF. El K es un coeficiente que depende de la inclinación, disposición y tamaño de las hojas. Cuanto mayor es el coeficiente K en un sistema, mayor proporción de luz está siendo interceptada por la copa a igual IAF (Johnson y Lakso, 1991). Todas las especies tienen un coeficiente K diferente y por lo tanto interceptarán mayor o menor cantidad de luz. Esto hace que algunas especies sean más aptas para formar parte de sistemas silvopastoriles (Fedrigo et al., 2018).

Las diferencias en producción de madera entre diferentes especies del género *Eucalyptus*, se encuentran mayormente determinadas por diferencias en la eficiencia fotosintética (aproximadamente 70%). También se pueden explicar por diferencias en la intercepción de luz, pero en menor medida (Mattos et al., 2020). Esta afirmación es promisoría para la implementación de sistemas silvopastoriles, porque sugiere que, para producir mayor cantidad de madera, no es necesario apuntar hacia altos valores de intercepción de luz, sino que la selección se orientaría hacia especies con mayor eficiencia de uso de luz.

La modificación de la relación R:RL, captada por el fitocromo determina cambios en el crecimiento de las herbáceas. Los fitocromos son sensores que utilizan las plantas para captar cambios en el ambiente en relación con la calidad y cantidad de luz incidente. Son proteínas solubles que se encuentran en semillas, hojas, tallos, raíces y demás órganos de la planta y aparecen en dos configuraciones intercambiables, denominadas Pr y Pfr. Estos fitocromos absorben energía lumínica en diferentes longitudes de onda y transforman su configuración. La forma Pr absorbe en el espectro de luz roja (directa) y se convierte en Pfr mientras que el Pfr absorbe luz roja lejana y se transforma en Pr, manteniéndose de esta forma un equilibrio dinámico entre las distintas formas de la proteína del fitocromo. Este equilibrio es percibido por las plantas, constituye

un índice de densidad y proximidad de vegetación. Si bien el crecimiento de las plantas está determinado por la radiación P.A.R. absorbida, este equilibrio entre luz roja y luz roja lejana incide directamente en los parámetros de crecimiento que van a determinar la tolerancia a la sombra de la planta (Martínez et al., 2002).

El concepto de tolerancia a la sombra ha sido abordado desde muchos campos científicos. Desde un punto de vista fisiológico, la tolerancia a la sombra de una planta se define como la capacidad de una especie de adaptarse morfológicamente a bajos niveles de intensidad de luz. Si se hace referencia a una especie en particular, la tolerancia a la sombra de dicha especie está definida por la mínima P.A.R. a la cual puede sobrevivir (Baltzer y Thomas, 2007). No todas las forrajeras responden de igual manera a la incidencia de energía lumínica, la P.A.R. absorbida debe estar por encima del punto de compensación para que la planta no muera (Pang et al., 2017). La radiación solar de mayor calidad, constituida por longitudes de onda de alta efectividad fotosintética (fracciones rojo y azul), es absorbida mayormente por el componente arbóreo, y los espectros luminosos de calidad inferior son los que llegan al estrato herbáceo (Feldhake y Beleski, 2009). Aquellas adaptaciones de las plantas que toleran condiciones de baja luminosidad, generalmente no son compatibles con aquellas plantas que están adaptadas a desarrollarse en el extremo de las condiciones de alta luminosidad. Difícilmente una planta pueda comportarse de forma óptima en ambos extremos del gradiente luminoso. Desde un punto de vista biológico, la tolerancia a la sombra debería también abarcar las funciones reproductivas de la planta para completar todo el ciclo de vida. Muchas plantas pueden estar adaptadas a sobrevivir y crecer en condiciones de baja luminosidad, pero no todas ellas logran reproducirse en tales condiciones (Valladares y Niinemets, 2008).

En términos generales, las plantas con ciclo fotosintético tipo c_3 tienen un efecto sobre la tasa de crecimiento bajo sombra menos acentuado que plantas c_4 . Las especies forrajeras creciendo bajo sombra tienden a desarrollar hojas más largas y finas (Sanderson et al., 1997). Este sistema de adaptación tiende a mejorar su habilidad competitiva para interceptar luz y reducir su tasa de respiración. Sin embargo, la prioridad que se le da al desarrollo foliar afecta la disponibilidad de fotosintatos para otros órganos y procesos, pudiendo resultar afectado el desarrollo radicular y las funciones reproductivas (Burton et al., 1959).

El sombreado también tiene un efecto en la tasa de producción de macollos. Se ha reportado que generalmente las especies forrajeras creciendo en sol pleno tienen una capacidad de macollaje mayor a la misma especie creciendo a la sombra, debido a los receptores de luz presentes en las plantas (fitocromos) (Gautier et al. 1999, Granier y Tardieu 1999). Las plantas que crecen con un sombreado más intenso tienen una mayor relación hoja/tallo. Esto se

presenta como una adaptación morfológica a condiciones de sombra y una ventaja competitiva (Velasco y Zebadúa, 2002).

El factor más determinante de la cantidad de materia seca que crece bajo el dosel es el marco de plantación de los árboles. El diseño de la plantación y la orientación de las filas en relación a los puntos cardinales pueden definir la cantidad de luz que llega a la pastura. La producción de pasto aumenta mayormente en función del espaciamiento, en comparación con las variaciones en la altura de los árboles (Abel et al., 1997).

2.1.3.2. Temperatura

Se afirma que el monte tiene un efecto amortiguador o buffer, que permite disminuir la amplitud térmica. Las temperaturas máximas del aire durante los meses calurosos serán menores gracias a la sombra, mientras que el efecto reductor en la velocidad del viento podría aumentar las temperaturas mínimas durante los meses más fríos. Los árboles mitigan el estrés térmico sufrido por la pastura debido a la sombra proporcionada, reduciendo la temperatura del aire y consecuentemente la demanda atmosférica (Baruch y Fisher, 1991). Esto disminuye la tasa de transpiración de la pastura, reduciendo las pérdidas de agua a través de los estomas. Mientras que en verano el monte ayudaría a disminuir la temperatura del aire, reduciendo el estrés térmico que provoca cierre estomático en gramíneas, en invierno serviría como refugio a las bajas temperaturas, aumentando la temperatura del aire (Fedrigo et al., 2017).

La sombra no sólo ayuda a disminuir la temperatura del aire, sino que también permite disminuir la temperatura del suelo, que puede llegar a temperaturas inhibitorias de procesos fisiológicos en zonas sin árboles (Wang et al., 2003).

2.1.3.3. Viento y humedad del aire

Otro aspecto fundamental es la disminución en la velocidad del viento que proveen los árboles ya que permite reducir las pérdidas de humedad del suelo, generando un mejor medio de crecimiento para las plantas (Solangaarachchi y Harper 1987, Sotomayor et al. 2009). Se ha estudiado que, en condiciones de sequía, la presencia de cortinas de viento puede disminuir hasta en un 20% la tasa de evapotranspiración en el suelo y en la cobertura vegetal (Gutiérrez et al., 1996).

Resulta importante mencionar el efecto del monte sobre la humedad relativa del aire. Gracias a la disminución en la velocidad del viento y aireación,

se logra aumentar la humedad relativa del microambiente generado bajo el monte (Saravia y Cruz, 2003).

La variación de temperatura está directamente relacionada con la densidad del monte y con el arreglo espacial (Cabrera et al., 2016). Estos fenómenos pueden aumentar la producción de materia seca de una pastura creciendo a bajas densidades de un sistema agroforestal, comparada con la producción de una pastura creciendo a pleno sol (Combe y Budowski, 1979a).

2.1.3.4. Calidad del suelo

Dentro de los objetivos de los SAF, se busca aumentar la eficiencia en el uso de los recursos naturales, proporcionando una mejor calidad del suelo, mayor reciclaje de nutrientes y capacidad de secuestro de carbono (Salton et al., 2014).

La incorporación de árboles a un sistema de pasturas genera una disminución de la densidad real del suelo, aumentando el tamaño y porcentaje de los macro y microporos favoreciendo la retención de agua, la circulación de aire y la facilidad de penetración de las raíces. Este beneficio es atribuido a la mayor actividad de los microorganismos en los horizontes superiores debido a que la hojarasca de los árboles es más preferida por la fauna del suelo que los restos en descomposición provenientes de la pastura (Mordelet y Le Roux, 2006).

La incorporación gradual de nutrientes a través de la biomasa de los árboles es un medio importante de enriquecimiento del suelo, denominado reciclaje de nutrientes. Los niveles de P, K, Ca y materia orgánica presentan mayores diferencias si se comparan mediciones tomadas de sistemas agroforestales con sistemas sin presencia de árboles. Esto se adjudica principalmente a una mayor tasa de mineralización en suelos con árboles. La tasa de mineralización de los restos depende en gran medida de la relación C/N (Ovalle y Avedao, 1984).

La forestación tiene gran potencial en la captación de carbono, que colabora con la mitigación de la producción de gases con efecto invernadero. La captación de carbono de los sistemas silvopastoriles ocurre vía el suelo y vía el árbol. El almacenamiento de carbono en los suelos es el balance entre la incorporación de material vegetal muerto, es decir, hojarasca y raíces y las pérdidas durante los procesos de descomposición y mineralización (FAO, 2007). Comúnmente, se destaca que las plantaciones de madera de ciclo largo para aserrío contribuirían en mayor medida a la mitigación de la producción de gases de efecto invernadero. Son mayores los volúmenes por hectárea que en plantaciones de ciclo más corto (para pulpa). Sin embargo, en el mismo periodo de tiempo es probable que no existan diferencias importantes en la cantidad de

carbono fijado por ambas opciones. Las especies para pulpa son de crecimiento más rápido y fijan más dióxido de carbono en sus tejidos en menos tiempo (Alfaro, 1997).

2.1.3.5. Relaciones hídricas

Cuando se compara un sistema pastoril con un sistema silvopastoril, en este último, una gran proporción de las precipitaciones son interceptadas por las copas de los árboles, éstas se evaporan a la atmósfera o mediante escurrimiento o goteo llegan a la superficie del suelo (Breshears et al., 1997). La cobertura herbácea reduce el impacto de la gota de lluvia sobre la superficie del suelo, disminuyendo la erosión y el escurrimiento superficial. Como consecuencias, aumenta la infiltración de agua en el suelo mejorando el uso del agua de lluvia. Esto es facilitado por el desarrollo del sistema radicular de los árboles, que favorece las condiciones físicas del suelo, mejorando su estructura, aumentando la porosidad y la capacidad de retención de agua (Hernández, 1998). Es esperable que se genere una variación en las condiciones hídricas del sotobosque y como consecuencia, del potencial hídrico de las pasturas debido a la mayor macroporosidad observada debajo de los árboles que genera una mejora en la infiltración de agua (Mordelet y Le Roux, 2006).

El efecto protector que ejercen las especies leñosas sobre el estrato herbáceo genera que se mantengan las condiciones de humedad por más tiempo en el suelo y disminuyen las tasas de pérdida de agua en periodos secos (Wilson y Ludlow 1991a, Wilson y Wild 1991b, Silva et al. 2011). La presencia del dosel arbóreo produce una disminución en las tasas de transpiración de las especies del sotobosque. Se ha podido determinar que zonas con mayor densidad de vegetación leñosa presentan mayor contenido de humedad que zonas despejadas de esta vegetación (Breshears et al., 1997).

Aunque el sistema radicular de herbáceas no alcanzaría los mismos recursos que las raíces profundas de los árboles, se puede producir competencia por agua en la zona de horizontes superficiales donde se solapan las raíces de ambos componentes. Además, es esperable que la mayor intensidad de competencia se produzca en las primeras etapas del establecimiento de la plantación forestal y es aún más intensa en las filas de plantación (Fernández et al., 2008).

2.1.4. Interacción árbol – animal

Uno de los principales beneficios de los sistemas silvopastoriles es la disminución de la amplitud térmica, generando múltiples beneficios en el confort de los animales. Los árboles atenúan las temperaturas extremas y reducen el

impacto de las lluvias y los vientos. El uso de árboles en sistemas de producción tiene un efecto positivo en la reducción del estrés calórico al generar microclimas en las áreas de pastoreo, los cuales permiten a los animales mantenerse en ambientes con temperaturas dentro o cerca de zona de termoneutralidad. Bajo la copa de los árboles se ha encontrado reducciones de temperatura entre 2 a 9 °C con relación a la encontrada en áreas abiertas (Wilson y Ludlow 1991a, Reynolds 1995).

Las principales variables meteorológicas que influyen en el estado térmico del cuerpo de los animales son: la temperatura del aire, la radiación solar, la humedad relativa, las precipitaciones y la velocidad del viento (Bavera et al., 2005). Estas son determinantes en el correcto funcionamiento de las actividades vitales de los animales, tales como: temperatura corporal, ingestión, digestión, respiración, circulación de la sangre y el estado de las glándulas de secreción interna (Alfonso 2001, Álvarez 2004). Como resultado, los rendimientos productivos disminuyen o aumentan considerablemente, al tiempo que se afecta el estado de salud de los animales (Bergerón y Lewis, 2002).

El índice de temperatura y humedad (ITH) relaciona las variables climáticas temperatura y humedad. Valores de 72 a 75 se consideran como el umbral máximo crítico para las razas Hereford x Angus (Rovira, 2014), aunque estos valores varían de acuerdo a la raza, edad y sexo. Se han reportado reducciones de hasta el 20% en la tasa de preñez cuando el ITH es mayor a 70 (Mellado et al., 2013). Por este motivo, los sistemas silvopastoriles son una opción para mitigar los efectos del estrés térmico ya que la sombra se encuentra distribuida, evitándose grandes traslados y generándose alternancias de momentos de sol y sombra, pudiendo incluso el animal estar pastoreando a la sombra durante las horas de máxima temperatura. Además, estos sistemas han reportado una mejor calidad de la pastura (Fedrigo et al., 2018), aumentando el aporte nutricional de la misma.

Por otro lado, también ofrecen protección cuando la temperatura ambiental es muy baja, las cuales pueden acentuarse cuando existen condiciones ventosas y de tormenta. En estas condiciones, el animal tiene que sacrificar parte de la energía que podría ser utilizada en procesos productivos para contrarrestar el frío y mantener su temperatura corporal. El efecto protector de las cortinas rompe vientos no solo se manifiesta en mejoras en la productividad, sino también la sobrevivencia de los animales, especialmente de los jóvenes, al disminuir la incidencia de neumonías (Pezo e Ibrahim, 1998).

Pezo e Ibrahim (1998) resumen los beneficios del efecto de la sombra aportado por los árboles en los siguientes:

- aumento del consumo de alimentos, con mayor tiempo dedicado al pastoreo y rumia
- menores necesidades de consumo de agua en animales
- aumento en la eficiencia de conversión alimenticia
- incrementos en ganancia de peso, producción de leche y lana, frente a similar oferta y calidad forrajera
- mejoras en el comportamiento reproductivo:
 - o pubertad mas temprana por mayor crecimiento en animales jóvenes y alargamiento de vida reproductiva útil.
 - o aumento en tasa de preñez
 - o mayor regularidad en ciclo estral
 - o reducción de pérdidas embrionarias y mejora en la líbido
- menor mortalidad en animales jóvenes debido a mejor condición corporal al parto, mayor producción de leche y mejoras en el peso al nacer.

2.1.5. Interacción árbol - pastura

Las pasturas son consideradas una de las formas más eficientes del control de la erosión (Bertoni y Lombardi Neto, 1993). Además, la incorporación adicional de árboles genera un estrato vegetal adicional que puede desempeñar un papel importante en la conservación y fertilidad del suelo (Carvalho y Xavier, 2005), como se verá más adelante.

Las limitaciones silvopastoriles se refieren principalmente a la competencia potencial entre árboles y pastizales por agua, luz y nutrientes, así como por recursos agrícolas como la tierra y la mano de obra (Pang et al., 2017). La competencia por estos primeros tres factores, como las posibles relaciones alelopáticas entre componentes son manifestaciones de interferencia, mientras que la fijación de nutrientes y el efecto de protección contra el viento que puedan ejercer los árboles son ejemplos de relaciones de facilitación. Las características morfológicas de ambos componentes van a estar definidos según la disponibilidad de factores de crecimiento, de la población de plantas, de su arreglo espacial y del manejo silvicultural al que están sometidos (Pezo e Ibrahim, 1998).

Se ha estudiado la capacidad de los árboles para explorar distintos nichos, accediendo a recursos no alcanzables para especies de gramíneas como, por ejemplo, agua y nutrientes en los horizontes más profundos del suelo (Mordelet y Le Roux, 2006). En aquellos casos donde se registra un aumento en la producción forrajera bajo sombra, los efectos podrían deberse principalmente a la mayor tasa de nitrógeno encontrada en esos suelos que se encuentran sombreados. La mayor proporción de nitrógeno disponible en suelo, sumado a

adaptaciones morfológicas a la sombra de las pasturas, su menor demanda hídrica, el aumento de agua disponible en el suelo y los cambios de la temperatura pueden resultar en una mayor producción de materia seca total. Este efecto es más acentuado en suelos de escasa fertilidad y menor disponibilidad de N (Carvalho y Xavier, 2005).

2.2. COMPONENTES VEGETALES DEL SISTEMA SILVOPASTORIL

2.2.1. Gramíneas

2.2.1.1. Definición y características estructurales

Las gramíneas componen una familia de plantas generalmente herbáceas. Son plantas angiospermas, monocotiledóneas, con tallos cilíndricos y con hojas insertas de forma alterna. Las flores se disponen en forma de espiga o panoja y el grano seco se encuentra cubierto por las escamas de la flor. Están compuestas por más de 12.000 especies y actualmente ocupan todos los nichos ecológicos del planeta, lo que destaca su gran capacidad de adaptación (Romero, 2015).

El potencial productivo de las gramíneas está determinado por variables ambientales no controlables como: radiación, temperatura y fotoperiodo (Nabinger y Carvalho, 2009). La expresión del potencial se refleja gracias a procesos morfogenéticos y características estructurales, determinando demanda de carbono por los órganos de la planta (Nabinger, 1996).

Las características estructurales determinan la capacidad de intercepción de luz de las plantas a través del índice de área foliar (Nabinger, 1996). El área foliar en gramíneas está determinada por el tamaño de hojas, la densidad de macollos y el número de hojas vivas por macollo (Nabinger y Carvalho, 2009).

La captación de energía está determinada por el aparato foliar y la proporción de energía interceptada depende de la superficie de hojas, lo cual se expresa a través del índice de área foliar (IAF), que es la relación entre superficie total de hojas y superficie de suelo que éstas ocupan (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, que es la relación entre el área foliar y la materia seca de hojas.

La densidad de macollos está directamente relacionada con cuatro parámetros morfogenéticos: la tasa de aparición foliar, la vida media foliar, la tasa de expansión foliar y la tasa de senescencia foliar. Estos parámetros determinan

la estructura de la planta (Lemaire y Chapman, 1996). Por ende, la densidad de una pastura va a depender del equilibrio entre estas cuatro variables.

Otro factor muy influyente en la estructura de la planta es la radiación incidente. Cuando las forrajeras alcanzan un número máximo de hojas vivas por macollo, por cada hoja nueva que aparece, la hoja más vieja entra en senescencia (Lemaire y Chapman, 1996).

2.2.1.2. Influencia del sombreado en su crecimiento

La luz es importante para las actividades diarias-estacionales de las plantas y su incidencia varía en intensidad, duración, composición espectral y distribución espacial. La luz que llega al estrato herbáceo en los sistemas arbolados puede clasificarse en cuatro: luz directa que penetra por los espacios del dosel, luz difusa, que penetra por vías similares a las de la luz directa, luz difusa transmitida a través de las hojas, con importantes alteraciones desde el punto de vista espectral y luz reflejada por el follaje y otros componentes estructurales del estrato arbóreo (Pentón y Blanco, 1997).

Como definición de tolerancia a la sombra, se puede mencionar la capacidad de una especie a adaptarse morfológicamente para mantener la producción bajo diferentes niveles de intensidad de luz (Ballaré y Casal 2000, Valladares y Niinemets 2008). Estos mecanismos de tolerancia a la sombra se ven representados en cambios en la morfología de la planta y se relacionan directamente con la altura y con el número de macollos por planta, que dependerá de los niveles de sombra que se alcancen en la explotación del sistema y de las especies que se involucren en la asociación (Alfonso y Monterubbianesi, 2006).

Se ha demostrado que, dependiendo de la densidad de árboles plantados, algunas gramíneas tienen potencial para producir igual o mejores rendimientos en sistemas agroforestales con sombra hasta 50%, que en pasturas abiertas, cuando no estén afectadas por la competencia con raíces de los árboles (Sharrow, 1999). Otros autores confirman que, en sistemas silvopastoriles, el porcentaje de material muerto, la relación hoja-tallo y el área foliar específica, mostrarían comportamientos favorables en comparación con un sistema de pasturas sin árboles (Alfonso et al., 2006).

El grado de iluminación que recibe el estrato herbáceo provoca variaciones en los rendimientos, modifica el contenido bioquímico de su biomasa e influye en los niveles de extracción y utilización de los nutrientes, lo que está relacionado con el estatus mineral del suelo y su dinámica, en interacción con otros factores naturales como el clima, la presencia de la macro y la microfauna

y la competencia de árboles, arbustos y otras plantas vecinas (Pentón y Blanco, 1997).

El efecto del sombreado se traduce en una disminución en la cantidad de carbohidratos que puede producir un individuo mediante la fotosíntesis. Las plantas creciendo a la sombra no pueden llegar a las tasas de acumulación de carbono que alcanzan las forrajeras a pleno sol (Varella et al., 2012). Este efecto puede generar una movilización de reservas de carbohidratos, generalmente desde reservas radiculares hacia la parte aérea. El filocrono y la tasa de macollaje se ven significativamente afectadas creciendo bajo sombra, lo que puede determinar una menor eficiencia de rebrote (Baldissera et al., 2014). Dicha disminución en la tasa fotosintética tendería a ser menor en especies con metabolismo C_3 , las cuales pueden tener tasas fotosintéticas estables ante un sombreado de 50% (Sharrow, 1999). En cambio, las especies de metabolismo C_4 están adaptadas a condiciones de alta radiación y temperatura, por lo que el punto de saturación de luz es significativamente mayor, generando una mayor disminución de la fotosíntesis en condiciones de sombreado (Furbank et al., 1990). En la pastura natural creciendo bajo árboles, la relación C_4/C_3 se vería disminuida, porque las especies C_4 ya no cuentan con las ventajas competitivas que tienen a pleno sol (Silveira et al., 2015). Sin embargo, a pesar de lo mencionado anteriormente, se ha constatado que algunas plantas C_4 , como aquellas del género *Paspalum*, alcanzan tasas fotosintéticas mayores en términos absolutos que muchas especies C_3 (Barro et al., 2012).

El contenido de proteína es mayor en plantas creciendo bajo sombra (Fedrigo et al., 2017), ya que la planta transloca mayor cantidad de N desde las raíces hacia la parte aérea para formar cloroplastos y así aumentar su eficiencia fotosintética. Además, se genera una disminución en el porcentaje de fibra, resultando en un forraje más adecuado para la producción animal (Cruz, 1997).

Los resultados de los ensayos sugieren que, en los sistemas silvopastoriles, además de la sombra, deben considerarse otras interacciones como la competencia por agua y nutrientes de los árboles con el estrato herbáceo, la alelopatía, la humedad, la biota del suelo y la fertilización orgánica (Pentón y Blanco, 1997).

2.2.1.3. Biosíntesis de pigmentos en las plantas bajo sombra

Existe influencia de la sombra producida por los árboles sobre la acumulación de pigmentos en las hojas de las pasturas. Se encontró una alta dependencia entre la biosíntesis de clorofila y las condiciones de iluminación, aunque existen diferencias en la respuesta según la especie de planta. En un ensayo realizado bajo condiciones de 73% de luz se encontró que el contenido

de clorofila y caroteno en las hojas aumentó con la disminución de la luz, lo que se interpreta como una posible evidencia de la adaptación del aparato fotosintético de las plantas al régimen de sombra (Shischenko y Capote, 1976). Las plantas adaptadas a la sombra tienden a tener una mayor concentración de clorofila que las plantas adaptadas a la luz, posibilitando la capacidad de atrapar y consumir la mayor cantidad posible de luz difusa (Odum, 1972).

2.2.2. Género Paspalum

El género Paspalum comprende más de 400 especies, todas originarias de regiones de climas cálidos (Pizarro, 2002). En Uruguay es el género más representativo del ecosistema campo, siendo *P. dilatatum* y *P. notatum* las especies más importantes (Millot et al., 1987).

Las plantas de metabolismo c4 o estivales, como es el caso de Paspalum, usan de manera más eficientemente el nitrógeno que las plantas con metabolismo c3 (invernales) y en consecuencia poseen una mayor adaptación a suelos de baja fertilidad (Carámbula, 1991).

Las especies del género Paspalum presentan cierto grado de tolerancia a la sombra. Para las especies incluidas en este trabajo se ha estudiado que, *P. dilatatum* presenta cierto grado de tolerancia a condiciones de sombra moderada y densa bajo malla (50 y 80% respectivamente), mientras que *P. umbrosum* presenta un mayor grado de tolerancia para ambas condiciones de sombra bajo malla (Posada, 2020). En el mismo estudio, Posada estudió la mortalidad de plantas bajo las distintas condiciones de sombra bajo malla, resultando en que sobre el final del ensayo (primavera tardía) las plantas creciendo bajo sombra densa (80%) alcanzaron un 50% de mortalidad en promedio para las especies evaluadas (Posada, 2020).

2.2.2.1. *Paspalum dilatatum*

P. dilatatum, pata de gallina o pasto miel es una de las especies más importantes dentro del tapiz natural de Uruguay (Pizarro, 2002). Es una gramínea nativa de América del Sur, se encuentra distribuido en las zonas húmedas subtropicales de Argentina, Uruguay y Sur de Brasil. De su centro de origen se ha dispersado hacia otras zonas como Sureste de Estados Unidos, Australia, Nueva Zelanda, África tropical y otras áreas (Pizarro, 2002). Se trata de una especie de ciclo de producción perenne estival, hábito de crecimiento rizomatosa a cespitosa y presenta hojas con matices morados o violáceos (Rosengurt et al., 1970).

La fecha de siembra puede ser tanto en otoño como en primavera, siempre y cuando se realice temprano. Su periodo productivo va desde octubre hasta mayo, la floración desde noviembre hasta principios de otoño y sazona desde diciembre hasta mayo (Rosengurtt et al., 1970).

Es una especie que se adapta bien a condiciones edáficas y un amplio rango de condiciones del suelo, siendo tolerante a la humedad excesiva y al mismo tiempo resiste sequías moderadas (Carámbula, 1977), debido a su extenso y profundo sistema radicular (Pizarro, 2002). Se trata de una especie que posee buen comportamiento ante bajas temperaturas, con una buena resistencia a heladas frecuentes, aunque es originaria de las regiones de Sudamérica con clima cálido a templado. Esta característica le ha permitido estar distribuida ampliamente por el mundo, siempre y cuando se cumplan las condiciones de humedad necesarias (Speranza, 2009). Es de utilidad en pasturas, ayudando a cubrir el déficit forrajero estival y reduciendo la incidencia de malezas estivales, como por ejemplo *C. dactylon*, cuando se combina con especies de ciclo invernal (Costa, 2015).

Resiste bien al pisoteo y el pastoreo gracias a que sus yemas están ubicadas por debajo del nivel del suelo. El rebrote se da a partir del contenido de reservas (Carámbula, 2007). Esta gramínea soporta altas cargas de pastoreo, siendo la altura óptima de defoliación entre 7,5 y 10 cm para obtener una mayor producción de forraje (Burson y Watson, 1995).

Los rangos de digestibilidad de materia seca van desde 46% hasta 70% lo que está relacionado con su alta relación hoja: tallo (Pizarro, 2002). El manejo debe favorecer la eliminación de macollas reproductivas para incrementar el proceso de macollaje y permitir una mayor persistencia y calidad de la materia seca. Si se logra un correcto manejo se obtiene forraje de buena calidad capaz de cubrir los requerimientos de diferentes producciones animales (Carámbula, 2007).

Presenta una alta producción de forraje de buena calidad pudiendo producir entre 10 y 16 tt/há de (Pizarro, 2002). Es una especie que ofrece forraje en época de deficiencia como la estival (Carámbula, 2007). Aunque, su limitante más importante es la baja producción de semilla, la reproducción de esta especie es mayoritariamente apomíctica (Burton et al., 1959).

El material utilizado para este trabajo es conocido como cultivar Chirú. Se trata de un clon hexaploide originario de Paysandú. Este cultivar probablemente corresponda a la hibridación de un clon tetraploide de ssp. *P. dilatatum* con otro progenitor desconocido, el cual probablemente esté relacionado con *Paspalum quadrifarium* (Speranza, 2009). Su reproducción es

mayoritariamente apomíctica y rara vez presenta reproducción sexual, por lo que se considera una apomíctica facultativa (Burton et al. 1959, Rivas 1989, Vaio et al. 2007).

Se presenta como un material de ciclo largo y con alto pico de producción en la primavera tardía. Sus panojas se mantienen erectas hasta la madurez y tienen de 6 a 12 espigas por panoja, presenta anteras de color violáceo y pigmentación antociánica (Rivas, 1989).

Es característico de esta especie y también del género *Paspalum*, la presencia del hongo *Claviceps paspali* que ataca al momento de la floración, generando estructuras reproductivas del hongo que ocupan el lugar de las semillas y produciendo la típica “miel” presente en las panojas infectadas (Burton et al., 1959).

2.2.2.2. *Paspalum notatum*

El pasto horqueta es una gramínea perenne estival de tipo c4, originaria de Sudamérica y ampliamente distribuida en Argentina, Uruguay, Paraguay y Brasil e India Occidental (Burson y Watson, 1995).

Es una especie nativa y una de las gramíneas más frecuentes en los campos naturales de Uruguay. Posee una alta producción de semilla viable y posee rizomas estoloniformes, confiriéndole potencial para ser cultivada como pastura permanente de alto potencial productivo, como componente estival de pasturas cultivadas, o como especie recuperadora de campos naturales degradados. Se caracteriza por tener gran plasticidad y variabilidad genética (INIA, 2019).

Es una gramínea agresiva, de sistema radicular profundo. Se adapta a suelos livianos y arenosos, de baja fertilidad y pH ácido con alta saturación de aluminio (Pizarro, 2002). Es decir que puede persistir y producir moderados rendimientos en suelos de baja fertilidad y soportar defoliaciones intensas (Burson y Watson, 1995).

Su amplia difusión se debe a que además de establecerse por semilla, presenta resistencia a la invasión de malezas y es relativamente libre al daño de insectos y enfermedades (Burson y Watson, 1995). Además, presenta buena tolerancia a la sequía debido a la presencia de cera en las láminas (Pizarro, 2002).

Si bien la fecha de siembra puede ser en el verano, ésta tiene altas infestaciones de malezas, por lo que generalmente se siembra en primavera

luego de las últimas heladas (Burson y Watson, 1995). Su floración se da desde noviembre o diciembre y sazona desde enero hasta marzo o abril (Rosengurt et al., 1970).

Según Pizarro (2002), las características del follaje, la resistencia al corte y el contenido de materia seca y proteína son los factores directamente relacionados con la aceptabilidad de *P. notatum* por animales en pastoreo. La planta entera de *P. notatum* alcanza valores de 59% de digestibilidad in vitro de la materia seca.

En este caso, el material utilizado es propiedad de INIA y se conoce como *Paspalum notatum* cv. INIA Sepé. Con el objetivo de valorizar el material genético presente en los campos naturales de Uruguay, se recolectaron semillas de varias procedencias y se evaluaron en rendimiento, semillazón y capacidad colonizadora. Luego de comparar resultados, se comenzó con la multiplicación de un clon cuyo nombre derivó en cv. INIA Sepé.

Este cultivar presenta una gran capacidad colonizadora debido a sus rizomas estoloniformes y buena adaptación a la mayoría de los suelos, excepto suelos superficiales y rocosos. En casos de sequías, su tasa de crecimiento disminuye, aunque, sin comprometer su persistencia. Además, presenta una marcada tolerancia al anegamiento (INIA, 2019).

Se trata de una variedad tetraploide con reproducción apomítica. Es decir, todas las plantas generadas a partir de semillas, son clones de la planta madre (INIA, 2019).

Su capacidad de producir forraje va de 6000 a 12000 Kg ms/há, una vez que la pastura esté correctamente implantada. Su tasa de crecimiento máxima es en enero, alcanzando los 90 Kg de ms/há/día. Puede utilizarse tanto como verdeo perenne en sistemas de alta productividad y alto uso de insumos, como especie que favorece la recuperación del campo natural. Además, puede usarse en áreas donde se ha retirado la agricultura y por último la experiencia en el control de malezas invasoras como es el caso del *Capimannoni* (INIA, 2019).

A nivel mundial, es una especie muy utilizada, sobretodo la variedad diploide sexual, *P. notatum* var. *saurae*, es originaria del nordeste y centro-este de Argentina y se ha naturalizado en el sur y sur este de los Estados Unidos donde se seleccionó un cultivar conocido como Pensacola (Burton et al., 1959).

2.2.2.3. *Paspalum umbrosum*

P. umbrosum se encuentra distribuido en Brasil, Paraguay, Argentina y Uruguay. Son plantas perennes, con rizomas horizontales delgados y alargados. Se destaca por crecer naturalmente en ambientes sombríos, como bordes de selva y dentro del sotobosque, al igual que otras especies como *P. juergensii*, *P. paniculatum*. Estas tres especies afines entre ellas se pueden diferenciar por la morfología de sus rizomas (Zuloaga y Morrone, 2005). También se encuentra presente en el campo. Florece y fructifica entre noviembre y marzo. Se ha destacado a *P. umbrosum* como forraje apetecido por el ganado (Rosengurt et al., 1970).

En cuanto al material utilizado en el trabajo, el mismo no se trata de un cv. Es un material salvaje recolectado en la ciudad de Tranqueras, Rivera, Uruguay.

2.2.3. Eucalyptus

Actualmente, el género *Eucalyptus* es el más cultivado en Uruguay (82%), seguido por *Pinus* (18%). *Eucalyptus* es frecuentemente elegido porque está bien adaptado a las condiciones de Uruguay, existe conocimiento y experiencia adquirida en su manejo y permite cubrir la demanda del mercado (Fedrigo et al., 2018).

2.2.3.1. *Eucalyptus dunnii* - Centro de origen e introducción a Uruguay

Es un árbol de bosque alto, con un área de distribución natural restringida en el noreste de Nueva Gales del Sur y en el Sureste de Queensland. Crece desde 300 a 750 m sobre el nivel del mar; clima templado, con un promedio de temperaturas máximas de 27-30°C y mínimas de 0-3°C, con hasta 60 heladas por año; húmedo, con precipitaciones estivales del orden de 1000 a 1750 mm anuales. Crece principalmente en los márgenes de las selvas tropicales y tiene preferencia por suelos basálticos o aluviales (Jovanovic et al., 2000). Crece en suelos de alta fertilidad, buena capacidad de retención de agua y buena aireación, siendo sensible al mal drenaje (Brussa, 1994).

La introducción de *E. dunnii* al país, al igual que otras especies para producción comercial es reciente, introduciéndose como una especie promisoría después de constatarse que *E. globulus* presenta una gran variabilidad de tasas de crecimiento en distintas regiones del país (Doldán et al., 2008). Además, la

especie *E. dunnii* es más resistente al frío que *E. grandis* y *E. saligna* (Brussa, 1994).

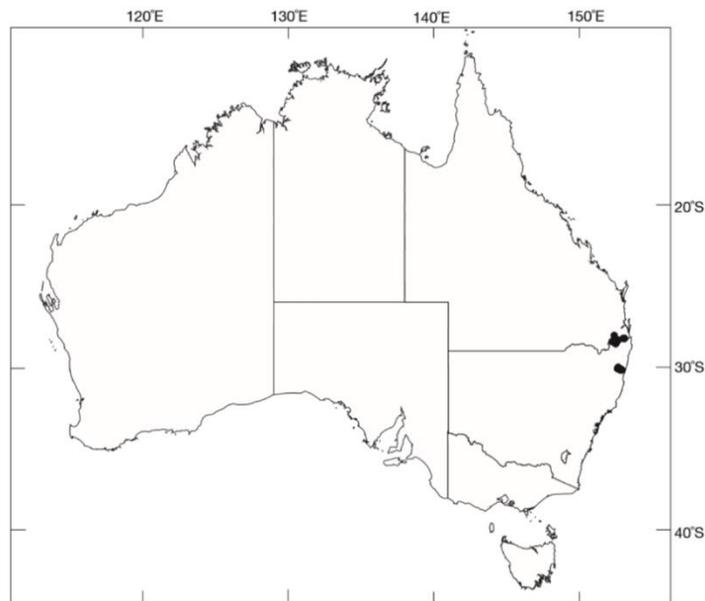


Figura No. 3. Distribución natural de *Eucalyptus dunnii* en Australia

Fuente: tomado de Boland et al., citados por Jovanovic et al. (2000).

2.2.3.2. Características morfológicas

Eucalyptus dunnii es un árbol de fuste recto, follaje denso y péndulo. La corteza persistente en la base del tronco, en el resto del tronco caduca en largas fajas. Las primeras hojas son opuestas (10-15 pares) y las adultas alternas, pecioladas (2-3 cm), lanceoladas (10-20 x 2-4 cm), ápice agudo, acuminado, base cuneada, levemente discoloras a con-coloras; nervaduras secundarias oblicuas. Las flores (7) están dispuestas en inflorescencias simples, axilares, con pedúnculos achatados (1,5-2 cm); botones florales ovoides (0,7 x 0,3 cm), con pedicelos (0,5 cm) angulosos, opérculo levemente rostrado, más largo que el hipantio. Florece a fines de primavera y en verano. Los frutos son hemisféricos 5 (0,6 x 0,6 cm) disco convexo, notorio, exerto, valvas (3-4) salientes, anchas y fuertes (Brussa, 1994).

2.2.3.3. Características maderables y papeleras

La especie *E. dunnii* presenta duramen amarillento, de poca durabilidad, densidad seca al aire de 800 kg m⁻³, puede ser empleado en construcciones livianas (Brussa, 1994). *E. dunnii* es actualmente una alternativa interesante

debido a que combina características de buen crecimiento, rectitud de fuste, buenas cualidades para la producción de pulpa para papel y algunos usos finales de la madera sólida, además presenta tolerancia a las heladas (Jovanovic et al., 2000).

2.3. HIPÓTESIS

- El cultivo de especies forrajeras del género *Paspalum* en el sotobosque forestal genera una disminución en la acumulación de forraje y cambios en su estructura de dosel.
- Por el desarrollo de mecanismos de tolerancia a las condiciones de sotobosque, *P. umbrosum* logra mantener los niveles de producción por encima de *P dilatatum* y *P. notatum*.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

El ensayo se estableció en UdelaR. Facultad de Agronomía. EEER (Estación Experimental "Prof. Bernardo Rosengurt") en la localidad de Bañado de Medina, Cerro Largo, Uruguay (32°35'S, 54°15'W).

Fueron evaluadas tres especies forrajeras c4 del género *Paspalum*: *P. dilatatum*, *P. notatum* y *P. umbrosum* en parcelas de 3x1m ubicadas en tres condiciones de luminosidad, determinadas por su posición respecto a un rodal de *Eucalyptus dunnii*: sotobosque (tratamiento interior), sobre el margen Norte del rodal (tratamiento borde) y exterior al mismo (tratamiento sol pleno).

El diseño experimental utilizado fue de parcelas divididas con tres repeticiones, siendo la parcela principal determinada por la posición en relación al rodal y la parcela secundaria por la especie forrajera. Las especies forrajeras se distribuyeron al azar dentro de éstas.

La especie forestal utilizada, *Eucalyptus dunnii*, tiene 25 años desde su plantación, fue sembrada a una distancia entre filas de 4 m y de 2,5 m entre árboles. Por ende, tiene una densidad de plantación de 1000 árboles por hectárea. El diámetro a la altura del pecho medio de los árboles del rodal es de 31,43 cm. El área basal es de 77,565 m²/há.

Las especies forrajeras fueron establecidas por medio de mudas y plantadas de forma equidistante, en un total de 16 plantas por cada parcela secundaria. Las plantas fueron trasplantadas en agosto de 2018, mientras que las mediciones se extendieron hasta abril de 2019.

Para las evaluaciones productivas, solo se consideraron las cuatro plantas centrales de la parcela. Al resto de las plantas, si bien no fueron medidas, se les aplicó el mismo tratamiento que a las plantas centrales. Aproximadamente, cada 40 días se realizaron cortes a una altura de 5 cm sobre el nivel del suelo, simulando la condición de pastoreo. Las fechas de corte fueron: 22 de agosto, 3 de octubre, 15 de noviembre, 27 de diciembre, 20 de febrero y 9 de abril.

Los datos fueron analizados con el software estadístico Infostat (Balzarini et al., 2008) se realizó una ANOVA para un diseño de parcelas divididas y un análisis de comparación Tukey ($p < 0,05$).

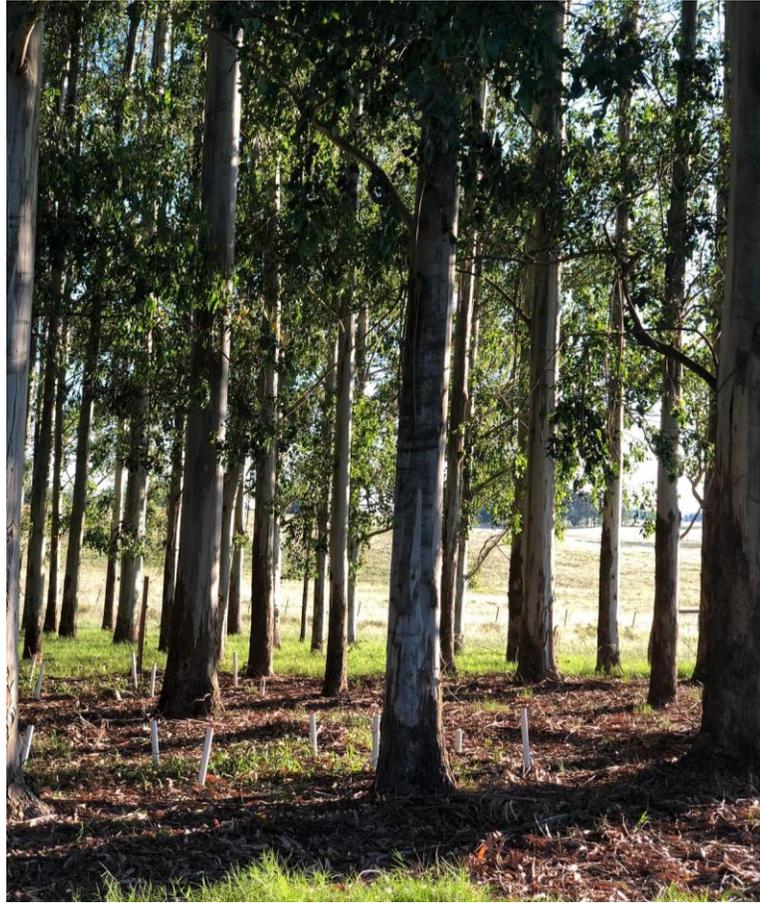


Figura No. 4. Vista de los tratamientos borde e interior

3.1. VARIABLES AMBIENTALES

3.1.1. Temperatura, humedad relativa y grados días

Durante todo el periodo experimental se realizó un monitoreo meteorológico continuo, con el objetivo de conocer el ambiente micro climático al que fueron sometidas las plantas respecto a la posición del rodal, y de esta manera comprender la magnitud de respuesta de las plantas.

En orden de obtener datos precisos de humedad relativa y temperatura para cada evento, fueron instalados sensores (HOBO® ProV2) con capacidad para almacenar múltiples datos. Se colocaron en las tres posiciones respecto al rodal de *Eucalyptus dunnii* (interior, borde y sol pleno).

Las precipitaciones se registraron en la estación meteorológica automática, ubicada a 1500 metros del ensayo. El promedio anual de lluvias es aproximadamente 1200 mm y el clima es clasificado como subtropical húmedo, sin estación seca definida (Panario y Bidegain, 1997). Presenta un régimen de precipitación isohigro con una alta variabilidad interanual (Durán, 1985).

Se calculó para todas las condiciones el índice de temperatura y humedad (ITH) para cuantificar las condiciones donde se desarrollaría el pastoreo. Este indicador relaciona las variables climáticas temperatura y humedad. Un ITH menor a 70 representa termo neutralidad, un ITH entre 70 y 74 representa estrés por temperatura leve o moderado, de 74 a 77 indica estrés por calor y con un índice mayor a 77 representa estrés por calor severo. Estos valores se establecieron considerando animales de razas británicas clásicas Angus x Charolais (Davis, 2003). Sin embargo, en otros trabajos se cita como umbral máximo valores de 72 a 75, para razas Hereford x Angus (Rovira, 2014).

El ITH fue calculado usando la conversión de Valtorta y Gallardo (1996):

$$ITH = (1,8 Ta + 32) - (0,55 - 0,55 HR/100) (1,8 Ta - 26)$$

Dónde,

Ta: temperatura del aire (°C)

HR: humedad del aire (%)

Los grados días acumulados se calcularon utilizando la ecuación (Lemaire y Agnusdei, 2000):

$$GD = Tm - Tb$$

Dónde,

Tm: temperatura media (°C)

Tb: temperatura base (°C) La tb utilizada fue de 8 °C.

3.2. VARIABLES DE RESPUESTA

Estas variables fueron evaluadas solamente para las especies *P. dilatatum* y *P. umbrosum*. Se excluyeron las parcelas de *P. notatum* debido a falta de datos.

3.2.1. Dinámica poblacional de macollos

Para evaluar la densidad de macollos fueron marcados y contados todos los pertenecientes a las cuatro plantas centrales de cada sub parcela en un área fija de 0,09 m², en 5 momentos (3/10/18, 15/11/18, 27/12/18, 20/2/19, 9/4/19). Para la primera evaluación, todos los macollos fueron marcados con alambre de determinado color. A partir de la segunda generación, fueron contabilizados los macollos vivos de la generación anterior marcados y contados los macollos nuevos con un color diferente. Por otro lado, también se contabilizaron los macollos muertos de una generación a la otra, identificando a que generación pertenecían.

Para el análisis de la dinámica poblacional se definieron parámetros tales como % de mortalidad de macollos en primera generación a lo largo del ensayo y % de natalidad de macollos en cada generación. Para el primero, se contabilizaron cuantos macollos murieron de una generación a la otra, con respecto al número de macollos vivos de la primera generación del período anterior. El % de natalidad se calculó contando los macollos nuevos de cada generación con respecto a los vivos en el período anterior.

Para cuantificar la población de macollos, se promedió la cantidad de unidades contabilizadas entre las 4 plantas centrales, se asumió que cada planta ocupaba un área total de 0,09 m² y se extrapoló el promedio a 1 m².

3.2.2. Materia seca

Para la determinación de materia seca se realizó un corte a cinco centímetros del suelo. El forraje cosechado fue separado en los componentes: hoja, pseudotallo (tallo y vaina) e inflorescencia. Luego, se secó en una estufa de aire forzado a 60 grados centígrados hasta peso constante y se pesó. Fueron obtenidas las variables de peso de hoja y biomasa verde de la parte aérea de la planta. A su vez, se obtuvo con la clasificación la relación tallo/hoja, y la relación tallo/hoja/inflorescencia cuando hubo muestras en estado reproductivo.

Por último, las plantas bordes, es decir las que no se miden en el ensayo, también son rebajadas a 5 cm al igual que las centrales, con el objetivo de que

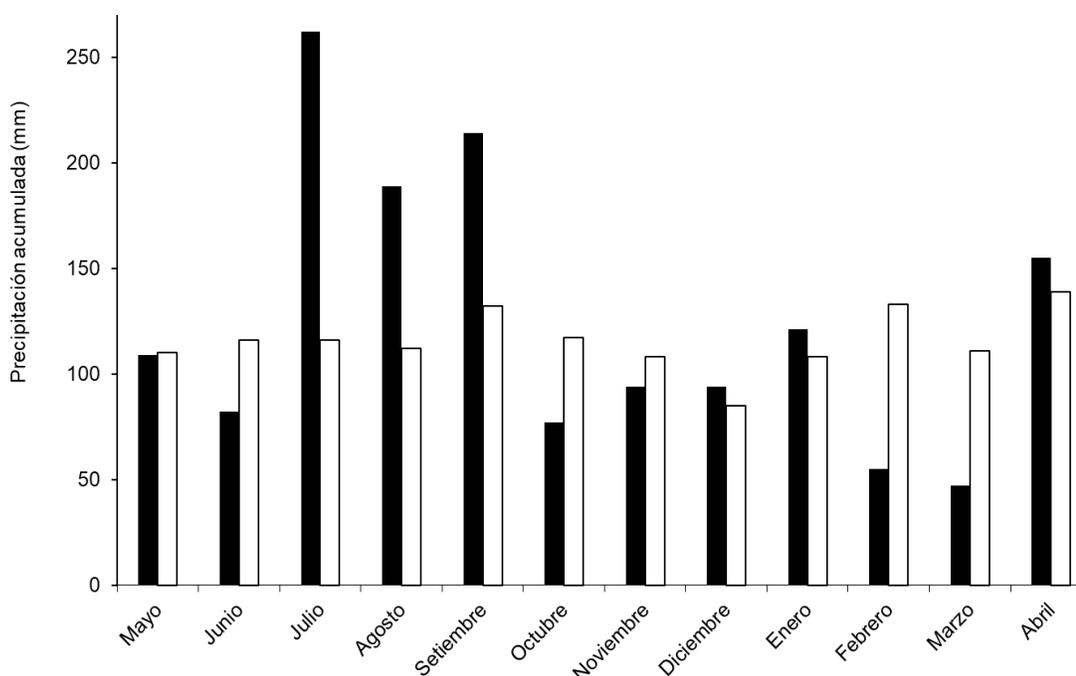
no generen ninguna ventaja en la competencia por luz, agua y nutrientes con respecto a las plantas medidas.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. CARACTERIZACIÓN CLIMÁTICA

4.1.1. Régimen de precipitaciones

Durante el periodo de evaluación, el volumen de lluvias fue inferior al promedio histórico para los meses de octubre, febrero, marzo y junio (35%, 59%, 58% y 30% respectivamente) y similares valores en noviembre, diciembre, enero y mayo, 13%, 10%, 12% y 1% respectivamente (Figura No. 5).



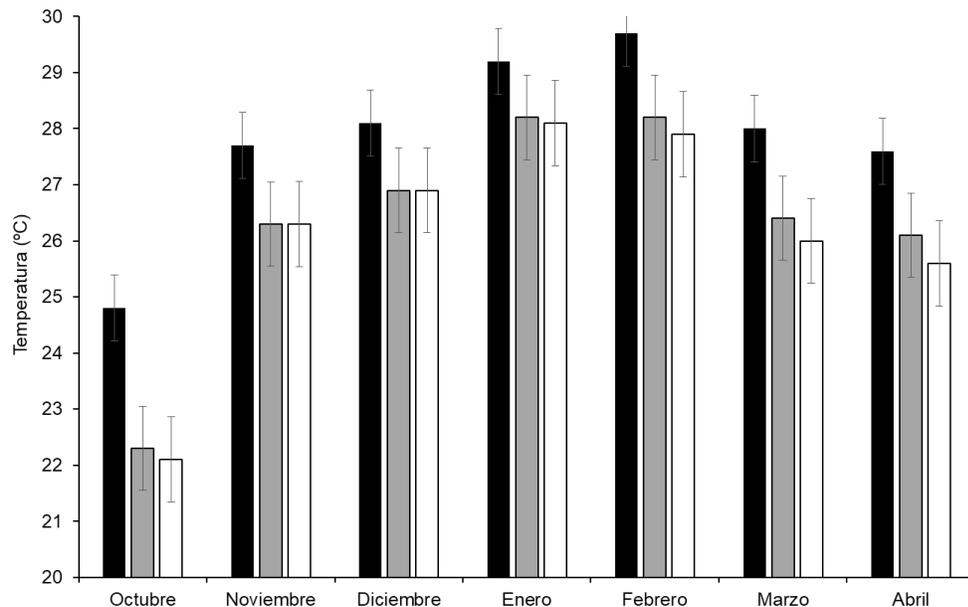
Las barras negras representan el período estudiado: mayo de 2018 hasta abril de 2019, mientras que las barras blancas indican el promedio histórico (1981-2015).

Figura No. 5. Volumen de lluvias acumuladas mensualmente en la unidad experimental

4.1.2. Temperatura, humedad relativa y radiación fotosintéticamente activa

Fueron observadas diferencias en el promedio mensual de la temperatura atmosférica máxima diaria entre las condiciones contrastantes de luminosidad (Figura No. 5). Para todos los meses evaluados, las temperaturas máximas fueron superiores a sol pleno comparativamente a los tratamientos bajo

influencia de las cubiertas forestales. Por otra parte, las diferencias entre la posición borde y sombra intensa no presentaron diferencias significativas entre ellas. Como era de esperarse, los puntos más altos de temperatura se dan entre los meses de enero y febrero. En estos dos meses, las temperaturas máximas diarias fueron de 29.2 y 29.7 grados en sol pleno, 28.2 y 28.2 para borde y 28.1 y 27.9 para interior, respectivamente para los meses de enero y febrero. Estas variaciones en temperatura del aire van desde 1.2 °C hasta 2.7 °C y son de gran importancia si se tiene en cuenta las interacciones que se dan entre los componentes productivos del sistema: animal, árbol, pastura. De esa manera, los menores promedios de temperatura máxima con la presencia arbórea posibilitan una disminución en el estrés térmico tanto en los animales como en la pastura, sobre todo en períodos con presencia de olas de calor, que son frecuentes en Uruguay en el periodo estival (Saravia et al., 2011).

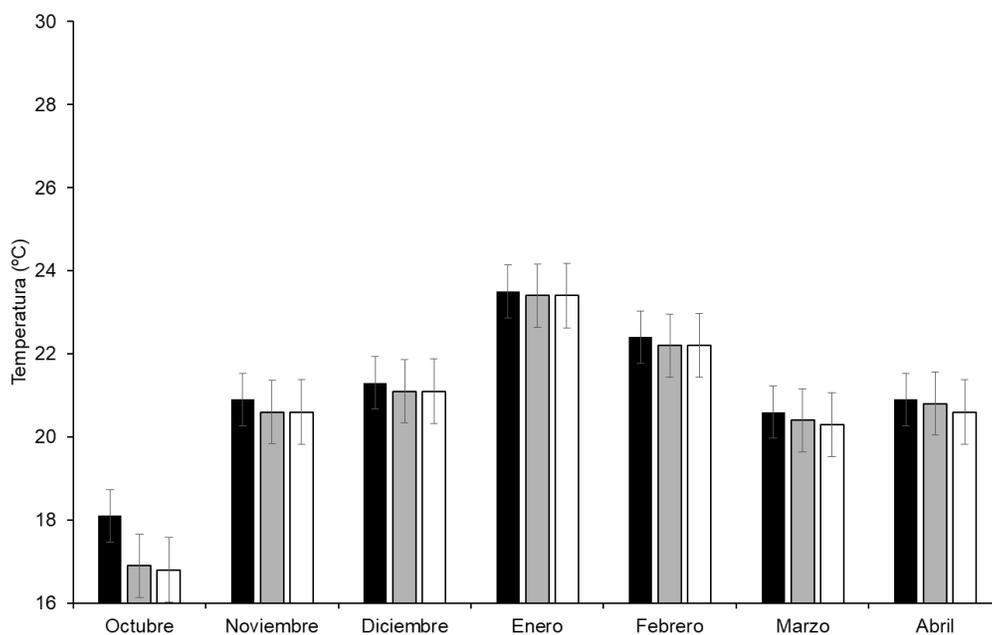


Tratamientos: pleno sol (barras negras), borde (barras grises) e interior (barras blancas).

Figura No. 6. Promedio mensual de la temperatura atmosférica máxima diaria para los diferentes tratamientos

A pesar de los valores superiores de temperatura máxima en la condición de sol pleno, la temperatura media mensual no presentó grandes variaciones entre los diferentes tratamientos. De acuerdo con Fedrigo et al. (2019), las temperaturas del aire son siempre inferiores en el sotobosque forestal en las horas más calientes del día, pero son superiores durante la noche. Esos cambios de temperatura del aire están relacionados al efecto “abrigo” realizado por el componente arbóreo, el cual actúa como una protección al reducir temperaturas

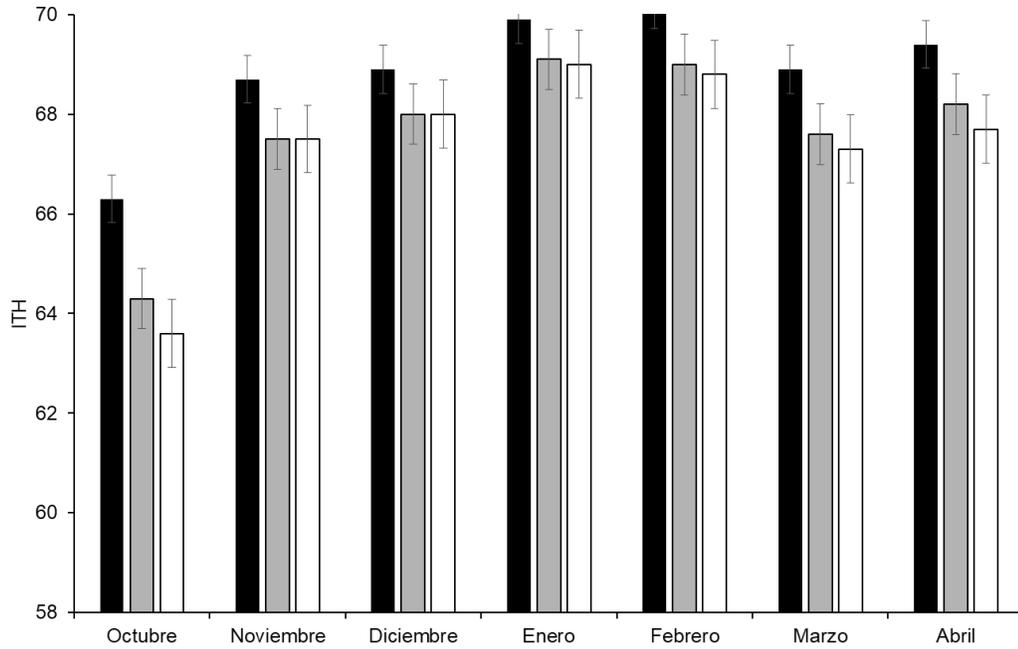
extremas, siendo que el promedio diario de temperatura es insuficiente para explicar la dinámica de variación térmica que ocurre en dichas condiciones. Este efecto buffer o de abrigo por parte del monte, disminuyendo la amplitud térmica, es muy importante cuando se aborda el bienestar animal, sobre todo para aquellos productores dedicados a la cría y recría. De acuerdo con Orefice et al. (2017), el rol de los árboles al evitar la ocurrencia de extremos climáticos para el animal es frecuentemente considerado el primer beneficio de los sistemas silvopastoriles. Tal como comentan Fedrigo et al. (2018), aquellos animales creciendo en sistemas que incluyen árboles, logran seguir con actividad de pastoreo durante una mayor cantidad de tiempo en el correr del día, si se tiene en cuenta la comparación con pasturas abiertas, donde los animales suelen pastorear a las primeras horas de la mañana y cerca del atardecer principalmente. Sin embargo, los beneficios de los sistemas silvopastoriles para los animales en pastoreo solo serán efectivos si se logra producir forraje en cantidad y calidad suficiente para que los mismos tengan una producción adecuada.



Tratamientos: pleno sol (barras negras), borde (barras grises) e interior (barras blancas).

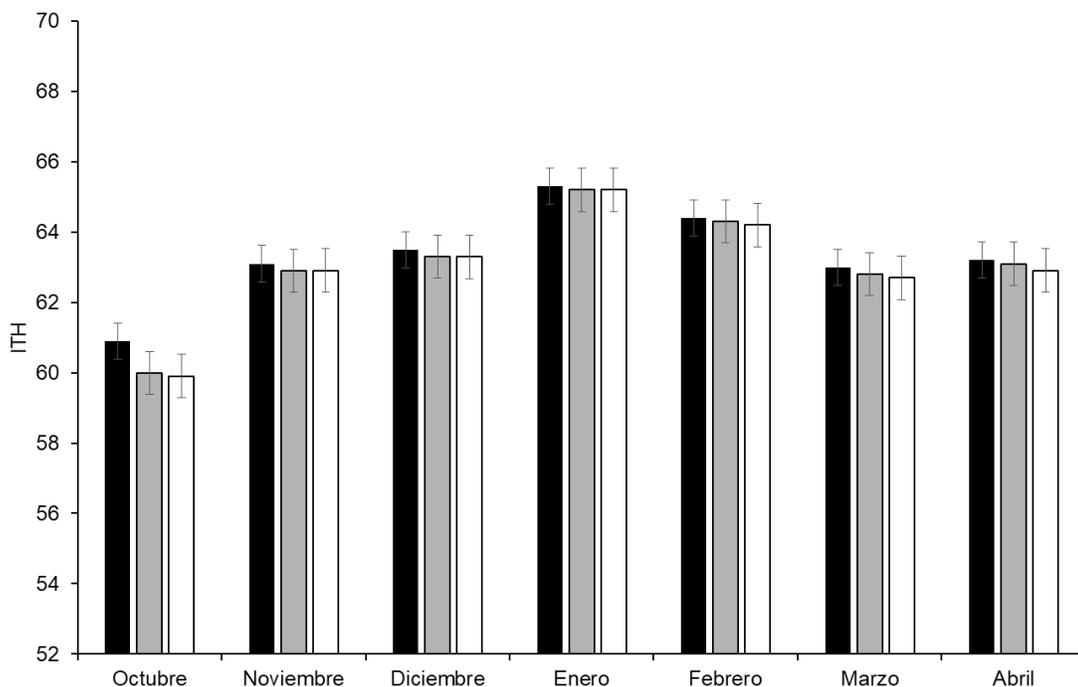
Figura No. 7. Temperatura atmosférica media mensual para los diferentes tratamientos

4.1.3. Índice de temperatura y humedad



Tratamientos: pleno sol (barras negras), borde (barras grises) e interior (barras blancas).

Figura No. 8. Índice de temperatura y humedad en base a temperatura máxima media mensual para los diferentes tratamientos



Tratamientos: pleno sol (barras negras), borde (barras grises) e interior (barras blancas).

Figura No. 9. Índice de temperatura y humedad en base a temperatura media mensual para los diferentes tratamientos

El índice de temperatura y humedad (ITH), relaciona las variables climáticas temperatura y humedad donde el umbral crítico se maneja en el entorno de los valores 72 a 75 (Rovira, 2014).

El efecto de la sombra mitiga los picos de calor o ITH máximo en todos los meses del año. La diferencia media a lo largo del periodo experimental entre el tratamiento sol pleno y el tratamiento interior fue de 1,4 unidades. El máximo valor registrado para los tratamientos fue de 76.4, 75.5 y 75.6 para sol pleno, borde e interior respectivamente (Figura No. 8)

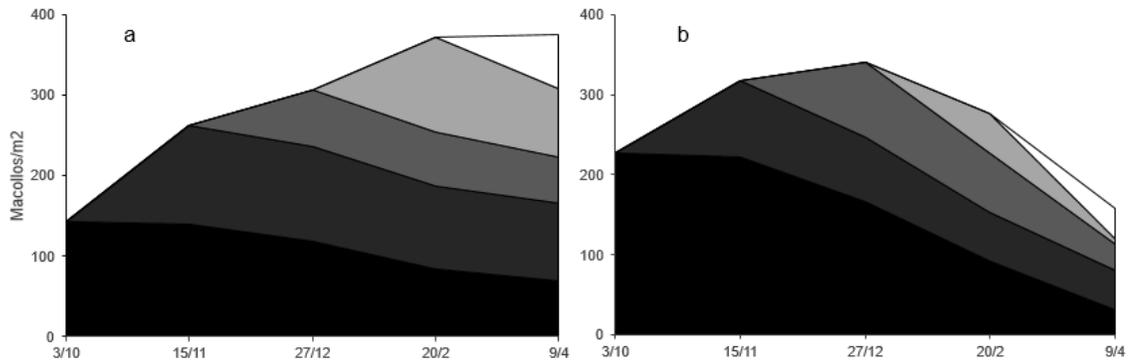
El efecto del sombreado por parte de los arboles no presento grandes variaciones en los valores de ITH entre tratamientos. Inclusive en los meses de más calor como los son enero y febrero, la diferencia entre tratamientos fue casi nula, sugiriendo que los arboles tienen la capacidad de aplacar mejor los picos de temperaturas máximas (Figura No. 9).

Las distintas posiciones dentro del monte determinaron diferencias en la radiación fotosintéticamente activa disponible para las gramíneas. En las condiciones de pleno sol, la transmitida mostró una reducción del 12% respecto a la total incidente, posiblemente por reducción de la radiación difusa interceptada por la cercanía del componente arbóreo (10 metros). Cabe mencionar que algunas de las ramas sobresalen al contorno del monte pudiendo interceptar parte de la P.A.R. En las zonas de sotobosque (posición interior y borde con respecto a la posición del monte), la reducción fue mucho mayor debido a la interceptación de radiación directa y difusa por el dosel arbóreo. Para la condición en la posición del borde, la reducción fue de 70% aproximadamente, mientras que en el interior del monte la reducción respecto a la total incidente fue de un 88% aproximadamente.

4.2. DENSIDAD Y DINÁMICA POBLACIONAL DE MACOLLOS

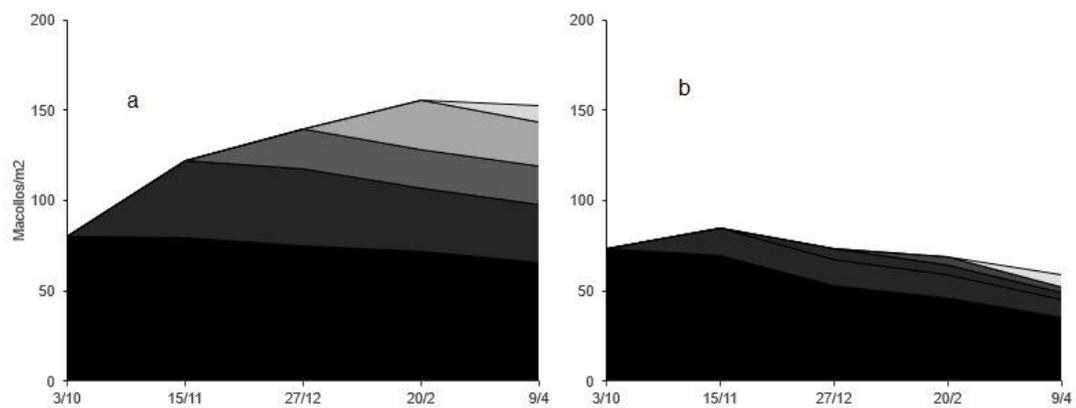
El tratamiento pleno sol registró la mayor cantidad de macollos/m² en ambas especies. Fedrigo et al. (2018) anticipan este resultado, indicando que aquellas pasturas creciendo sin árboles, desarrollan una mayor cantidad de biomasa y por consiguiente una mayor cantidad de macollos. Esto se relaciona con la cantidad de radiación incidente que perciben las plantas y que posteriormente puede ser transformada en foto asimilados.

Para el caso de *P. dilatatum*, se comporta tal y como anticipa la bibliografía consultada. Aquellas plantas creciendo en condiciones sin restricción de luz, alcanzan tasas fotosintéticas más altas, en comparación con plantas creciendo a la sombra. Esto se traduce en una mayor acumulación de masa potencial (Pentón y Blanco, 1997). Se observa como a medida que se aumenta la restricción de luz, no sólo disminuye en gran medida la biomasa total acumulada, sino que también disminuye considerablemente la densidad de macollos. Esta tendencia, si bien se repite también en *P. umbrosum*, la curva de disminución en cantidad de macollos no se presenta con la misma pendiente que en la otra especie. Por otro lado, la disminución en la cantidad de macollos no se comporta de manera lineal frente al aumento en el porcentaje de sombra. A medida que se aumenta la cantidad de sombra, la disminución en la densidad de macollos es cada vez menor. Para el tratamiento borde, la densidad máxima alcanzada fue menor que en el tratamiento pleno sol.



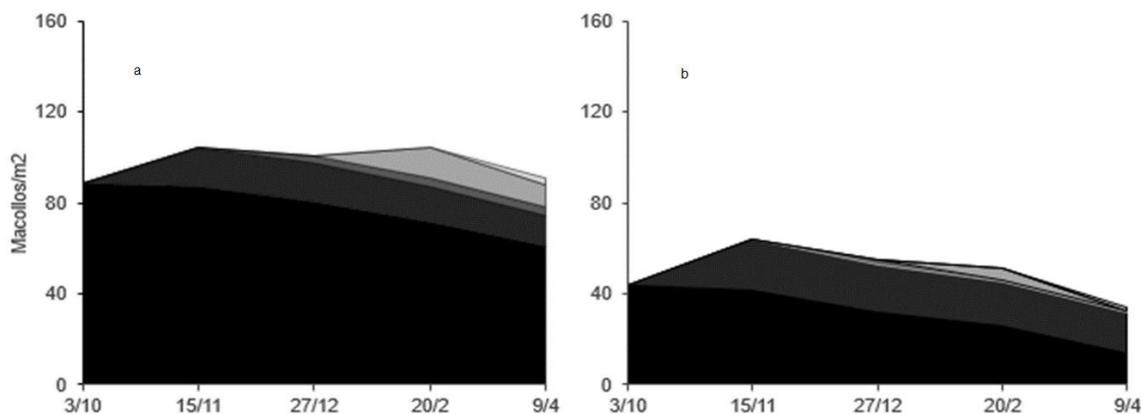
P. umbrosum (a) y *P. dilatatum* (b). Las generaciones de macollos (primera hasta la quinta) son presentados en escalas de gris (más oscuro hasta más claro, respectivamente).

Figura No. 10. Patrón demográfico de macollaje para el tratamiento pleno sol



P. umbrosum (a) y *P. dilatatum* (b). Las generaciones de macollos (primera hasta la quinta) son presentados en escalas de gris (más oscuro hasta más claro, respectivamente).

Figura No. 11. Patrón demográfico de macollaje para el tratamiento borde



P. umbrosum (a) y *P. dilatatum* (b). Las generaciones de macollos (primera hasta la quinta) son presentados en escalas de gris (más oscuro hasta más claro, respectivamente).

Figura No. 12. Patrón demográfico de macollaje para tratamiento interior

4.2.1. Tratamiento pleno sol

En la primera generación de macollos, *P. dilatatum* alcanzó una densidad de 226 macollos/m² mientras que la densidad encontrada en *P. umbrosum* fue menor, con 142 macollos/m². Esta medición se realizó a los 326 grados día acumulados desde el primer corte (22/8).

Para la fecha de segundo corte (15/11), se alcanzan los 1376 grados día y se observa que la densidad poblacional para *P. umbrosum* aumenta a 262 macollos/m², alcanzando una tasa de natalidad de 87%, con 123 macollos nuevos. Por otro lado, en la misma generación, *P. dilatatum* alcanza una densidad total de 316 macollos, de los cuales 94 son nuevos, llegando a una tasa de natalidad de 43% aproximadamente. La tasa de mortalidad de la primera generación de macollos es similar para ambas especies rondando el 2-3%.

En la tercera generación (27/12), con 2523 grados día acumulados se encuentra la máxima densidad poblacional total para *P. dilatatum*, con un total de 341 macollos, de los cuales 94 macollos se generaron en el período (29% de natalidad). Para *P. umbrosum*, la densidad de macollos total alcanza los 306 macollos/m², de los cuales 70 macollos nacieron en el período evaluado (28% de natalidad). En cuanto a las tasas de mortalidad para las primeras generaciones, en *P. dilatatum* se observa que alcanza el 15% de mortalidad, mientras que para *P. umbrosum* el porcentaje de macollos muertos es del 9%.

A la fecha de corte de febrero (20/2), se acumularon 4217 grados día. La tasa de aparición de nuevos macollos para la especie *P. dilatatum* desciende a

49 nuevos macollos, 12% de natalidad, totalizando una densidad de 275 macollos/m². Para *P. umbrosum*, la tasa de aparición de nuevos macollos aumenta, llegando a 117 macollos nuevos, un 34% de natalidad y totalizando 371 macollos/m². La tasa de mortalidad en *P. dilatatum* fue de 13%, mientras que para *P. umbrosum* fue de 12%.

Por último, a los 5082 grados día (9/4) se contabilizaron una totalidad de 375 macollos/m² en *P. umbrosum*, de los cuales 65 macollos nacieron en el período evaluado (14% de natalidad). Por otro lado, para *P. dilatatum*, la población desciende a 158 macollos/m², contabilizando 38 macollos nuevos en el mismo período (8% de natalidad). La tasa de mortalidad de macollos alcanza valores para *P. dilatatum* de 14% contra un 11% registrado para *P. umbrosum*.

En conclusión, si bien la densidad inicial del ensayo fue diferente para ambas especies, gracias a las distintas tasas de natalidad y mortalidad, la dinámica poblacional se ve afectada de diferente manera. Por ejemplo, *P. umbrosum* registró una densidad inicial menor, pero posteriormente las nuevas generaciones resultaron más numerosas, con una menor tasa de mortalidad, resultando en una densidad final mayor. Una posible explicación del declive más pronunciado en la dinámica poblacional para *P. dilatatum* puede ser el estado fenológico de los macollos. Mientras que, para esta especie, una gran parte de los macollos lograron llegar a estado reproductivo generando inflorescencias, los macollos de *P. umbrosum* no pasaron de estado vegetativo en su gran mayoría. Esto puede ser explicado por la fecha de floración de *P. umbrosum* posterior a los meses de marzo-abril. Mientras *P. dilatatum* destina una mayor parte de sus foto asimilados a pasar al estado reproductivo y dejar descendencia, *P. umbrosum* priorizaría la acumulación de reservas y el establecimiento de la planta por sobre dejar descendencia. Esta estrategia de supervivencia supone a *P. umbrosum* como una especie menos competitiva a condiciones de campo abierto.

4.2.2. Tratamiento borde

En cuanto al tratamiento borde, se acumularon 314 grados día desde la siembra y se alcanzaron densidades de 80 macollos/m² para *P. umbrosum* y 73 macollos/m² para *P. dilatatum*. Desde las primeras mediciones, ya se confirma lo que estudiaron Varella et al. (2012). Ellos sugieren que las plantas que crecen a la sombra no pueden alcanzar las tasas de acumulación de fotosintatos que alcanzan aquellas creciendo a pleno sol.

Al momento de segundo corte (15/11) se llega con un total de 1266 grados día acumulados, se alcanzan densidades de 122 macollos/m² en *P. umbrosum*, de los cuales 42 corresponden a macollos que aparecieron en el

período evaluado (56% de natalidad). Para *P. dilatatum* la densidad asciende a 85 macollos/m², de los cuales 15 macollos corresponden a la nueva generación (21% de natalidad). La tasa de mortalidad en el período evaluado fue de 1% para *P. umbrosum* y de 5% para *P. dilatatum*.

Con 2370 grados día acumulados al 27 de diciembre, *P. umbrosum* alcanza una densidad total de 139 macollos/m² con 22 macollos nuevos (15% de natalidad). Por otra parte, *P. dilatatum* se mantuvo en una densidad de 73 macollos/m², con 5 macollos nuevos en el período (5% de natalidad). En cuanto a la tasa de mortalidad, para *P. umbrosum* se registró una mortalidad del 3%. Por su lado, para *P. umbrosum* fue de 13%.

Se llega a la fecha de corte de febrero (20/2) con 4003 grados día acumulados, *P. umbrosum* alcanza una densidad máxima de 155 macollos/m². La cuarta generación de macollos suma 27 macollos en total (20% de natalidad). En el caso de *P. dilatatum*, la densidad se mantiene en 68 macollos/m², contabilizando 4 macollos nuevos en el período considerado (4% de natalidad). Para *P. umbrosum*, la tasa de mortalidad fue de 4%, mientras que para *P. dilatatum*, la tasa de mortalidad registrada fue de 3%.

Con 4836 grados día acumulados al 9 de abril, la densidad que alcanza *P. umbrosum* es de 152 macollos/m² con 9 macollos nacidos en el período, alcanzando una tasa de natalidad de 5%, mientras que para *P. dilatatum* la densidad registrada fue de 58 macollos/m², con 6 macollos nuevos, una tasa de natalidad de 6%. La tasa de mortalidad registrada para la especie *P. umbrosum* fue de 4%. Por otro lado, para *P. dilatatum* la tasa de mortalidad fue de 5%.

Se logró apreciar que la densidad máxima alcanzada fue menor que en el primer tratamiento, confirmando lo que indican Benavides et al. (1994) acerca de la caída en producción de biomasa frente a una caída en la cantidad de radiación incidente. También se puede confirmar lo que interpretan Baldissera et al. (2014), quienes afirman que la tasa de macollaje de las especies creciendo bajo árboles sufre una severa caída cuando se limita el factor luz. Se pudo concluir que con una densidad de plantación de 1000 árboles/há, se verá una caída significativa a lo largo del tiempo en la tasa de aparición de nuevos macollos, debido al cierre de copas.

4.2.3. Tratamiento interior

Por último, el tratamiento interior acumuló 310 grados día desde el momento de trasplante hasta la fecha del primer corte. Se contabilizaron un total de 89 y 43 macollos/m² para *P. umbrosum* y *P. dilatatum* respectivamente.

Se llegó al 15 de noviembre con un total de 1256 grados día acumulados. *P. umbrosum* alcanza una densidad de 104 macollos/m², de los cuales 17 corresponden a la nueva generación (24% de natalidad). Por su parte, *P. dilatatum* alcanza una densidad de 64 macollos/m², de los cuales 14 corresponden a la nueva generación, la tasa de aparición de nuevos macollos fue de 30%. La tasa de mortalidad fue de 2 y 5% para *P. umbrosum* y *P. dilatatum* respectivamente, en este período.

A los 2360 grados día (27/12), *P. umbrosum* alcanza una densidad de 101 macollos/m². Los macollos nuevos que se generaron en este periodo fueron 3, alcanzando un 3% de natalidad. Para *P. dilatatum*, la densidad pasa a ser de 54 macollos/m². En este período nacieron solamente 2 macollos (3% de natalidad). Para *P. umbrosum*, la tasa de mortalidad fue de 5%. Mientras tanto, para *P. dilatatum* la mortalidad fue de 12% para el período.

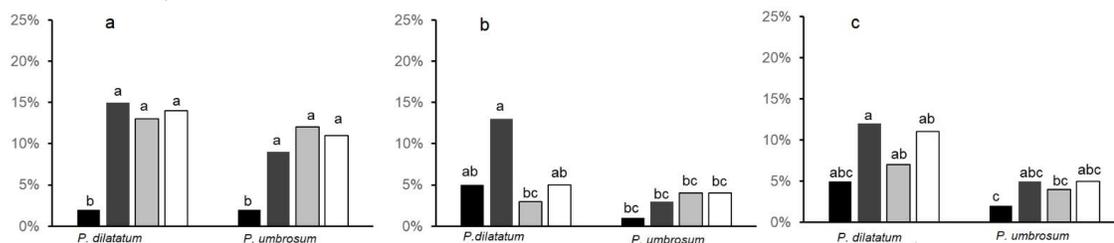
Con 3948 grados día acumulados al 20 de febrero, *P. umbrosum* alcanza una densidad de 104 macollos/m². En el período evaluado nacieron 14 macollos nuevos (14% de natalidad). Para *P. dilatatum*, la densidad baja a 51 macollos/m², de los cuales 5 se generaron en este período (7% de natalidad). La tasa de mortalidad de *P. umbrosum* fue de 4%. En cambio, para *P. dilatatum*, la tasa de mortalidad fue de 7%.

Al 9 de abril se registraron 4807 grados día acumulados, la densidad de *P. umbrosum* fue de 91 macollos/m², con 3 macollos nuevos, mientras que para *P. dilatatum* la densidad total fue de 34 macollos/m², con 2 macollos nuevos. Las tasas de natalidad registradas fueron de 3% y 4% respectivamente. Para *P. umbrosum*, la tasa de mortalidad fue de 5% y para *P. dilatatum* fue de 11%.

En este tratamiento se confirma lo mencionado por Zuloaga y Morrone (2005) donde establecen al *P. umbrosum* como una especie que tolera la sombra y crece naturalmente en ambientes de sotobosque.

4.2.4. Mortalidad y natalidad de macollos

Los cambios en las tasas de mortalidad y natalidad repercuten en la variabilidad estacional en la densidad poblacional de macollos. Esto permitirá conocer cuales son los mecanismos implicados en la estabilidad y longevidad. Conocer en profundidad estos mecanismos permite el manejo y posibles incrementos en la productividad de las pasturas (Sbrissia, 2004).



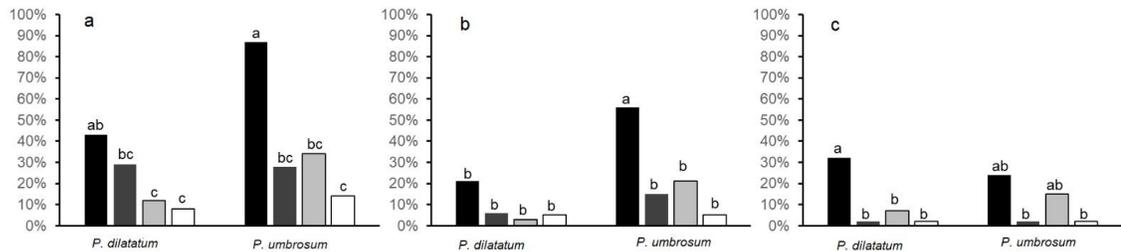
Para las fechas: 15 de noviembre (barras negras), 27 de diciembre (barras gris oscuro), 20 de febrero (barras gris claro) y 9 de abril (barras blancas). Letras diferentes muestran valores diferentes ($P \leq 0.05$). Para los distintos tratamientos se utilizaron letras minúsculas: pleno sol (a), borde (b) e interior (c).

Figura No. 13. Porcentaje de mortalidad de macollos por fecha

Estas gráficas representan el porcentaje de mortalidad de la primera generación con respecto a la fecha inmediatamente anterior (Figura No. 13). Las especies no presentan grandes diferencias significativas entre las distintas fechas. Sin embargo, si se pueden observar diferencias numéricas. Se resalta el tratamiento borde, por ser en donde se observan las mayores diferencias para el porcentaje de mortalidad para ambas especies.

En el trabajo de Posada (2020), se registró la mortalidad acumulada de plantas en los meses de abril a noviembre. Se evidenciaron efectos significativos entre las condiciones de luz contrastantes pero pocas diferencias entre el comportamiento de las especies. Por su parte, en este ensayo se midió la mortalidad de macollos de la generación inmediatamente anterior, siendo la condición de sol pleno, el tratamiento que presenta valores más altos en todas las fechas de corte y al igual que en la tesis mencionada con sin mostrar grandes diferencias entre las especies en cuestión.

Tal como señalan Gautier et al. (1999), condiciones lumínicas por debajo del óptimo producen cambios en la asignación de fotoasimilados siendo mayor hacia los macollos establecidos en relación a los macollos nuevos. Por lo tanto, en áreas sombreadas, los macollos juvenes son los primeros en morir debido a este balance negativo de energía resultado de la competencia por luz.



Para las fechas: 15 de noviembre (barras negras), 27 de diciembre (barras gris oscuro), 20 de febrero (barras gris claro) y 9 de abril (barras blancas). Letras diferentes muestran valores diferentes ($P \leq 0.05$). Para los distintos tratamientos se utilizaron letras minúsculas: pleno sol (a), borde (b) e interior (c).

Figura No. 14. Porcentaje de natalidad de macollos

Estas gráficas representan el porcentaje de macollos nuevos con respecto a la cantidad de macollos de la generación anterior. Cuanto mayor sea la natalidad de macollos en comparación a la mortalidad, se genera una mayor sustitución de los mismos. Esto promueve una mayor densidad de población, determinando un mayor porcentaje de macollos nuevos. Estos macollos nuevos promueven el incremento de la productividad, en el caso de que la estabilidad de la población no se vea comprometida (Caminha et al., 2010).

Las variables medidas, siguen destacando al tratamiento borde, como la condición donde el *P. umbrosum* genera mayores diferencias significativas con respecto a *P. dilatatum*.

4.2.5. Macollos por planta

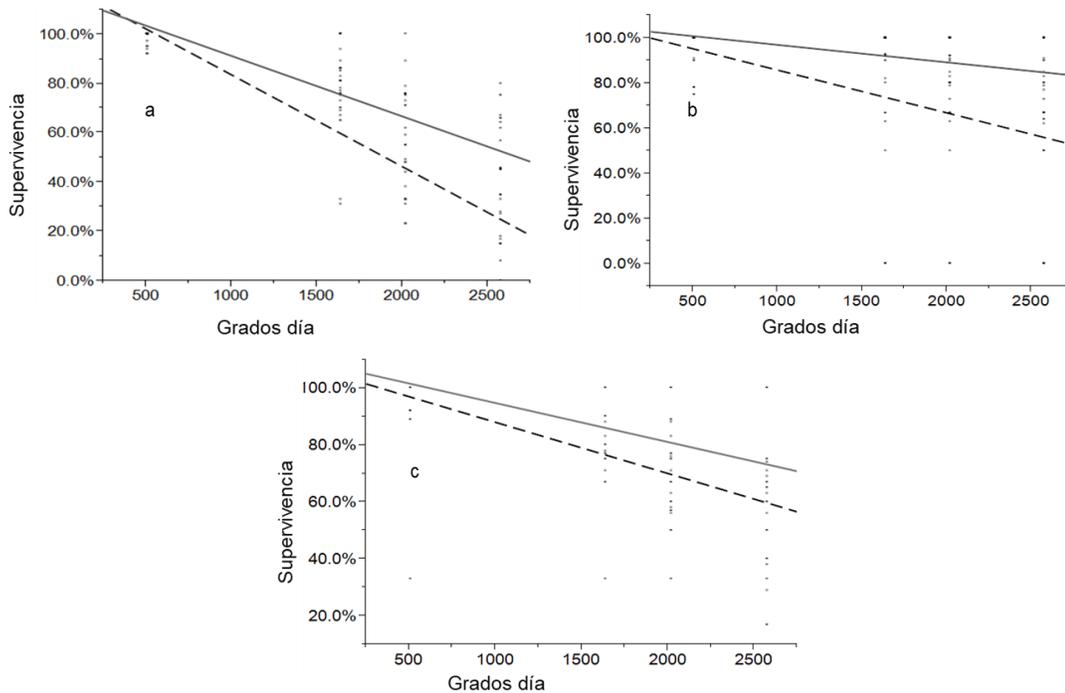
Cuadro No. 2. Número de macollos por planta

	3/10		15/11		27/12		20/2	
	<i>P.dilatatum</i>	<i>P.umbrosum</i>	<i>P.dilatatum</i>	<i>P.umbrosum</i>	<i>P.dilatatum</i>	<i>P.umbrosum</i>	<i>P.dilatatum</i>	<i>P.umbrosum</i>
Sol pleno	17,0 a	12,9 a	25,2 a	23,8 a	34,0 a	11,9 a	37,6 a	40,1 a
Borde	6,6 a	7,3 a	7,7 a	11,0 a	8,2 a	11,9 a	8,5 a	14,2 a
Interior	3,9 a	8,0 a	5,8 a	9,5 a	5,9 a	9,7 a	6,2 a	11,0 a

Letras diferentes indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$).

No se presentaron diferencias significativas entre ambas especies para los mismos tratamientos. Sin embargo, se contabilizaron más macollos en el tratamiento sol pleno, donde *P. umbrosum* alcanzó la mayor cantidad de macollos vivos para la fecha 20 de febrero, con un total de 40,1 macollos promedio entre las tres repeticiones. A su vez, *P. dilatatum* para la misma fecha generó 37,6 macollos con una producción muy similar, al igual que en el resto de los tratamientos donde ambas especies tuvieron poca variación entre ellas tal como se muestra en el Cuadro No. 2.

4.3. SUPERVIVENCIA DE MACOLLO

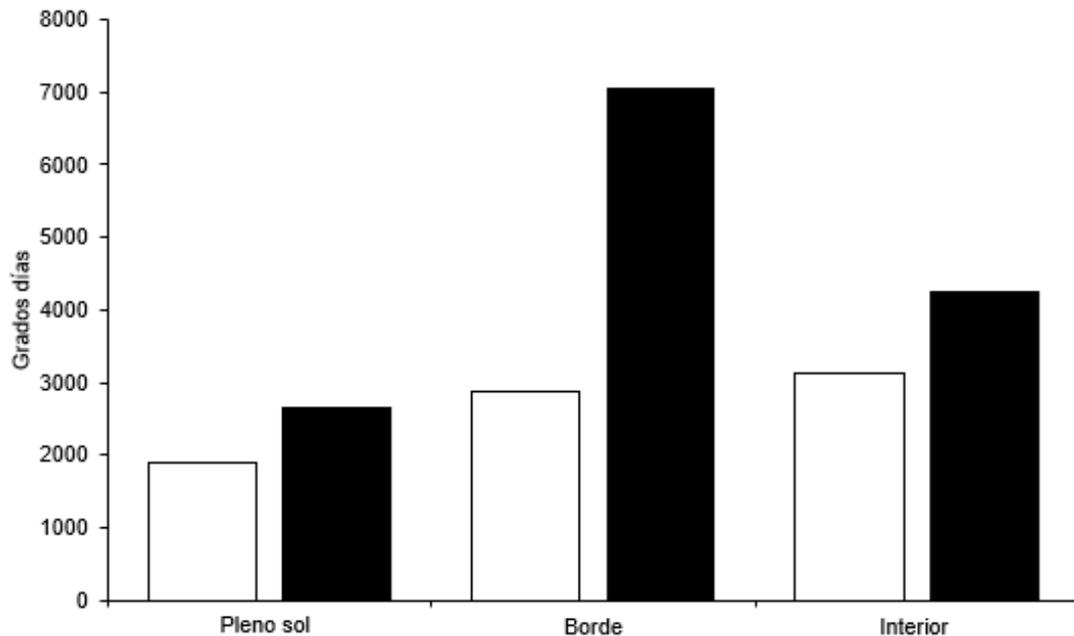


P. dilatatum (línea punteada) y *P. umbrosum* (línea continua). Para los distintos tratamientos se utilizaron letras minúsculas: pleno sol (a), borde (b) e interior (c).

Figura No. 15. Supervivencia de macollo

El macollaje es una forma de adaptación que presentan las gramíneas durante su crecimiento en presencia de animales para abarcar territorio con el fin de mejorar la supervivencia y persistencia (Caminha, 2009).

La supervivencia depende de la aptitud del individuo para detectar cambios en el ambiente como la calidad de la luz, disponibilidad de agua y nutrientes, de forma anticipada a sus vecinos y a continuación generar cambios morfofisiológicos y ocupar espacios. Colonizar más superficie implica un aumento de la tasa fotosintética, mayor exploración del suelo debido al gran crecimiento de raíces y por ende, mayor absorción de nutrientes. También aumenta la tasa de expansión de la hoja, limitando la incidencia de luz sobre sus vecinos (Lemaire, 2001). Además de los factores ambientales, los factores de manejo también tienen influencia en este proceso (Caminha et al., 2010).



P. dilatatum (barras blancas) y *P. umbrosum* (barras negras).

Figura No. 16. Vida media de macollos para las especies *P. dilatatum* y *P. umbrosum* para cada tratamiento

4.3.1. Tratamiento pleno sol

Para este tratamiento ambas especies fueron las que sufrieron una mayor tasa de mortandad con respecto a otros tratamientos, mostrándose en la figura con pendientes más acentuadas que en el tratamiento borde e interior (Figura No. 15).

La vida media de los macollos de *P. dilatatum* en condiciones de sol pleno, registró un valor de 1900 grados días. *P. umbrosum* por otro lado debió acumular 2680 grados días para llegar al 50% de mortandad de sus macollos (Figura No. 16).

4.3.2. Tratamiento borde

P. umbrosum tuvo una baja mortandad de macollos, representada en la figura por la leve pendiente. *P. dilatatum* por su parte registró una tendencia más acentuada a disminuir su población (Figura No. 15).

La vida media de *P. dilatatum* en este tratamiento fue de 2887 grados días. *P. umbrosum* tuvo que acumular 7054 grados día siendo este el máximo valor registrado de los tres tratamientos y entre especies (Figura No. 16).

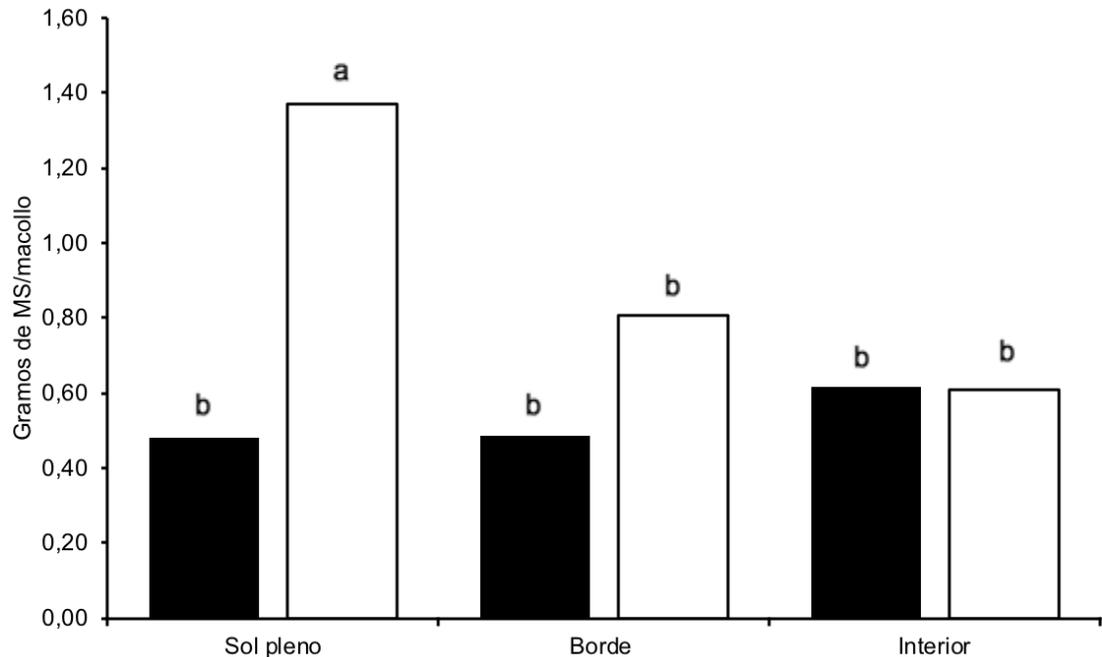
4.3.3. Tratamiento interior

P. dilatatum se comportó de manera muy similar al tratamiento borde, mientras que *P. umbrosum* tuvo un comportamiento diferencial y con una supervivencia menor que el tratamiento anterior (Figura No. 15).

En cuanto a la vida media, *P. dilatatum* registró valores de 3116 grados día y *P. umbrosum* 4270 grados día (Figura No. 16).

4.4. PRODUCCIÓN DE BIOMASA

4.4.1. Biomasa por macollo



P. dilatatum (barras blancas) y *P. umbrosum* (barras negras). Letras diferentes muestran valores diferentes ($P \leq 0.05$).

Figura No. 17. Producción de biomasa por macollo para las especies *P. dilatatum* y *P. umbrosum* para cada tratamiento

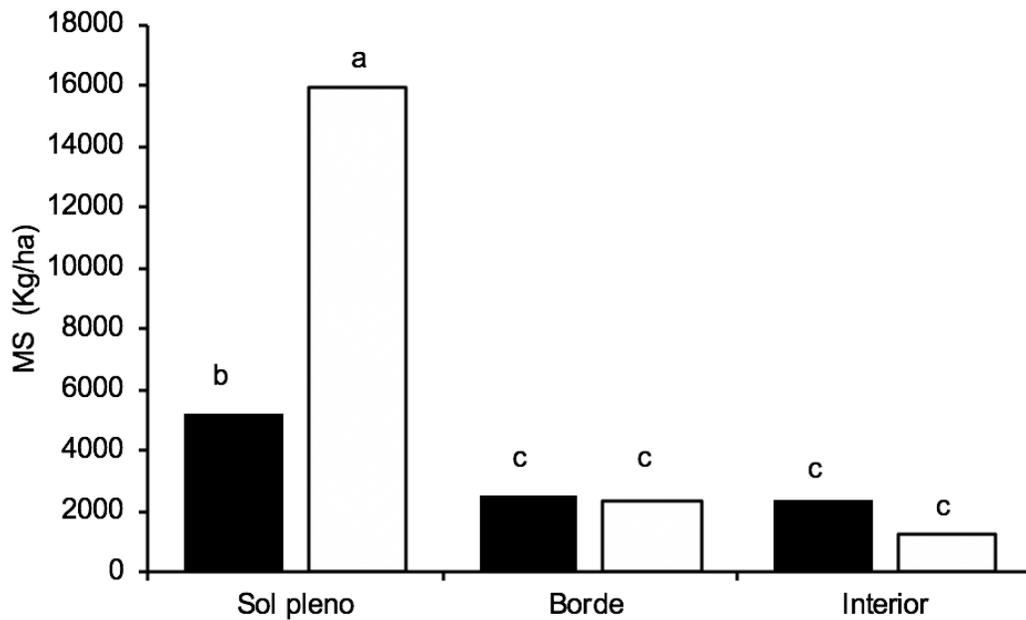
Se analizó la evolución de la producción en términos de materia seca por macollo para cada tratamiento. Se observa en *P. dilatatum* una disminución en la producción de biomasa por macollo desde el tratamiento a pleno sol hacia el tratamiento interior. Por otro lado, en *P. umbrosum* se observa que la producción de biomasa se mantiene relativamente constante entre los tratamientos más contrastantes. Esto podría sugerir una mejor adaptación de la especie a condiciones de sombra, si se toma en cuenta la variación en la producción de biomasa. Esto no significa que *P. umbrosum* genere más biomasa que *P. dilatatum*, sino que tiene menor variación en productividad a través de los tratamientos. Tal como se observa en la gráfica, en condiciones de sol pleno *P. dilatatum* es capaz de generar una mayor cantidad de materia seca promedio por macollo que *P. umbrosum*.

4.4.2. Materia seca acumulada

Cuadro No. 3. Análisis de varianza de materia seca acumulada

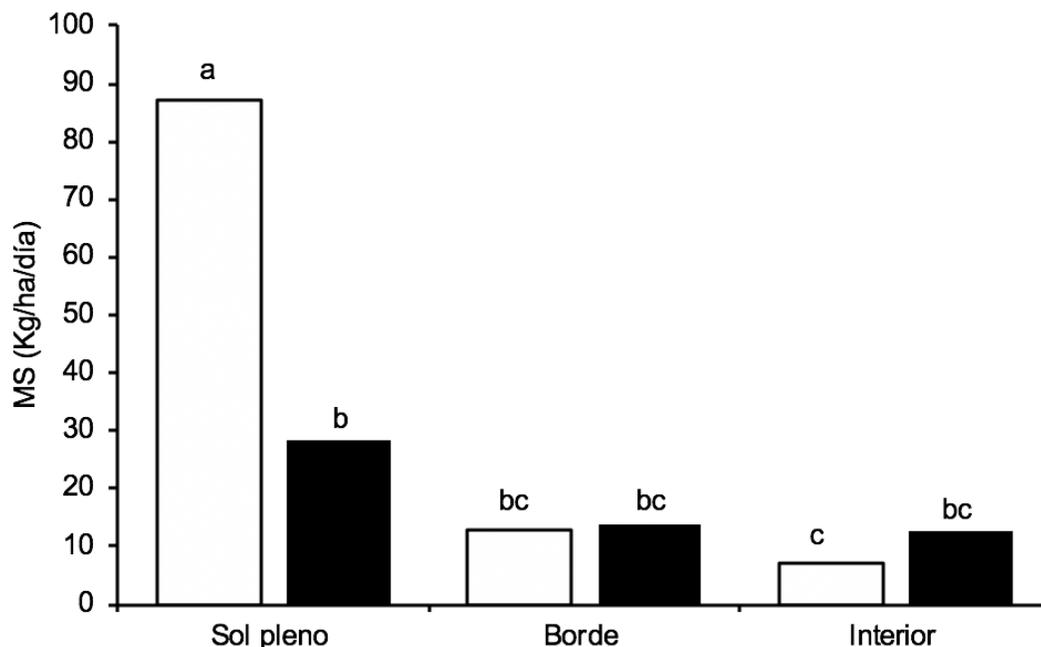
Fuente de variación	GL.	GL. asociados a los errores de modelo	Valor F.	Pr>F.	
Tratamiento	2	4	32,98	0,0033	*
Especies	2	66	28,75	<0,0001	*
Fecha	3	66	66,12	<0,0001	*
Bloque	2	4	0,48	0,6526	n.s
Tratamiento*especie	4	66	18,13	<0,0001	*
Tratamiento*especie*fecha	24	66	20,38	<0,0001	*

GL: grados de libertad, *la fuente de variación presenta efectos significativos ($p < 0,05$), "n.s" no presenta efectos significativos ($p > 0,05$).



P. dilatatum (barras blancas) y *P. umbrosum* (barras negras). Letras diferentes muestran valores diferentes ($P \leq 0.05$).

Figura No. 18. Materia seca acumulada (Kg/ms/há) durante todo el período de evaluación para las especies *P. dilatatum* y *P. umbrosum* en los tres tratamientos



P. dilatatum (barras blancas) y *P. umbrosum* (barras negras) en los tres tratamientos. Letras diferentes muestran valores diferentes ($P \leq 0.05$).

Figura No. 19. Tasa de crecimiento diario (Kg/ms/há/día) durante todo el período de evaluación para las especies *P. dilatatum* y *P. umbrosum* para los tres tratamientos

Ambas especies tienen su mayor productividad en el tratamiento pleno sol, las diferencias son significativas con respecto al resto de los tratamientos ($P < 0.05$). Si se compara la producción de materia seca de ambas especies dentro del tratamiento pleno sol, se observa que *P. dilatatum* acumuló durante el ensayo un aproximado de 15,93 toneladas de materia seca por hectárea. Esto resultó en una tasa de crecimiento diaria de 87,10 kg ms/há/día. Por otro lado, para *P. umbrosum* la tasa de crecimiento diaria fue de 28,52 kg ms/há/día. La producción acumulada fue de 5,22 toneladas. Las mediciones entre ambas especies para el tratamiento sol pleno, presentan diferencias significativas.

En la condición borde, la cantidad de materia seca acumulada por hectárea es similar para ambas especies, estableciéndose en el orden de las 2,5 toneladas para *P. umbrosum* (13,68kg ms/há/día) y unas 2,37 toneladas para *P. dilatatum* (12,99kg Kg ms/há/día). Las diferencias no son significativas.

Al igual que en el tratamiento borde, los datos obtenidos para el tratamiento bajo sombra no presentan diferencias significativas entre ambas

especies. A lo largo de la totalidad de días del tratamiento, *P. umbrosum* acumuló un aproximado 2,34 tt/há de ms, resultando en una tasa de acumulación diaria de 12,84 kg ms/há/día. Por otro lado, *P. dilatatum* acumuló 1,27 toneladas de materia seca por hectárea, con una tasa de crecimiento diaria de 6,99 Kg ms/há/día.

A diferencia de Posada (2020), el análisis de varianza mostró un efecto significativo de la triple relación tratamiento x especie x fecha para los resultados de rendimiento y tasa de crecimiento. Por su parte, hubo diferencias en términos de valores y cantidades, pero el comportamiento de las especies frente a los tratamientos fue bastante similar. Mostrando la capacidad del *P. umbrosum* de sufrir una menor influencia del sombreado sobre su rendimiento.

Cuadro No. 4. Producción de ms total por fecha

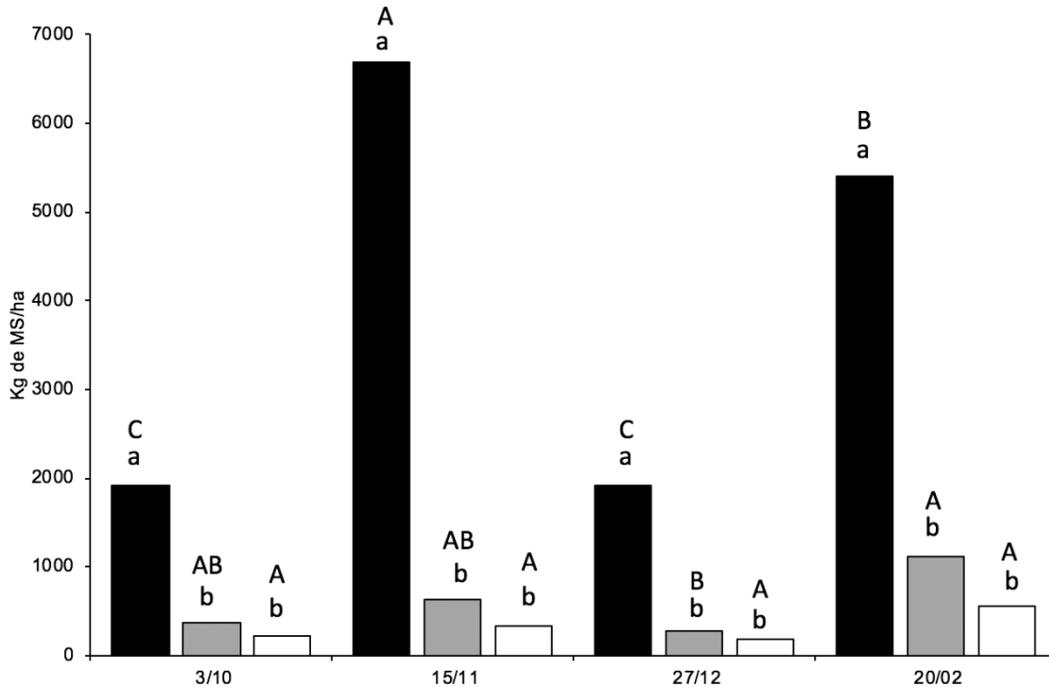
	3/10		15/11		27/12		20/02	
	<i>P.dilatatum</i>	<i>P.umbrosum</i>	<i>P.dilatatum</i>	<i>P.umbrosum</i>	<i>P.dilatatum</i>	<i>P.umbrosum</i>	<i>P.dilatatum</i>	<i>P.umbrosum</i>
Sol pleno	1926,3 a	781,9 b	6688,5 a	1307,5 b	1925,9 a	629,3 b	5398,9 a	2507 b
Borde	366,7 a	304,1 a	635,9 a	673,3 a	267,8 a	344,8 a	1107 a	1181,9 a
Interior	214,1 a	333,3 a	323,3 a	681,9 a	189,3 a	335 a	552,6 a	998,9 a

Letras diferentes muestran valores diferentes ($P \leq 0.05$).

Tal como se registra en el Cuadro No. 3, existen diferencias significativas en la acumulación de ms total a favor de *P. dilatatum* creciendo a pleno sol, en todas las fechas de medición por sobre *P. umbrosum*. Para el resto de los tratamientos, no existen diferencias significativas entre ambas especies a lo largo de todas las fechas de medición.

Estas diferencias pueden verse explicadas por una mayor destinación de carbohidratos hacia la parte aérea de la planta, con el objetivo de aumentar su eficiencia fotosintética y aprovechar mayor porcentaje de radiación incidente, pero en detrimento de la parte radicular de la planta y de la acumulación de reservas. Se trata de una estrategia de colonización muy efectiva, sobre todo en sistemas a campo abierto donde la radiación no es limitante. Sin embargo, a medida que se aumenta el porcentaje de sombreado, la misma estrategia podría comprometer la supervivencia de las plantas de *P. dilatatum* una vez terminada la estación de crecimiento. Por otro lado, las plantas de *P. umbrosum* podrían destinar una mayor cantidad de fotoasimilados hacia la parte radicular de la planta, favoreciendo la acumulación de reservas. Esta estrategia que posiciona a la especie como menos competitiva en sistemas a pleno sol, podría ser muy

eficiente en sistemas sombreados, ya que las plantas podrían sobrevivir mas allá de la estación de crecimiento, a través del uso de reservas.



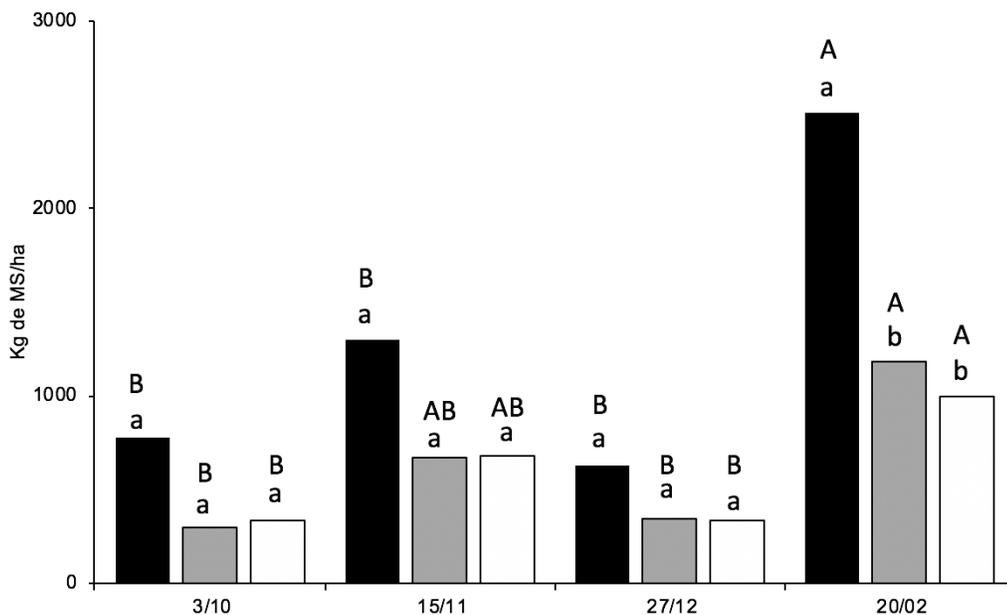
Tratamientos: pleno sol (barras negras), borde (barras grises) e interior (barras blancas). Letras minúsculas representan valores diferentes ($P \leq 0.05$) entre la misma fecha de corte. Letras mayúsculas muestran valores diferentes ($P \leq 0.05$) entre el mismo tratamiento para diferentes fechas de corte.

Figura No. 20. Producción de *P. dilatatum* (Kg/ms/há) discriminada por fecha de corte para los diferentes tratamientos

Se observa la producción estival de la pastura. Es posible que la caída en producción de materia seca en el tercer corte, haya sido provocada una situación de déficit hídrico. Sin embargo, el efecto del déficit hídrico no es claro. Al observar la gráfica de precipitaciones, noviembre y diciembre fueron meses más lluviosos que febrero y octubre (Figura No. 5). Aunque, la caída en la producción se da en diciembre. Se debe tener en cuenta que la disponibilidad de agua en el perfil del suelo no depende solamente de las precipitaciones. Es posible que las condiciones de alta evapotranspiración a la que se enfrentan los tratamientos en diciembre hayan generado esta caída en la producción de materia seca.

El estado fenológico de cada planta también es un factor que tiene influencia sobre la caída observada en el corte de diciembre. Si se comparan las

caídas en diciembre para ambas especies, se observa que en *P. dilatatum* la pendiente tiene mayor inclinación que en *P. umbrosum* (Figura No. 21). *P. dilatatum* presentó mayor porcentaje de macollos en estado reproductivo en la fecha de corte inmediatamente anterior. Este pasaje de estado vegetativo a reproductivo representa un gran gasto de carbohidratos para la planta, sumado a un corte a 5 cm del suelo que representa un mayor porcentaje de biomasa retirada comparativamente, pudo haber dejado a las plantas con un menor porcentaje de reservas para poder rebrotar, aunque en términos absolutos la producción de *P. dilatatum* fue superior de todas formas.



Tratamientos: pleno sol (barras negras), borde (barras grises) e interior (barras blancas). Letras minúsculas representan valores diferentes ($P \leq 0.05$) entre la misma fecha de corte. Letras mayúsculas muestran valores diferentes ($P \leq 0.05$) entre el mismo tratamiento para diferentes fechas de corte.

Figura No. 21. Producción de *P. umbrosum* (Kg/ms/há) discriminada por fecha de corte para los diferentes tratamientos

Si se comparan las gráficas de ambas especies, se observa que *P. umbrosum* tiene una producción más estable a lo largo de todo el ensayo y para los tres tratamientos. Es decir que presenta una mayor plasticidad fenotípica. Estas características podrían conferir a *P. umbrosum* una mejor capacidad para soportar el pastoreo en los tratamientos de interior y borde.

También se observa una caída en la producción en el corte de diciembre. La máxima acumulación de ms se da en el corte de febrero, a diferencia de *P. dilatatum*, donde la máxima producción de ms se dio en el corte de noviembre.

La diferencia entre el segundo y tercer corte es comparativamente menor. Esto sugiere que *P. umbrosum* si bien puede desarrollarse en condiciones de sombra, no alcanza a cumplir los requisitos mínimos para completar su ciclo de vida en una estación. Es decir, la mayoría de las plantas no pasaron de estado vegetativo a reproductivo. Por lo tanto, la pastura no se encaña y destina la mayoría de sus carbohidratos al desarrollo foliar y a la competencia por luz. Esto representa una ventaja desde el punto de vista del productor, que busca una mayor calidad de pastura.

Si bien no es objeto de este trabajo, Fedrigo et al. (2018), al analizar la aptitud nutricional de una misma especie de gramínea creciendo bajo sol o bajo sombra, lograron determinar que aquellas hojas creciendo bajo sombra, poseen un mayor porcentaje de proteína bruta, así como menos porcentaje de fibra, aumentando su digestibilidad. Una posible explicación de esta variación en la cantidad de proteína, puede ser la formación de una mayor cantidad de cloroplastos con la finalidad de compensar la menor cantidad de luz, con una mayor eficiencia fotosintética.

4.4.3. Relación hoja/biomasa

Cuadro No. 5. Porcentaje de biomasa que corresponde a hojas para *P. umbrosum* y *P. dilatatum*

	3/10		15/11		27/12		20/02	
	<i>P.dilatatum</i>	<i>P.umbrosum</i>	<i>P.dilatatum</i>	<i>P.umbrosum</i>	<i>P.dilatatum</i>	<i>P.umbrosum</i>	<i>P.dilatatum</i>	<i>P.umbrosum</i>
Sol pleno	90 a	94 a	27 b	91 a	48 b	93 a	41 b	72 a
Borde	93 a	94 a	69 b	84 a	80 a	77 a	55 b	72 a
Interior	95 a	92 a	86 a	83 a	77 a	73 a	59 b	70 a

Letras diferentes muestran valores diferentes ($P \leq 0.05$).

Si bien las plantas de *P. dilatatum* acumularon una mayor cantidad de materia seca, un mayor porcentaje de la misma corresponde a inflorescencia o tallo. Por otro lado, analizando la composición de la materia seca acumulada para *P. umbrosum*, en todos los cortes y tratamientos, al menos el 70% de la biomasa estuvo compuesto por hojas. Este análisis es de gran importancia porque cuantifica qué porcentaje de materia seca aportaría forraje de calidad nutricional para el ganado. Para los productores es deseable aumentar esta relación

hoja/biomasa. Para el tratamiento a pleno sol, existen diferencias significativas a favor de *P. umbrosum* en todas las fechas de corte, excepto al 3/10. En cuanto al tratamiento borde, se registran diferencias significativas solamente en las fechas 15/11 y 20/02, en el resto de las fechas las diferencias no fueron significativas. Finalmente, para el tratamiento interior, solamente se observaron diferencias en la última fecha de corte.

Otra observación a campo de gran importancia fue la cantidad de macollos entrados en fase reproductiva comparativamente entre ambas especies. Si bien no se analizó esta variable, una gran parte de las plantas de *P. dilatatum* alcanzaron la fase reproductiva, con un gran porcentaje de tallo, mientras que en el caso de *P. umbrosum* la mayoría de las plantas no alcanzaron la fase reproductiva a lo largo de todo el tratamiento. Este comportamiento esta relacionado con las fechas de floración de las especies. Es probable que *P. umbrosum* no haya sido evaluada dentro de su fecha de floración que se da generalmente a partir de marzo donde ya no se realizaron mediciones.

Al igual que en la tesis de Posada (2020), *P. dilatatum* tuvo una tendencia a concentrar una mayor cantidad de láminas a medida que el sombreado aumentó. En cuanto al *P. umbrosum*, los resultados presentaron diferencias, ya que en el ensayo de Posada (2020) esta especie no presentó tanta proporción de láminas, que difícilmente superó el 60% de hojas para algunas fechas.

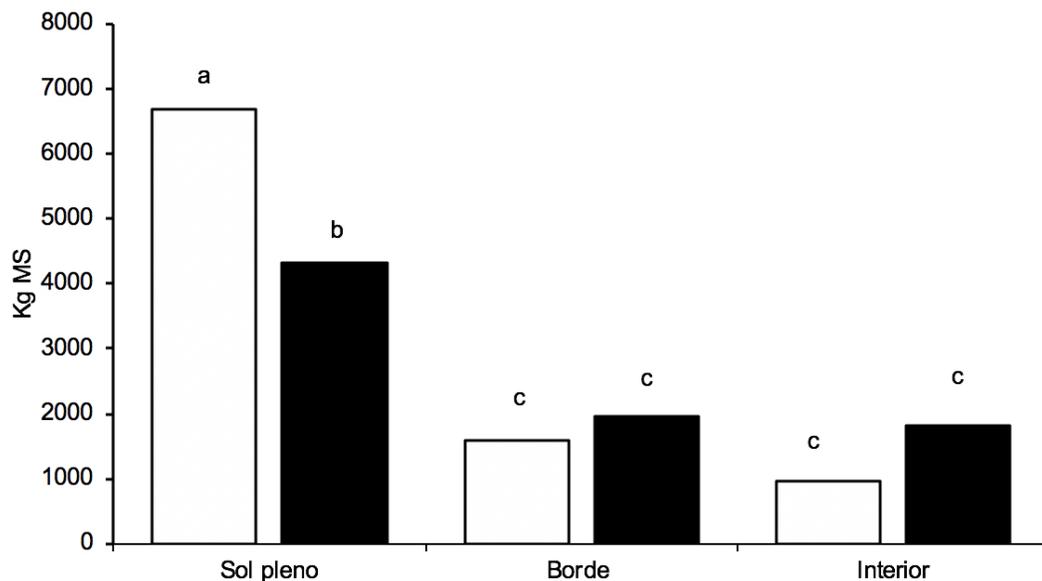
Al cuantificar la variable hoja/biomasa, se podría predecir cuan apetecible sería para el ganado un sistema u otro. Los rumiantes seleccionan en primera instancia las hojas tiernas por sobre los tallos, por su mayor digestibilidad y mayor contenido de proteína, por lo tanto, un mayor valor nutritivo. La relación tallo/hoja es un indicador importante que refleja la calidad de la pastura (Fick y Holthausen, 1985).

Por lo general, las especies c4 poseen altas tasas de crecimiento que influyen favorablemente en la capacidad de producir materia seca y en el crecimiento vigoroso después del pastoreo. No obstante, este crecimiento va acompañado de diferenciación y elongación de tallos de rápido crecimiento y de producción de semillas desde temprano que lleva a reducir su valor nutritivo (Carámbula, 2007).

Para *P. dilatatum* la intensidad de corte fue demasiado alta y los remanentes muy bajos luego de cada corte. Esto determina la cosecha de estratos con altos porcentajes de tallos y por ende de menor calidad. El manejo impuesto priorizó la producción de materia seca en detrimento de la calidad.

Los problemas de calidad de las pasturas pueden ser corregidos con un correcto manejo, impidiendo la madurez por crecimiento y el excesivo número de tallos. Conservar un forraje en estado vegetativo no es simple, menos aún si las condiciones climáticas son favorables, ya que las altas tasas de crecimiento dificultan mantener una carga de animales suficiente para mantener la pastura en estado joven (Scheffer-Basso et al., 2007).

4.4.4. Producción absoluta de materia seca en hojas



P. dilatatum (barras blancas) y para *P. umbrosum* (barras negras). Letras diferentes muestran valores diferentes ($P \leq 0.05$).

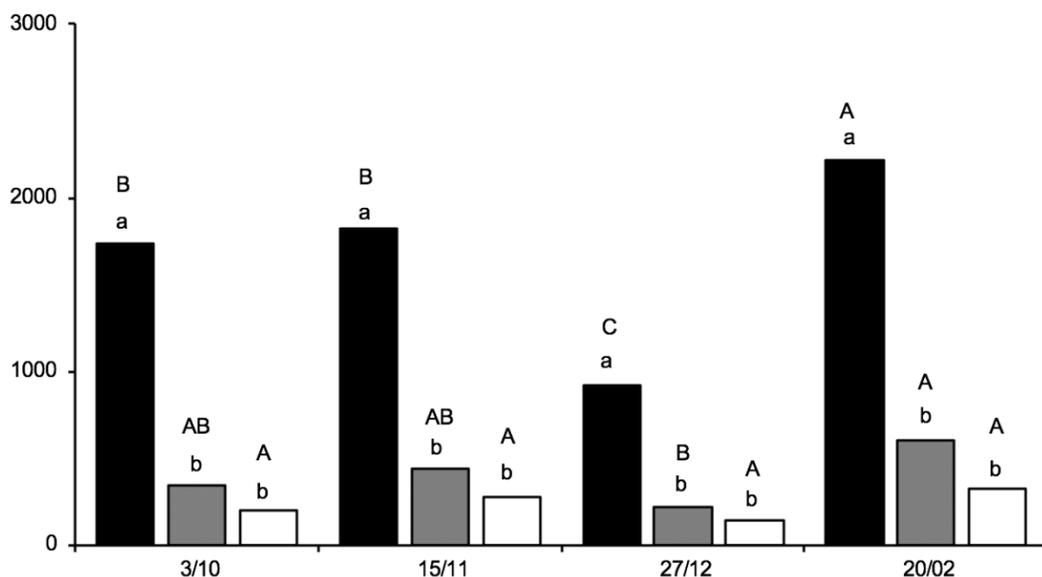
Figura No. 22. Kilogramos de ms acumulada en hojas por tratamiento para *P. umbrosum*

Tal como se menciona en la revisión, la mayor producción de materia seca en hojas se da en el tratamiento a pleno sol para ambas especies (Para *P. dilatatum* se triplica la producción, para *P. umbrosum* se duplica). A su vez, dentro del tratamiento sol pleno, se registran diferencias en la producción a favor de *P. dilatatum* en el entorno de un 50% mayor en relación a lo registrado para *P. umbrosum*. Para el resto de los tratamientos no existen diferencias significativas entre ambas especies.

Se confirmó que la radiación incidente es un factor determinante en el desarrollo de las gramíneas (Figura No. 22). El éxito de un sistema silvopastoril consiste en identificar una densidad de plantación que permita que el estrato

inferior absorba la radiación necesaria para garantizar una buena producción de materia seca en hojas.

Obtener un forraje con alto porcentaje de hojas es de gran importancia para mejorar la calidad de la dieta. Las hojas sintetizan y asimilan carbohidratos, determinando mayor contenido de nitrógeno, mayor digestibilidad y por este motivo es la fracción más consumida por los animales (Buxton, 1996).



Tratamientos representados por colores: pleno sol (barras negras), borde (barras grises) e interior (barras blancas). Letras minúsculas representan valores diferentes ($P \leq 0.05$) entre la misma fecha de corte. Letras mayúsculas muestran valores diferentes ($P \leq 0.05$) entre el mismo tratamiento para diferentes fechas de corte.

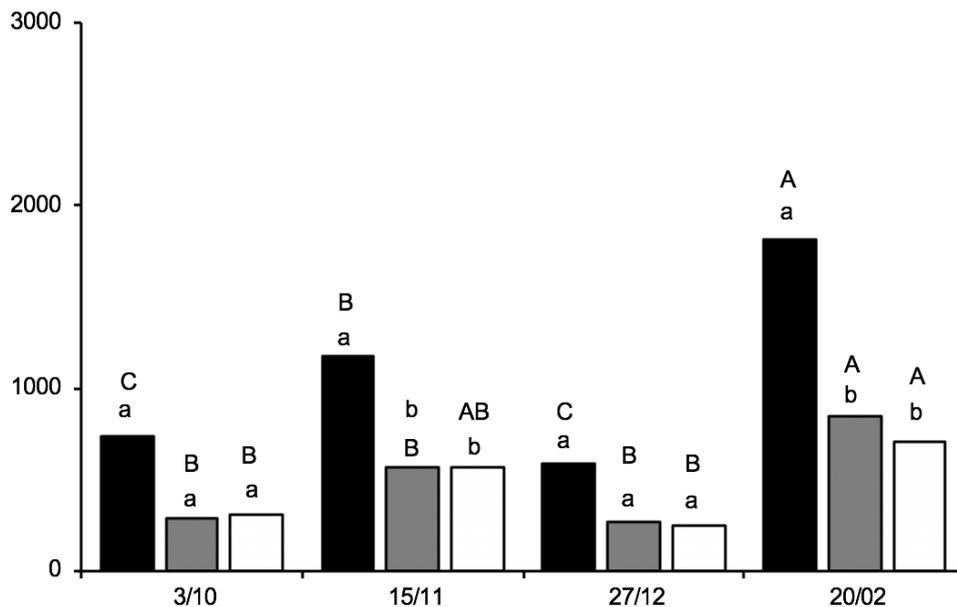
Figura No. 23. Producción de ms en hojas por fecha de *P. dilatatum* para los diferentes tratamientos

En el tratamiento a pleno sol, se registran los valores máximos de acumulación de materia seca en hojas por fecha de corte. A su vez, también existen diferencias significativas dentro del mismo tratamiento, presentándose los valores más altos en la última fecha de corte (20/02), superiores a los cortes del 3/10 y 15/11. A su vez, estos dos cortes registraron valores superiores en materia seca en hojas con respecto al de la fecha 27/12.

Esta variable representa la acumulación de materia seca en hojas para cada fecha de corte. Ambas especies se comportaron de manera similar y sin diferencias significativas a lo largo de todo el ensayo y para todos los tratamientos, a excepción de los dos primeros cortes (3/10 y 15/11) para el tratamiento a pleno sol que si presentan diferencias significativas a favor de *P. dilatatum*.

Al evaluar *P. dilatatum* se destacó la importancia del manejo sobre la calidad de la dieta asociado al porcentaje de hojas, ya que se encontró una relación inversa entre calidad y cantidad de forraje acumulado (Álvarez, 1985). En otros ensayos de *P. dilatatum* se encontró una relación lineal entre el porcentaje de hojas y la digestibilidad. A medida que el porcentaje de hojas disminuía con el tiempo (de 39% a 14%) la digestibilidad de la materia seca disminuía del 56,7% al 42,5% (Minson, 1972).

Las posiciones borde e interior con respecto al monte, no presentaron diferencias significativas a lo largo del ensayo.



Tratamientos representados por las barras de color: pleno sol (barras negras), borde (barras grises) e interior (barras blancas). Letras minúsculas representan valores diferentes ($P \leq 0.05$) entre la misma fecha de corte. Letras mayúsculas muestran valores diferentes ($P \leq 0.05$) para las mismas condiciones en diferentes fechas de corte.

Figura No. 24. Producción de ms en hojas por fecha de *P. umbrosum* para los diferentes tratamientos

Para la posición a pleno sol, se registran los valores máximos de acumulación de materia seca en hojas por fecha de corte. También existen diferencias significativas dentro del mismo tratamiento, presentándose valores de casi 2000 kg/ha en la última fecha de corte (20/02), superiores a los cortes del 3/10, 15/11 y 27/12. A su vez, el corte del 15/11 sobrepasa los 1000 Kg/ha, mientras que los cortes del 30/10 y 27/12, apenas superan los 600 kg/ha.

Para las posiciones borde e interior, se comportaron de forma similar, sin diferencias significativas entre ellos a lo largo de todas las fechas de corte. Sin embargo, si existieron diferencias entre las fechas de corte para el mismo tratamiento. Los cortes del 20/2 presentan diferencias de al menos un 20% con respecto al resto de las fechas (para ambas condiciones), esto podría verse explicado por un período de acumulación sensiblemente más largo que el resto. Mientras que todas las mediciones se registraron antes de que transcurran 45 días desde el corte anterior, para esta última fecha de corte, el período de acumulación fue de 55 días.

El hecho de que en ambas especies la producción de ms en hojas no haya disminuido significativamente pasando del tratamiento borde al interior, es muy importante porque respalda lo mencionado por (Zuloaga y Morrone, 2005) acerca de la adaptación del género *Paspalum* a condiciones de sombra moderada. La producción no se vió significativamente reducida al aumentar los niveles de sombra en este ensayo.

5. CONCLUSIONES

- *Paspalum notatum* no pudo ser evaluado debido a que esta especie no se adaptó a las condiciones de trasplante, arrojando datos que no fueron suficientes para incorporar en el análisis.
- *Paspalum dilatatum* presenta tasas de crecimiento superiores en condiciones de sol pleno, con relación a *P. umbrosum*. Mientras que, en condiciones de sotobosque, las especies no muestran diferencias en sus niveles de producción.
- La reducción en producción de biomasa en las condiciones de sotobosque para *P. dilatatum* fue mayor a *P. umbrosum*, relacionado a condiciones de sol pleno.
- En lo que refiere a la estructura de la pastura, se observó en *P. dilatatum* una relación hoja/biomasa menor con respecto a *P. umbrosum*.
- No existe una marcada diferencia en las tasas de natalidad y mortalidad de macollos para ambas especies, en las distintas condiciones.
- En condiciones de sotobosque, *P. umbrosum* mantiene mayor densidad de macollos por unidad de superficie.

6. RESUMEN

El objetivo fue evaluar el desempeño de tres especies forrajeras del género *Paspalum* ssp., creciendo en condiciones de sotobosque. La especie arbórea utilizada fue *Eucalyptus dunnii* de 25 años de edad plantado en un marco de plantación de 2,5 x 4 m (1000 árboles/há), en Bañado de Medina, Cerro Largo, Uruguay. Las especies de gramíneas evaluadas fueron *P. dilatatum*, *P. notatum* y *P. umbrosum*. Para evaluar las diferencias en los hábitos de crecimiento entre las tres especies, se establecieron tres tratamientos diferentes (sol pleno, borde e interior), con tres repeticiones cada uno. Las parcelas fueron divididas en tres partes iguales, sembrando una especie diferente en cada sub parcela. La hipótesis que se planteó fue que *P. umbrosum* se adaptaba mejor a condiciones de sotobosque, comparativamente con las otras dos especies. Las plantas se trasplantaron en agosto 2018 y las mediciones se llevaron a cabo desde el 3/10 hasta el 9/4. Las variables estudiadas fueron: dinámica poblacional de macollos, tasa de natalidad y mortalidad de macollos, materia seca en hojas, tallo e inflorescencia. Para caracterizar las diferencias en el microclima, se instalaron estaciones meteorológicas en cada tratamiento, midiendo humedad relativa y temperatura. La información fue analizada y se comprobó la hipótesis planteada. *P. umbrosum* se desempeñó mejor que las otras especies en condiciones de sombra, esto puede verse explicado por destinar una mayor cantidad de carbohidratos hacia la parte radicular de la planta, a diferencia de *P. dilatatum*, que destina la gran mayoría de sus carbohidratos a la parte aérea con el objetivo de interceptar mayor radiación, por lo cual su resistencia a la sombra se vería afectada una vez terminada la estación de crecimiento. En las condiciones de sol pleno, *P. dilatatum* fue la especie que generó mayor cantidad de materia seca y una densidad poblacional máxima mayor. Sin embargo, gracias a una diferente tasa de natalidad y mortalidad, *P. umbrosum* logró desempeñarse mejor en las condiciones de sotobosque. La densidad poblacional final, la producción de materia seca total y la relación hoja/tallo registrada fueron mayores para *P. umbrosum*. El análisis microclimático logró determinar diferencias entre los tratamientos contrastantes, confirmando lo indicado por la bibliografía que establece en las condiciones de sotobosque, un microclima más templado, lo que representaría un beneficio considerando la performance y producción de animales pastoreantes. Se logró constatar que la especie *P. umbrosum* se presenta como una interesante alternativa a la hora de implementar un sistema silvopastoril en Uruguay, gracias a las adaptaciones morfológicas para crecer a la sombra que permiten un mejor desempeño que otras especies de campo natural de Uruguay.

Palabras clave: *Paspalum*; *Paspalum dilatatum*; *Paspalum umbrosum*;
Paspalum notatum; *Eucalyptus dunnii*; Sotobosque;
Silvopastoreo; Sombreado; Sombra; Gramínea; Radiación solar.

7. SUMMARY

The main objective of this work is to evaluate the performance of three species of the genus *Paspalum* ssp., growing in shade conditions. The tree species used was *Eucalyptus dunnii*, about 25 years old, planted at 2.5 x 4 m (1000 trees/ha) planted in Bañado de Medina, in the department of Cerro Largo, Uruguay. Grass species evaluated were *P. dilatatum*, *P. notatum* and *P. umbrosum*. To evaluate the differences in growth habits among the three forage species, three different treatments were established (full sun, edge and interior), with 3 replications each. The experimental design was random blocks completely random. The plots were divided into three equal parts, sowing a different species in each sub-plot. The hypothesis was that *P. umbrosum* was better adapted to shade conditions, compared to the other two species. The plants were planted by transplanting in August 2018 and measurements were taken from 10/3 up to 4/9. The variables studied were: bud population dynamics, bud birth rate, bud mortality rate, dry matter grown in leaves, stem and inflorescence. To characterize the differences in the microclimate, weather stations were also installed in each treatment, measuring relative humidity and temperature. The information was analyzed and were able to test the hypothesis. *P. umbrosum* performed better than the other species in shade conditions. Under full sun conditions, *P. dilatatum* was the specie that generated the highest amount of dry matter and the highest maximum population density. However, due to different birth and death rates, *P. umbrosum* performed better in the shady conditions. The final population density, total dry matter production and leaf/stem ratio recorded were higher for *P. umbrosum*. On the other hand, with the microclimatic analysis, it was possible to determine differences between the contrasting treatments, confirming what is indicated by the literature that establishes in the understory conditions, a more temperate microclimate (lower temperature maximum and higher minimum temperature), which would represent a benefit considering the performance and production of grazing animals. It was possible to confirm that the specie *Paspalum umbrosum* is presented as an interesting alternative when implementing a silvopastoral system in Uruguay, thanks to the morphological adaptations to grow in the shade that allow a better performance than other species in the Uruguayan natural field.

Key words: *Paspalum*; *Paspalum dilatatum*; *Paspalum umbrosum*;
Paspalum notatum; *Eucalyptus dunnii*; Understory; Agroforestry;
Shading; Shadow; Gramine; Solar radia

8. BIBLIOGRAFÍA

1. Abel, N.; Baxter, J.; Campbell, A.; Cleugh, H.; Fargher, J.; Lambeck, R.; Prinsley, R.; Prosser, M.; Reid, R.; Revell, G.; Schmidt, C.; Stirzaker, R.; Thorburn, P. 1997. Design Principles for Farm Forestry: a guide to assist farmers to decide where to place trees and farm plantations on farms. Canberra, Rural Industries Research and Development Corporation. 102 p.
2. Adkins, S.; Bellairs, S.; Loch, D. 2002. Seed dormancy mechanisms in warm season grass species. *Euphytica*. 126:13-20.
3. Alfaro, M. 1997. Almacenamiento y fijación de carbono en ecosistemas forestales. *Revista Forestal Centroamericana*. 19:9-12.
4. Alfonso, O. 2001. Fisiopatología veterinaria. Nosopatogénesis general y alteraciones metabólicas, digestivas y hepáticas. La Habana, Cuba, Félix Varela. 155 p.
5. Alfonso, S. I.; Monterubbianesi, M. G. 2006. Phenotypic variability in leaf length, width and area and their relationships in clones of two subspecies of *Paspalum dilatatum* Poir. during summer and autumn. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 49(1):25-33.
6. Álvarez, A. 1985. Manejo de cortes y fertilización nitrogenada en semilleros de *Paspalum dilatatum*. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 114 p.
7. _____. 2004. Fisiología de la termorregulación de los vertebrados superiores en su entorno. La Habana, Cuba, UNAH. Facultad Medicina Veterinaria. 23 p.
8. Baldissera, T. C.; Pontes, L. D. A. S.; Barro, R. S.; Giostri, A. F. 2014. Phyllochron and leaf lifespan of four c4 forage grasses cultivated in association with trees. *Tropical Grasslands* 2:12-15.
9. Ballare, C. L.; Casal, J. J. 2000. Light signals perceived by crop and weed plants. *Field Crops Research* 67:149-160.

10. Baltzer, J. L.; Thomas, S. C. 2007. Determinants of whole-plant light requirements in Bornean rain forest tree saplings. *Journal of Ecology*. 95:1208-1221.
11. Barro, R. S.; Varella, A. C.; Lemaire, G.; de Medeiros, R. B.; de 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. *Revista Brasileira de Zootecnia*. 41:1589-1597.
12. Baruch, Z.; Fisher, M. J. 1991. Factores climáticos y de competencia que afectan el desarrollo de la planta en el establecimiento de una pastura. *In*: Lascano, C. E.; Spain, J. M. eds. *Establecimiento y renovación de pasturas*. Cali, Colombia, CIAT. pp. 103-142.
13. Bavera, G.; Bocco, O.; Beguet, H.; Petryna, A. 2005. Crecimiento desarrollo y precocidad (en línea). *In*: *Cursos de Producción Bovina de Carne (2005, Río Cuarto)*. Publicaciones. Río Cuarto, UNRC. FAV. pp. 1-11. Consultado 13 mar. 2019. Disponible en http://www.produccion-animal.com.ar/informacion_tecnica/externo/00-externo_crecimiento_y_desarrollo.htm
14. Benavides, J. E.; Rodríguez, R. A.; Borel, R. 1994. Producción y calidad del forraje de king grass (*Pennisetum purpureum* x *P. typhoides*) y poró (*Erythrina poeppigiana*) en asociación. *In*: Benavides, J. E. ed. *Árboles y arbustos forrajeros en América Central*. Turrialba, Costa Rica, CATIE. pp. 441-452.
15. Bergerón, R.; Lewis, N. 2002. Transporte, salud y bienestar de los animales de granja. *Revista Producción Animal*. 178:4-23.
16. Bertoni, J.; Lombardi Neto, F. 1993. *Conservação do solo*. São Paulo, Ícone. 355 p.
17. Borel, R. 1987. Interacciones en sistemas agroforestales hombre-árbol-cultivo-animal. *In*: Seminario Avances en la investigación Agroforestal (2º., 1987, Turrialba, Costa Rica). Trabajos presentados. Turrialba, CATIE. pp. 77-89.
18. Bos, H. J.; Tijani-Eniola, H.; Struik, P. C. 2000. Morphological analysis of leaf growth of maize: responses to temperature and light intensity. *Wageningen Journal of Life Sciences*. 48:181-198.

19. 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.
20. Brussa, C. 1994. Eucalyptus: especies de cultivos más frecuente en Uruguay y regiones de clima templado. Montevideo, Hemisferio Sur. 328 p.
21. Budowski, G. 1981. Aplicabilidad de los sistemas agroforestales. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 8 p.
22. Burson, B. L.; Watson, V. H. 1995. Bahiagrass, Dallisgrass, and other Paspalum Species. In: Barnes, R. F.; Miller, D. A.; Nelson, C. J. eds. Forages: an introduction to grassland agriculture. Ames, Iowa State University. pp. 431-440.
23. Burton, G. W.; Jackson, J. E.; Knox, F. E. 1959. Influence of light reduction on the productivity, persistence and chemical composition of coastal Bermuda grass (*Cynodon dactylon*). *Agronomy Journal*. 51:537-542.
24. Buxton, D. R. 1996. Quality related characteristics of forages as influenced by plant environment and agronomic factors. *Animal Feed Science and Technology*. 59 (1):37-49.
25. Cabrera, G.; Rachetti, M.; Condon, R.; Olivera, B.; Artigalás, A.; Martínez, J.; Inzaurrealde, S.; Garrone, I.; Sánchez, A.; Bentancor, L.; Bussoni, A.; Munka, C.; Boscana, M.; Álvarez, J.; Fernández, E. 2016. La integración de forestaciones en predios familiares: resultados de un estudio participativo. Montevideo, Impresos Dib. 46 p.
26. Cameron, D. M.; Rance, S. J.; Jones, R. M.; Charles-Edwards, D. A.; Barnes, A. 1989. Project STAG: an experimental study in agroforestry. *Australian Journal of Agricultural Research*. 40: 699-714.
27. Caminha, F. O. 2009. Densidade populacional, padrões demográficos e dinâmica da população de perfilhos em pastos de capim-marandú submetidos à lotação contínua e ritmos de crescimento contrastantes. Tese Mr. Ciência Animal e Pastagens. Piracicaba,

Brasil. Universidade de São Paulo. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiróz. 92 p.

28. _____.; Da Silva, S. C.; Paiva, A. J. 2010. Estabilidade da população de perfilhos em capim marandú sob lotação contínua e adubação nitrogenada. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. Brasília. 45(2):213-220.
29. Campbell, B. D. 1999. Climate profiles of temperate c3 and subtropical c4 species in New Zealand pastures. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 42:223-233.
30. Carámbula, M. 1977. *Producción y manejo de pasturas sembradas*. Montevideo, Hemisferio Sur. 464 p.
31. _____. 2007. *Verdeos de verano*. Montevideo, Hemisferio Sur. 226 p.
32. Carvalho, M. M.; Xavier, D. F. 2005. Sistemas silvipastoris para recuperação e desenvolvimento de pastagens. *In*: Aquino, A.; Assis, R. eds. *Agroecologia: princípios e técnicas para uma agricultura sustentável*. Brasília, D. F., EMBRAPA. Informação Tecnológica. pp. 497-517.
33. Combe, J.; Budowski, G. 1979a. Clasificación de las técnicas agroforestales; una revisión de la literatura. *In*: Taller de Sistemas Agroforestales en América Latina (1°. 1979, Turrialba, Costa Rica). Trabajos presentados. Turrialba, Costa Rica, CATIE. pp. 17-48.
34. _____. 1979b. Conceptos sobre la investigación de técnicas agroforestales en el CATIE. *In*: Taller de Sistemas Agroforestales en América Latina (1°. 1979, Turrialba, Costa Rica). Trabajos presentados. Turrialba, Costa Rica, CATIE. pp. 17-48.
35. Costa Ricagno, N. 2015. Efecto de la incorporación de dos gramíneas perennes estivales en mezclas forrajeras convencionales. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 42 p.
36. Cruz, P. 1997. Effect of shade on the carbon and nitrogen allocation in a perennial tropical grass, *Dichanthium aristatum*. *Journal of Experimental Botany*. 48:15-24.

37. Cubbage, F.; Balmelli, G.; Bussoni, A.; Noellemeyer, E.; Pachas, A. N.; Fassola, H.; Colcombet, L.; Rossner, B.; Frey, G.; Dube, F.; Lopes De Silva, M.; Stevenson, H.; Hamilton, J.; Hubbard, W. 2012. Comparing silvopastoral systems and prospects in eight regions of the world. *Agroforestry Systems*. 86:303-314.
38. De las Rivas, J. 2000. La luz y el aparato fotosintético. *In*: Azcón-Bieto, J.; Talón, M. eds. *Fundamentos de fisiología vegetal*. Barcelona, Mc Graw-Hill Interamericana. cap. 9, pp. 131-153.
39. Difante, G. 2003. Importância da morfogênese no manejo de gramíneas forrageiras. Viçosa, Universidade Federal de Viçosa. 25 p.
40. Doldán, J.; Farina, I.; Tarigo, F. 2008. Utilización de *Eucalyptus* spp. alternativas de plantaciones uruguayas para pulpa kraft. *Innotec*. no. 3:30-34.
41. Eriksen, F.; Whitney, S. 1981. Effects of light intensity on growth of some tropical forage species. I. Interaction of light intensity and nitrogen fertilization on six forage grasses. *Agronomy Journal*. 73:427-433.
42. Ernst, O.; Siri Prieto, G. 2011. La agricultura en Uruguay: su trayectoria y consecuencias. *In*: Simposio Nacional de Agricultura (2º., 2011, Paysandú). No se llega si no se sabe a donde ir. El abordaje necesario para que el proceso de expansión agrícola madure en Uruguay. Paysandú, Universidad de la República. Facultad de Agronomía. pp. 149-163.
43. FAO (Food and Agriculture Organisation, IT). 2007. Marker – assisted selection: current status and future perspectives in crops, livestock, forestry and fish. Rome. 471 p.
44. _____. 2020. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2020: principales resultados (en línea). Roma. pp. 4-6. Consultado 20 ago. 2020. Disponible en <http://www.fao.org/3/CA8753Es/CA8753Es.pdf>
45. Fedrigo, J. K.; Santa Cruz, R.; Benitez, V.; Courdin, V.; Ferreira, G.; Posse, J.; Viñoles, C. 2017. Forraje, temperatura y producción animal en un sistema silvopastoril en Uruguay. *In*: Congreso

Internacional Sistemas Silvopastoriles por una Producción Sostenible (9º., 2017, Manizales, Colombia). Trabajos presentados. Cali, CO, CIPAV. pp. 130-135.

46. _____.; Ataide, P. F.; Filho, J. A.; Oliveira, L. V.; Jaurena, M.; Laca, E. A; Overbeck, G. E.; Nabinger, C. 2018. Temporary grazing exclusion promotes rapid recovery of species richness and productivity in a long-term overgrazed grassland. *Restoration Ecology*. 26(4):677-685.
47. _____.; Santa Cruz, R.; Benitez, V. 2019. Dynamics of forage mass, air temperature and animal performance in a silvopastoral system of Uruguay (en línea). *Agroforestry Systems*. 93:2197-2204. Consultado 20 abr. 2020. Disponible en <http://www.ainfo.inia.uy/consulta/busca?b=ad&biblioteca=vazio&busca=autoria:%22FEDRIGO,%20J.K.%22>
48. 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. *Agroforestry Systems*. 75:189-196.
49. Fernández, M. E.; Gyenge, J.; Licata, J.; Schlichter, T.; Bond, B. J. 2008. Belowground interaction between trees and grasses in a temperate semiarid agroforestry systems. *Agroforestry Systems*. 74:185-197.
50. Furbank, R. T.; Jenkins, C. L. D.; Hatch, M. 1990. c4 photosynthesis: quantum requirement, c4 acid overcycling and Q-cycle involvement. *Australian Journal of Plant Physiology*. 17:1-7.
51. Gautier, H.; Varlet-Grancher, C.; Hazard, L. 1999. Tillering responses to the light environment and the defoliation in populations of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) selected for contrasting leaf length. *Annals of Botany*. 83:423-429.
52. Granier, C.; Tardieu, F. 1999. Leaf expansion and cell division are affected by reducing absorbed light before but not after the decline in cell. *Plant, Cell and Environment*. 22:1365-1376.
53. Gutiérrez, B. F. A.; Bustamante, C.; Navas, A.; Plaza, J. 1996. Plan de investigación y desarrollo tecnológico en sistemas agroforestales. In: Seminario Internacional sobre Sistemas Agropecuarios

Sostenibles (6°. , 1996, Cali, Colombia). Trabajos presentados. Cali, CO, CIPAV. s.p.

54. Hernández, M. 1998. El uso de los árboles como mejoradores de los suelos y de la productividad de las gramíneas forrajeras. *Pastos y Forrajes*. 21:283-292.
55. INIA (Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, UY). 2019. Antecedentes y características agronómicas de *Paspalum notatum* cv INIA Sepé (en línea). Montevideo. 4 p. Consultado 22 feb. 2021. Disponible en <http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/12537/1/Repartido-presentacion-INIA-Sepe.pdf>
56. Johnson, R. S.; Lakso, A. 1991. Approaches to modeling light interception in orchards. *Hortscience*. 26:1002-1004.
57. Jovanovic, T.; Arnold, R.; Booth, T. 2000. Determining the climatic suitability of *Eucalyptus dunnii* for plantations in Australia, China and Central and South America (en línea). *New Forests*. 19:215-226. Consultado 20 jul. 2020. Disponible en <https://link.springer.com/article/10.1023/A:1006662718206>
58. Lefroy, E. C.; Scott, P. R. 1994. Alley farming: new vision for Western Australian farmland. *Western Australian Journal of Agriculture*. 35:119-126.
59. Lemaire, G.; Chapman, D. F. 1996. Tissue flows in grazed plant communities. In: Illius, J. ed. *The ecology and management of grazing systems*. Wallingford, UK, Centre for Agriculture and Biosciences International. pp. 3-36.
60. Martínez, J.; Monte, E.; Ruiz, F. 2002. Fitocromos y desarrollo vegetal. *Investigación y Ciencia*. 305:20-29.
61. Mattos, E. M.; Binkley, D.; Campoe, O. C.; Alvares, C. A.; Stape, J. L. 2020. Variation in canopy structure, leaf area, light interception and light use efficiency among Eucalyptus clones. *Forest Ecology and Management*. 463:118-138.
62. Mellado, M.; Sepulveda, E.; Meza-Herrera, C.; Veliz, F.; Arevalo, J.; Mellado, J.; De Santiago, A. 2013. Effects of heat stress on reproductive efficiency of high yielding Holstein cows in a hot-arid

environment. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*. 26:193-200.

63. MGAP. DIEA (Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca. Dirección de Investigaciones Estadísticas Agropecuarias, UY). 2019. Anuario estadístico agropecuario 2019 (en línea). Montevideo. 255 p. Consultado 15 abr. 2020. Disponible en <https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/comunicacion/publicaciones/anuario-estadistico-diea-2019>
64. Minson, D. J. 1972. The digestibility and voluntary intake by sheep of six tropical grasses. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry*. 12(54):21-27.
65. 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://link.springer.com/chapter/10.1007%2F978-0-387-33857-6_8
66. Nabinger, C. 1996. Aspectos ecofisiológicos do manejo de pastagens e utilização de modelos como ferramenta de diagnóstico e indicação de necessidades de pesquisa. *In*: Reunião do Grupo Técnico em Melhoramento e Utilização de Recursos Forrageiros das Áreas Tropical e Subtropical de Cone Sul, Grupo Campos (16ª., 1996, Porto Alegre). *Anais*. Porto Alegre, FAO. pp. 17-62.
67. _____.; Carvalho, P. 2009. Ecofisiología de sistemas pastoriles: aplicaciones para su sustentabilidad. *Agrociencia* (Uruguay). 9(3):18-27.
68. Nair, P. 1993. *An introduction to agroforestry*. London, Kluwer. 499 p.
69. Odum, E. P. 1972. *Ecología*. 3ª. ed. México, Interamericana. 639 p.
70. Orefice, J.; Carroll, J.; Conroy, D.; Ketner, L. 2017. Silvopasture practices and perspectives in the Northeastern United States (en línea). *Agroforestry Systems*. 91:149-160. Consultado 25 abr. 2020. Disponible en <https://doi.org/10.1007/s10457-016-9916-0>

71. Ovalle, C.; Avedao, J. 1984. Utilización silvopastoral del espinal. II. Influencia del espino (*Acacia caven* (Mol.) Hook et Arn.) sobre algunos elementos del medio. *Agricultura Técnica*. 44(4):353-362.
72. Pang, W.; Van Sambeek, N.; Navarrete-Tindall, E.; Chung-Ho Lin Shibu, J.; Garrett, H. 2017. Responses of legumes and grasses to non- moderate, and dense shade in Missouri, USA. I. Forage yield and its species-level. plasticity. *Agroforestry Systems*. 93:11-24.
73. Pastorini, V.; Acosta, P. 2011. Aportes del Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca para la integración de la forestación en predios ganaderos. *Anuario OPYPA 2011*:283-297.
74. Pentón, G.; Blanco, F. 1997. Influencia de la sombra de los árboles en la composición química y el rendimiento de los pastos. *Pastos y Forrajes*. 20(2):101-110.
75. Peri, P. L.; Dube, F.; Varella, A. C. 2016. Silvopastoral Systems in the subtropical and temperature zones of South America: an Overview. In: Peri, P. L.; Dube, F.; Varella, A. C. eds. *Silvopastoral Systems in Southern South America*. New York, Springer. pp. 1-9.
76. Pezo, D.; Ibrahim, M. 1998. Sistemas silvopastoriles. Turrialba, Costa Rica, CATIE/GTZ. 258 p.
77. Pizarro, E. 2002. Potencial forrajero del género *Paspalum*. *Pasturas Tropicales*. 22(1):38-46.
78. Posada, P. 2020. Evaluación primaria de gramíneas estivales del género *Paspalum* bajo sombra con potencial uso silvopastoril. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 92 p.
79. Reynolds, S. G. 1995. Sistemas silvopastoriles. Montevideo, Facultad de Agronomía. 1 p.
80. Rivas, M. 1989. Búsqueda de sexualidad en *Paspalum dilatatum* Poir. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 123 p.
81. Romero Zarco, C. 2015. Las gramíneas en la Península Ibérica e Islas Baleares: claves ilustradas para la determinación de los géneros y catálogo preliminar de las especies. Jaca, Jolube. 172 p.

82. Rosengurtt, B.; Arrillaga, B.; De Maffei, B.; Izaguirre de Artucio, P. 1970. Gramíneas uruguayas. Montevideo, Universidad de la República. Departamento de Publicaciones. 489 p.
83. Rovira, P. 2014. The effect of type of shade on physiology, behaviour and performance of grazing steers. *Animal*. 8(3):470-476.
84. Russo, R. 1994. Sistemas silvopastoriles. Montevideo, Facultad de Agronomía. 1 p.
85. Salton, J. C.; Mercante, F. M.; Tomazi, M.; Zanatta, J. A.; Concenço, G.; Silva, W. M.; Retore, M. 2014. Integrated crop-livestock system in tropical Brazil: toward a sustainable production system. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 190:70-79.
86. Sanderson, M. A.; Stair, D. W.; Hussey, M. A. 1997. Physiological and morphological responses of perennial forages to stress. *Advances in Agronomy*. 59:171-224.
87. Saravia, A.; Deborah, C.; Montes, E.; Taranto, V.; Pereira, M. 2011. Manejo del rodeo de cría sobre el campo natural (en línea). Montevideo, Instituto del Plan Agropecuario. 76 p. Consultado 23 may. 2020. Disponible en https://www.planagropecuario.org.uy/uploads/libros/21_manual.pdf
88. Saravia, C.; Cruz, G. 2003. Influencia del ambiente atmosférico en la adaptación y producción animal. Facultad de Agronomía (Montevideo). Nota técnica no. 50. 36 p.
89. Sbrissia, A. F. 2004. Morfogênese, dinâmica do perfilhamento e do acúmulo de forragem em pastos de capim-marandu sob lotação contínua. Tese Dr. em Ciencia Animal e Pastagens. Piracicaba, Brasil. Universit e de Sao Paulo. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. 171 p.
90. Scheffer-Basso, S. M.; Trentini, V.; Bar ea, K. 2007. Manejo de *Paspalum dilatatum* Poir. bi otipo Virasoro. 2. Produ  o de sementes. *Revista Brasileira de Zootecnia*. 36(4):1022-1028.
91. Sharrow, S. H. 1999. Silvopastoralism: competition and facilitation between trees, livestock and improved grass-clover pastures on temperate lanas. In: Bruck, L. E.; Lassoie, J. P.; Fern andez, E. C.

M. eds. Agroforestry in sustainable agricultural systems. Concepción, Chile, Lewis. pp. 111-130.

92. Shelton, H. M.; Humphreys, L. R.; Batello, C. 1987. Pastures in plantations of Asia and the Pacific: performance and prospect. *Tropical Grasslands*. 21:159 - 168.
93. Shishchenko, S. V.; Capote, S. 1976. Efecto de diferentes factores ambientales sobre procesos fisiológicos de gramíneas y leguminosas. II. Frijol y maíz en cultivos puros y en asociación. *Ciencias Biológicas*. 1:11-57.
94. Silva, J. L. S.; Varella, A. C.; Saibro, J. C.; Castilhos, Z. M. S. 2011. Manejo de animais e pastagens em sistemas de integração silvopastoril. Pelotas, EMBRAPA. 98 p.
95. Silveira, D.; Hernández, J.; Cadenazzi, M.; Del Pino, A.; Zanoniani, R.; Boggiano, P. 2015. Efecto de la fertilización fosfatada sobre la composición química de *Lotus tenuis* y *Trifolium repens*. *Agrociencia (Uruguay)*. 19(2):49-58.
96. Solangaarachchi, S.; Harper, J. 1987. The effect of canopy filtered light on the growth of white clover *Trifolium repens*. *Oecologia*. 71:372-376.
97. Sotomayor, Á.; Teuber, O.; Moya, I. 2009. Resultados y experiencias sobre manejo de sistemas silvopastorales en la región de Aysén. In: Teuber, O. ed. *Sistemas agroforestales para la región de Aysén: cortinas cortaviento y silvopastoreo*. Coyhaique, Instituto de Investigaciones Agropecuarias e Instituto Forestal. pp. 165-199.
98. Speranza, P. 2009. Evolutionary patterns in the Dilatata group (Paspalum, Poaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 282(2):43-56.
99. Stur, W.; Shelton, H. 1991. *Sistemas silvopastoriles*. Montevideo, Facultad de Agronomía. 1 p.
100. Tamosiunas, M. 2015. La integración productiva de árboles y ganado en predios familiares: la visión del productor. *Agrociencia (Uruguay)*. 19:150-157.

101. Vaio, M.; Mazzella, C.; Porro, V.; Speranza, P.; López-Carro, B.; Estramil, E.; Folle, G. A. 2007. Nuclear DNA content in allopolyploid species and synthetic hybrid in the grass genus *Paspalum*. *Plant Systematics and Evolution*. 265:109-121.
102. Valladares, F.; Niinemets, Ü. 2008. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 39:237-257.
103. Varella, A. C.; Porfirio da Silva, V.; Soares, A. B.; Moraes, A.; Morais, H.; De Saibro, J. C.; Barro, R. S. 2009. Estabelecimento de plantas forrageiras em sistemas de integração floresta-pecuária no sul do Brasil. In: Fontaneli, R.; Santos, H.; Fontaneli, R. eds. *FORAGEIRAS PARA INTEGRAÇÃO LAVOURA- PECUÁRIA-FLORESTA NA REGIÃO SUL-BRASILEIRA*. Passo Fundo, EMBRAPA. pp. 283-303.
104. _____.; _____.; Ribaski, J.; Soares, A. B.; Morais, H.; Moraes, A. de.; Saibro, J. C. de.; Barro, R. S. 2012. Estabelecimento de plantas forrageiras em sistemas de integração floresta-pecuária no sul do Brasil. In: Fontaneli, R.; Pereira dos Santos, H. eds. *FORAGEIRAS PARA INTEGRAÇÃO LAVOURA-PECUÁRIA-FLORESTA NA REGIÃO SUL-BRASILEIRA*. Brasília, EMBRAPA. pp. 435-460.
105. Wang, Z.; Pote, J.; Huang, B. 2003. Responses of Cytokinins, Antioxidant Enzymes, and Lipid Peroxidation in Shoots of Creeping Bentgrass to High Root-zone Temperatures. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 128:648-655.
106. Wilson, J. R.; 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. 2020. Disponible en <http://ageconsearch.umn.edu/record/134644/files/PR032.pdf>
107. _____.; 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>

108. 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. *Australian Journal of Agricultural Research*. 31:269-285.
109. Zomer, R. J.; Trabucco, A.; Coe, R.; Place, F. 2009. *Trees on Farm: Analysis of Global Extent and Geographical Patterns of Agroforestry*. Nairobi, Kenya, World Agroforestry Centre. 63 p. (ICRAF. Working Paper no. 89).
110. Zuloaga, F.; 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 Botanical Garden. 297 p.