



UNIVERSIDAD  
DE LA REPÚBLICA  
URUGUAY

# **Efecto de la sombra sobre la productividad y estructura de comunidades de campo natural**

Edison David Silveira Martínez

Doctor en Ciencias Agrarias

Opción Ciencias Animales

Octubre 2023

**Efecto de la sombra sobre la  
productividad y estructura de  
comunidades de campo natural**

Edison David Silveira Martínez

Doctor en Ciencias Agrarias

Opción Ciencias Animales

Octubre 2023

## **PÁGINA DE APROBACIÓN**

Tesis aprobada por el tribunal integrado por Ing. Agr. (PhD.) Walter Ayala, Zootecnista (Dr.) Jean Kássio Fedrigo y Ing. Agr. (PhD.) Laura Astigarraga el 4 de octubre de 2023. Autor: Ing. Agr. (Mag.) E. David Silveira Martínez. Director: Ing. Agr. (Dr.) Pablo Boggiano. Codirector: Ing. Agr. (Dr.) Carlos Nabinger.

## **DEDICATORIA**

Dedico este trabajo a Dios.  
Todas las cosas nos ayudan para el bien.  
En mis comienzos y en mis finales.  
Un Dios, Yahveh, Adonai, יהוה.  
Un Camino, una Fe.

## **AGRADECIMIENTOS**

A Dios, lumbrera en la oscuridad, cabo en la tempestad, fuente de agua viva y roca de refugio. El corazón del hombre piensa su camino: pero el Señor endereza sus pazos (Prov. 16.9).

Me gustaría agradecer a todos aquellos que me han ayudado y apoyado durante mis estudios en la Facultad de Agronomía - Udelar.

En primer lugar, me gustaría expresar un profundo agradecimiento a mi Profesor y Amigo, (Dr.) Ing. Agr. Pablo Boggiano, por ofrecerme la gran oportunidad de compartir innumerables trabajos académicos, su incondicional apoyo, aliento y cuidadosa instrucción. Él es un ejemplo en el presente, lo fue en el pasado y lo será en el futuro para mí.

También agradezco los aportes y sugerencias del Estimado Profesor (Dr.) Ing. Agr. Carlos Nabinger, el cual ha sido una guía continua en el desarrollo académico personal.

Agradezco los aportes realizados, su guía y formación personal en los análisis estadísticos a la Profesora (Dra.) Ing. Agr. Mónica Cadenazzi.

A mis compañeros del Grupo de Producción de Pasturas en particular al Ing. Agr. (PhD.) Javier García Favre por los innumerables aportes realizados, a la Ing. Agr. (MSc.) Silvana Noell y al Prof. Ing. Agr. (MSc.) Ramiro Zanoniani.

Quiero agradecer a la EEBR y al DPAyP por el apoyo recibido durante mis trabajos de investigación.

En una nota más personal, me gustaría agradecer a mis padres y hermana y toda mi familia por su amor y apoyo.

En particular quiero mencionar a mi querida tía Edith, siempre estarás en mis recuerdos.

Mi más profundo y especial agradecimiento a mi esposa, por su amor, apoyo y paciencia en tantos años.

Una mención especial a mis Amigos de toda la vida.

Nunca hubiera logrado llegar a esta instancia sin todos ellos.

## TABLA DE CONTENIDO

|   | Página |
|---|--------|
| PAGINA DE APROBACIÓN.....   | III    |
| DEDICATORIA .....   | IV     |
| AGRADECIMIENTOS.....  | V      |
| RESUMEN.....  | IX     |
| SUMMARY.....  | X      |
| ABREVIATURAS.....   | XI     |
| 1. <u>INTRODUCCIÓN</u> .....  | 1      |
| 1.1 CONTEXTO DEL ESTUDIO.....   | 1      |
| 1.2. MARCO CONCEPTUAL.....  | 3      |
| 1.3. IDENTIFICACIÓN DEL PROBLEMA.....   | 4      |
| 1.4. HIPÓTESIS DE TRABAJO.....  | 5      |
| 1.5. OBJETIVOS .....  | 5      |
| 1.5.1. <u>Objetivo general</u> .....  | 5      |
| 1.5.2. <u>Objetivos específicos</u> .....   | 5      |
| 1.6. ESTRUCTURA DE LA TESIS .....   | 6      |
| 2. <u>INFLUENCIA DEL AMBIENTE LUMÍNICO SOBRE LA COBERTURA VEGETAL Y METABOLISMOS FOTOSINTÉTICOS EN COMUNIDADES DE SOTOBOSQUE</u> .....                    | 7      |
| 2.1. RESUMEN.....   | 7      |
| 2.2. SUMMARY .....  | 8      |
| 2.3. INTRODUCCIÓN.....  | 9      |
| 2.4. MATERIALES Y MÉTODOS .....   | 11     |
| 2.4.1. <u>Características generales y del componente forestal</u> .....   | 11     |
| 2.4.2. <u>Recopilación de datos</u> .....   | 13     |
| 2.4.3. <u>Análisis de datos</u> .....   | 13     |
| 2.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN .....   | 14     |
| 2.5.1. <i>Caracterización del ambiente lumínico</i> .....   | 14     |
| 2.5.2. <u>Relación entre la radiación fotosintéticamente activa transmitida (RFAt) y las características de la cobertura vegetal del sotobosque</u> ..... | 16     |
| 2.5.3. <u>Efecto de la RFAt sobre la cobertura de especies C<sub>4</sub> y C<sub>3</sub></u> .....  | 18     |
| 2.5.4. <u>Efecto de la RFAt sobre la relación de cobertura de especies C<sub>4</sub> y C<sub>3</sub> (C<sub>4</sub>/C<sub>3</sub>)</u> .....              | 23     |

|   |    |
|---|----|
| 2.5.5. <u>Efecto de la RFAt sobre la cobertura verde en comunidades de sotobosque</u> .....   | 25 |
| 2.5.6. <u>Influencia de la RFAt en la cobertura de especies con metabolismo C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> en comunidades de sotobosque de <i>P. taeda</i>, <i>E. grandis</i> y <i>E. globulus</i></u> ..... | 27 |
| 2.6. CONCLUSIÓN.....  | 29 |
| 2.7. BIBLIOGRAFÍA.....  | 29 |
| 2.8. ANEXOS.....  | 38 |
| 3. <u>EL AMBIENTE LUMÍNICO Y SU INFLUENCIA SOBRE TIPOS FUNCIONALES DE PLANTAS Y PRODUCCIÓN EN PASTIZALES NATURALES</u> .....  | 46 |
| 3.1. RESUMEN.....   | 46 |
| 3.2. SUMMARY .....  | 48 |
| 3.3. INTRODUCCIÓN.....  | 48 |
| 3.4. MATERIALES Y MÉTODOS .....   | 50 |
| 3.4.1. <u>Sitio Experimental</u> .....  | 50 |
| 3.4.2. <u>Diseño experimental y tratamientos</u> .....  | 51 |
| 3.4.3. <u>Periodo experimental</u> .....  | 52 |
| 3.4.4. <u>Variables evaluadas</u> .....   | 52 |
| 3.4.5. <u>Modelo estadístico y análisis de datos</u> .....  | 53 |
| 3.5. RESULTADOS .....   | 53 |
| 3.5.1. <u>Condiciones ambientales</u> .....   | 53 |
| 3.5.2. <u>Composición botánica</u> .....  | 55 |
| 3.5.3. <u>Producción de biomasa anual acumulada</u> .....   | 58 |
| 3.5.4. <u>Distribución estacional de la producción de biomasa</u> .....   | 60 |
| 3.5.4.1. Otoño.....   | 60 |
| 3.5.4.2. Invierno.....  | 62 |
| 3.5.4.3. Primavera .....  | 63 |
| 3.5.4.4. Verano.....  | 65 |
| 3.6. DISCUSIÓN.....   | 66 |
| 3.6.1. <u>Composición botánica</u> .....  | 66 |
| 3.6.2. <u>Producción anual de biomasa</u> .....   | 68 |
| 3.6.3. <u>Distribución estacional de biomasa</u> .....  | 68 |
| 3.7. CONCLUSIONES.....  | 71 |

|  |    |
|--|----|
| 3.8. BIBLIOGRAFÍA.....   | 72 |
| 3.9. ANEXOS.....   | 82 |
| 4. <u>DISCUSIÓN GENERAL</u> .....  | 83 |
| 4.1. INTRODUCCIÓN.....   | 83 |
| 4.2. DESCRIPCIÓN DEL ESTUDIO REALIZADO.....  | 86 |
| 4.3. EFECTO DE LA SOMBRA SOBRE LA ESTRUCTURA DE LA<br>COMUNIDAD DE SOTOBOSQUE .....        | 86 |
| 4.4. EFECTO DEL NIVEL DE SOMBRA SOBRE LA PRODUCCIÓN<br>ESTACIONAL Y ANUAL DE BIOMASA ..... | 92 |
| 4.5. IMPLICANCIAS DEL TRABAJO .....  | 96 |
| 4.6. PERSPECTIVAS A FUTURO .....   | 97 |
| 4.7. CONCLUSIONES .....  | 98 |
| 4.8. BIBLIOGRAFÍA.....   | 99 |

## RESUMEN

Las características de las plantaciones forestales determinan la dinámica de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) bajo el dosel arbóreo y su área de influencia. El objetivo del trabajo fue estudiar el efecto de la sombra sobre la estructura y producción de biomasa del campo natural (CN), analizando las relaciones entre el ambiente lumínico sobre la cobertura vegetal del sotobosque (%), las especies presentes y sus metabolismos fotosintéticos. Además, se analizó el efecto de la sombra sobre la producción, distribución estacional de forraje y estructura de un CN por tres años. *P. taeda* y *E. grandis* exhibieron un ambiente lumínico similar, presentando los menores niveles de cobertura vegetal. *E. globulus* mostró un ambiente más iluminado generando mejores condiciones para el desarrollo vegetal. Especies C<sub>4</sub> aumentan su cobertura frente a incrementos en los niveles de radiación fotosintéticamente activa transmitida (RFAT) y las especies C<sub>3</sub> logran la mayor cobertura en niveles intermedios de intercepción luminosa. La composición en verano y otoño tiende a homogeneizarse con los años asociándose a gramíneas perennes estivales (GPE), independiente del nivel de intercepción de la radiación solar (IRS). En invierno y primavera la cobertura evoluciona hacia una mayor asociación con gramíneas perennes invernales (GPI) y gramíneas anuales invernales (GAI) en los niveles de mayor sombra. El incremento de los niveles de IRS aumentó la producción del CN. El efecto de la sombra a través del tiempo determinó respuestas estacionales diferentes en la producción de biomasa y composición de tipos funcionales de plantas. La sombra modifica la composición botánica, incrementando la cobertura de GPI, GAI y reduciendo las GPE. El nivel de sombra modifica la distribución estacional de forraje, suavizando la curva de producción anual.

**Palabras clave:** biomasa, cobertura del suelo, comunidades nativas, grupos funcionales, sombra artificial

## SHADE EFFECT ON THE PRODUCTIVITY AND STRUCTURE OF NATURAL CAMPOS COMMUNITIES

### SUMMARY

The characteristics of the forest plantations determine the dynamics of photosynthetically active radiation (PAR) under the tree canopy and its area of influence. The objective of this work was to study the effect of shade on the structure and biomass production of the natural grassland (CN), analyzing the relationships between the light environment on the vegetation cover of the understory (%), the species present and their photosynthetic metabolisms. In addition, the effect of artificial shade on the production, seasonal distribution of forage and structure of a CN were analyzed for three years. *P. taeda* and *E. grandis* exhibited a similar light environment, presenting the lowest levels of plant cover. *E. globulus* showed a more illuminated environment, generating better conditions for plant development. C<sub>4</sub> species increase their coverage in the face of increases in the levels of transmitted photosynthetically active radiation (RFAT) and C<sub>3</sub> species achieve the greatest coverage at intermediate levels of light interception. The composition in summer and autumn tends to become homogeneous over the years, associating with summer perennial grasses (GPE), regardless of the level of interception of solar radiation (IRS). In winter and spring the cover evolves towards a greater association with winter perennial grasses (GPI) and winter annual grasses (GAI) in the levels of greater shade. The increase in IRS levels increased the production of CN. The effect of shade over time determined different seasonal responses in biomass production and composition of functional types of plants. The shade modifies the botanical composition, increasing the coverage of GPI, GAI and reducing the GPE. The shade level modifies the seasonal distribution of forage, smoothing the annual production curve.

Keywords: biomass, soil cover, native communities, functional groups, artificial shade

## ABREVIATURAS

---

|                 |   |
|-----------------|---|
| ACP             | análisis de componentes principales             |
| °C              | grados Celsius                                  |
| CO <sub>2</sub> | dióxido de carbono                              |
| O <sub>2</sub>  | oxígeno   |
| CN              | campo natural                                   |
| DFFF            | densidad de flujo de fotones fotosintéticos     |
| ETP             | evapotranspiración potencial                    |
| ha              | hectárea  |
| HR              | humedad relativa                                |
| IAF             | índice de área foliar                           |
| IRS             | intercepción de la radiación solar              |
| Kg              | kilogramo                                       |
| m               | metro   |
| m <sup>2</sup>  | metro cuadrado                                  |
| MS              | materia seca                                    |
| PFC             | plantaciones forestales comerciales             |
| pp              | precipitaciones                                 |
| PRP             | pastizales del Río de la Plata                  |
| RFA             | radiación fotosintéticamente activa             |
| RFAa            | radiación fotosintéticamente absorbida          |
| RFAT            | radiación fotosintéticamente activa transmitida |
| SAF             | sistemas agroforestales                         |
| SSP             | sistemas silvopastoriles                        |
| TFP             | tipos funcionales de plantas                    |

## **1. INTRODUCCIÓN**

### **1.1 CONTEXTO DEL ESTUDIO**

Los ecosistemas de campos o campos naturales (CN) integran el bioma Campos y constituyen junto al bioma Pampa una importante área dentro de las ecorregiones de pastizales, ocupando 700.000 km<sup>2</sup>, y corresponden a los pastizales templados más grandes del mundo, siendo ecosistemas altamente biodiversos y que brindan muchos servicios ecosistémicos (Jaurena et al., 2021, Andrade et al., 2018, Wilson et al., 2012, Allen et al., 2011, Colabelli et al., 2011, Jaurena et al., 2011, Soriano, 1991). El CN es definido como pastizales que consisten principalmente en gramíneas, junto con hierbas, pequeños arbustos y con baja frecuencia de árboles, sobre un paisaje ondulado y accidentado, con suelos de fertilidad variable (Allen et al., 2011, Berreta et al., 2000). Los CN presentan una vegetación dominada por gramíneas C<sub>4</sub> que coexisten con gramíneas C<sub>3</sub> y sus ciclos complementarios permiten una producción de forraje a través del año, pero con marcadas diferencias en la distribución estacional de forraje con máximos en otoño y primavera (Boggiano, 2003, Berreta et al., 2000, Millot et al., 1987, Rosengurtt, 1943, Gallinal et al., 1938). También lo integran graminoides (principalmente cyperaceae, juncaceae, lilaceae) pudiendo dominar o codominar otras hierbas (Dixon et al., 2014).

El CN es la base forrajera para la ganadería en sus distintos sistemas y, dada la importancia del sector pecuario en el Uruguay en cuanto a la superficie territorial ocupada, es uno de los mayores promotores del desarrollo económico y social del país. El CN debido a su diversidad de plantas lo hacen fundamental para la conservación de múltiples niveles tróficos y para sostener una gran cantidad de servicios ecosistémicos como la protección del suelo contra la erosión, provisión de hábitats para la fauna autóctona y capacidad de secuestrar carbono; además, el CN tiene un valor social y turístico en nuestra cultura (Jaurena et al., 2021, Baeza, 2016, Gossner et al., 2016, Boggiano, 2003, Loreau et al., 2001).

A partir de la década del 60, el desarrollo forestal en Uruguay comienza a ser visualizado como viable y con posibilidades de dinamizar tanto el medio rural como la economía en su conjunto. A fines del año 1968, se aprueba la primera ley forestal (N.º 13.723) para promover la actividad en su fase primaria a través de exoneraciones tributarias y líneas de crédito. Dicha normativa tuvo resultados moderados puesto que entre 1975 y 1988 se forestaron unas 45 mil hectáreas. Hacia fines de 1987 fue aprobada una segunda ley forestal (N.º 15.939) a partir de la cual se generó en el país una difusión masiva y una rápida expansión del área ocupada por montes forestales. Este crecimiento se debió a la imposición de un nuevo modelo productivo desarrollado preponderadamente a partir de la industria de celulosa.

Actualmente, las plantaciones forestales comerciales (PFC) ocupan áreas muy relevantes en la región de Campos y sus impactos sobre las comunidades herbáceas han sido poco estudiados (Piastrri, 2022, Silveira et al., 2019, 2018, Silveira, 2015). Se hace necesario por este motivo entender las interacciones entre los componentes de estos nuevos sistemas (árbol-comunidad herbácea-animal) y, dado que las PFC son una actividad de largo plazo, se deberían determinar los posibles beneficios hacia la ganadería, buscando que esta actividad se presente como complementaria y diversificadora.

El análisis de los sistemas silvopastoriles sobre CN hacen necesario conocer el efecto de los árboles sobre él a través de las modificaciones que se producen en el ambiente del sotobosque, como la radiación fotosintéticamente activa (RFA) disponible y su distribución espacial y estacional, que serían los elementos más importantes del microclima que afectan a la comunidad de sotobosque (Pillar et al., 2002, Coomes y Grubb, 2000, Sampson y Allen, 1998, Ludlow, 1978). Desarrollar la investigación sobre el efecto de la sombra bajo árboles tiene inconvenientes como el tiempo necesario de establecimiento de los árboles, sumado a otros efectos que intervienen, como las modificaciones del microclima en el sotobosque, la competencia por nutrientes, agua, la interferencia física por ramas y hojas, el

reciclaje de nutrientes, etc. Es así que la tela agrícola para sombra es la opción más utilizada en estas investigaciones, aunque tiene la particularidad de que produce un patrón continuo y uniforme de sombra y no presenta las demás intervenciones antes citadas.

## **1.2. MARCO CONCEPTUAL**

Plantaciones forestales, sistemas agroforestales y estructuras que emulan la sombra provocada por los árboles son las alternativas usadas para caracterizar y evaluar el ambiente lumínico y sus efectos sobre la comunidad herbácea (Neel y Belesky, 2015, Carrilho et al., 2012, Barro, 2011, Varella et al., 2011, Feldhake et al., 2010, Neel et al., 2008). El proceso de crecimiento de las plantas está impulsado por la transformación de energía a través de la fotosíntesis, donde la radiación solar incidente se convierte en energía química. Para lograr esta transformación, tres procesos son los esenciales: (a) la interceptación de la radiación solar incidente por la hoja, la (b) conversión de la energía radiante interceptada a energía potencial química y (c) la partición de los fotosintatos en diferentes partes de la planta (Azcón-Bieto et al., 2008); por lo cual los elementos más importantes del microclima en el entorno de las plantas y pasturas son la radiación y su distribución en el dosel (Burner et al., 2018, Andrade e Ibraihnm, 2001, Cruz et al., 1999).

El gradiente de flujo radiante dentro de un dosel es una medida de la absorción de energía por parte del follaje a diferentes alturas. Es así que en comunidades multiestrato las plantas de sotobosque están sujetas a cambios en la periodicidad de la iluminación y cambios en la cantidad y calidad de la luz que llega a su dosel (Beaudet et al., 2011). Estos cambios en el ambiente lumínico ocasionan además múltiples respuestas morfológicas en la cobertura vegetal, en la composición botánica, en la proporción de metabolismos fotosintéticos en la distribución estacional y en la producción anual de biomasa (Baldissera et al., 2016, Crestani, 2015, Silveira 2015).

En PFC, sistemas agroforestales (SAF) y, en particular, sistemas silvopastoriles (SSP), como consecuencia de la presencia de árboles, las

especies del sotobosque son expuestas a períodos alternos de sol y sombra a medida que el sol pasa a través del follaje superior del dosel. El efecto de tal variación temporal de la radiación en las plantas del sotobosque puede ser investigado con la presencia del árbol o con la implementación de estructuras para simular su presencia.

### **1.3. IDENTIFICACIÓN DEL PROBLEMA**

En los inicios, las PFC eliminaban por completo la vegetación existente con la aplicación de herbicida en la totalidad del área de plantación; es decir, sustituían el CN por una vegetación arbórea uniforme de una especie coetánea con densidades entre 1000 y 1667 árboles por hectárea, y donde no existía una vegetación complementaria o acompañante (sotobosque). En la actualidad se laboreo el suelo en la fila donde se plantan los árboles y se utilizan complementariamente aplicaciones de herbicidas en la fila de plantación. Gran parte del efecto generado por los árboles se relaciona con el ambiente lumínico, lo que limita el crecimiento del CN dentro de la PFC y en áreas contiguas.

Es así que en la actualidad se plantean alternativas comerciales que modifican la densidad, el arreglo espacial y las especies de árboles utilizadas en los SSP buscando aumentar la radiación transmitida reduciendo los efectos sobre la vegetación residente. Por lo tanto, se hace necesario caracterizar el efecto de diferentes niveles de intercepción de radiación y cómo esto afecta la cobertura vegetal (sotobosque), la composición botánica y la producción anual y estacional de la pastura.

La investigación se realizó en dos etapas: en una primera instancia se caracterizó el ambiente lumínico bajo PFC asociado a la cobertura vegetal verde, a la composición botánica, sus metabolismos fotosintéticos y el índice entre plantas  $C_4$  y  $C_3$  ( $C_4/C_3$ ). En la segunda etapa se utilizó una plataforma de investigación donde se contaba con cuatro niveles de intercepción de la radiación solar (IRS) y un testigo a pleno sol. En tres años de evaluación se caracterizó la comunidad de CN en términos de composición florística y su

distribución en tipos funcionales de plantas (TFP) a través de los años y estaciones, así como también se determinó la producción de biomasa estacional y anual.

#### **1.4. HIPÓTESIS DE TRABAJO**

La modificación del régimen de iluminación del sotobosque es determinada por distintas estructuras del dosel arbóreo y altera la composición florística, lo que afecta la producción y distribución de biomasa de ese estrato de vegetación.

#### **1.5. OBJETIVOS**

##### **1.5.1. Objetivo general**

El objetivo de este trabajo fue cuantificar los efectos de distintos ambientes lumínicos sobre la composición y producción de la vegetación del campo natural.

##### **1.5.2. Objetivos específicos**

a. Estudiar la asociación entre la radiación fotosintéticamente activa (RFA) y la cobertura vegetal y la relación entre los metabolismos fotosintéticos ( $C_4/C_3$ ) en condiciones de rodales, callejones cortafuego y campo natural.

b. Determinar cómo afecta la intercepción de la radiación solar y el tiempo de aplicación de los niveles de sombreado crecientes a la producción anual y estacional de biomasa y la composición botánica del campo natural.

#### **1.6. ESTRUCTURA DE LA TESIS**

La tesis consta de 4 capítulos. En el capítulo 1 se desarrollan la introducción al tema, el marco conceptual, la identificación del problema, las hipótesis y los objetivos. El capítulo 2 describe un experimento de campo que estudia situaciones de sombra generadas por especies forestales y las compara con situaciones de callejones y pleno sol. En dicho estudio se caracterizaron el ambiente lumínico y las respuestas en términos de cobertura vegetal, cobertura de especies  $C_4$ ,  $C_3$  y su índice de cobertura ( $C_4/C_3$ ). Este

capítulo contempla el objetivo específico *a* y corresponde al artículo publicado en la revista *Agro Sur*, publicación de la Facultad de Ciencias Agrarias y Alimentarias de la Universidad Austral de Chile (<https://doi.org/10.4206/agrosur.2022.v50n1-05>).

El capítulo 3 describe un segundo experimento a campo por un período de tres años, que abordó el efecto de niveles crecientes de intercepción de la radiación solar sobre los tipos funcionales de plantas y la producción estacional y anual del CN. Este capítulo conforma el objetivo específico *b* y corresponde al artículo publicado en la revista *Agro Sur*, publicación de la Facultad de Ciencias Agrarias y Alimentarias de la Universidad Austral de Chile (<https://doi.org/10.4206/agrosur.2022.v50n3-03>).

En el capítulo 4 se discuten los resultados generales y se trata el efecto de la sombra sobre la estructura de la comunidad herbácea y la producción estacional y anual de biomasa, lo que incluye un análisis sobre los posibles impactos del uso del campo natural en condiciones de sombra. Finalmente se plantean implicancias de la sombra sobre campo natural y se formulan preguntas que no pudieron ser abordadas en el presente trabajo.

## **2. INFLUENCIA DEL AMBIENTE LUMÍNICO SOBRE LA COBERTURA VEGETAL Y METABOLISMOS FOTOSINTÉTICOS EN COMUNIDADES DE SOTOBOSQUE**

Silveira, D.<sup>1</sup>, Cadenazzi, M.<sup>2</sup>, Nabinger, C.<sup>3</sup>, Boggiano, P.<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Depto. de Producción Animal y Pasturas, Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Estación Experimental Prof. Bernardo Rosengurtt, Ruta 26, km 408, Cerro Largo, Uruguay.

<sup>2</sup> Depto. de Biometría Estadística y Cómputo. Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Estación Experimental Mario A. Cassinoni, Ruta 3, km 363, Paysandú, Uruguay.

<sup>3</sup> Depto. de Plantas Forrajeras y Agrometeorología, Facultad de Agronomía, Universidad Federal de Rio Grande del Sur. Porto Alegre, Rio Grande del Sur, Brasil.

<sup>4</sup> Depto. de Producción Animal y Pasturas, Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Estación Experimental Mario A. Cassinoni, Ruta 3, km 363, Paysandú, Uruguay.

### **2.1. RESUMEN**

Las características de las plantaciones forestales condicionan la dinámica de la radiación fotosintéticamente activa bajo el dosel arbóreo y su área de influencia, determinando el desarrollo de comunidades de sotobosque. El objetivo del trabajo fue estudiar las relaciones entre el ambiente lumínico y la cobertura vegetal (%), las especies presentes y sus metabolismos fotosintéticos. El estudio se realizó en plantaciones forestales comerciales, en nueve transectos con dirección N – S ubicados en la entre fila, callejones y campo natural, localizando 15 marcos de 0,25 m<sup>2</sup> a cada dos metros en cada una. Se determinó la radiación fotosintéticamente activa (RFA) en cada uno de los ambientes en el horario de 11:00 a 13:00 hrs. *P. taeda* y *E. grandis* mostraron un régimen de interceptación luminosa similar, en cambio *E. globulus* determina un mayor pasaje de RFA transmitida (RFAt) hacia el piso

forestal, con la consecuencia favorable sobre el desarrollo de la comunidad herbácea de sotobosque. Especies C<sub>4</sub> aumentan su cobertura frente a incrementos en los niveles de RFA, en tanto, especies C<sub>3</sub> logran la mayor cobertura en niveles intermedios de interceptación luminosa. Altos niveles de interceptación luminosa determinan una baja cobertura de la comunidad de sotobosque, y las especies con vía metabólica C<sub>4</sub> fueron las más afectadas.

Palabras clave: campo natural, cobertura de suelo, comunidades nativas

## 2.2. SUMMARY

The characteristics of forest plantations condition the dynamics of photosynthetically active radiation under the tree canopy and its area of influence, determining the development of understory communities. The purpose of this work was to study the relationships between the lighting environment and vegetation cover (%), the existing species and their photosynthetic metabolism. The study was performed in commercial forest plantations, along nine transects in a North-to-South direction that were located between rows, in alleys and natural grasslands, by placing 15 frames of 0.25 square meters every two meters in each one of them. The photosynthetically active radiation (PAR) value for each environment was recorded between 11 a.m. and 1 p.m. *P. taeda* and *E. grandis* displayed similar light interception while *E. globulus* provided a greater passage of PAR transmission into the forest floor, with favourable consequences to the development of the herbaceous structure community of the underbrush. C<sub>4</sub> species increased their coverage when faced with elevated PAR levels. On the contrary, C<sub>3</sub> species achieved greater coverage during intermediate levels of light interception. Higher levels of light interception indicate a lower coverage of the underbrush community, and the species with C<sub>4</sub> metabolic pathways were the most affected.

Keywords: natural grassland, land cover, native communities

### **2.3. INTRODUCCIÓN**

El desarrollo de la vegetación de sotobosque está vinculada a las características ambientales impuestas, lo cual hace necesario comprender las relaciones ambiente - vegetación, en particular las especies arbóreas, su arreglo espacial y densidad afectan el flujo de radiación solar transmitida hacia el interior del bosque condicionando las características de la cobertura vegetal del sotobosque y en las áreas adyacentes a los rodales (Pillar et al., 2002; Silveira et al., 2019). Para comprender cómo funcionan las comunidades del sotobosque se requiere cuantificar las variables del ambiente en tales condiciones y como éstas explican los posibles cambios en el funcionamiento de las comunidades. Uno de los factores abióticos más determinantes en el desarrollo de la comunidad de sotobosque es la radiación solar, en particular su calidad e intensidad lumínica. En este sentido cuantificar la radiación fotosintéticamente activa (RFA) incidente y su influencia en procesos fisiológicos es fundamental para establecer la expectativa de producción vegetal (Leite et al., 1997; Geiger et al., 2003).

La RFA transmitida (RFAt) a nivel de la vegetación de sotobosque disminuye al aumentar la cobertura del dosel arbóreo, la cual cambia dependiendo del tipo de cobertura (arbórea o matorral), las especies y la edad del rodal (Fassola et al., 2005; Castaño et al., 2013). La disponibilidad RFA se expresa como flujo de fotones, que es la forma más adecuada, debido a la estrecha relación existente entre el número de fotones absorbidos y la cantidad de CO<sub>2</sub> absorbido por la comunidad vegetal (Nygren, 1993; Grant, 1997; Knowles et al., 1999) y la RFA es el factor determinante de la producción de pasturas en sistemas agroforestales (Varella et al., 2011).

Conocer la dinámica de la RFA bajo plantaciones forestales juega un importante papel en el estudio del desarrollo de la vegetación de sotobosque ya que las variaciones temporales en la intensidad de la radiación solar tienen consecuencias ecológicas sobre las plantas (Kimmins, 1987; Andrade y Ibrahim, 2001), alterando patrones de regeneración, germinación,

establecimiento, crecimiento y supervivencia (Grant, 1997). Además, las características del dosel arbóreo modifican simultáneamente la intensidad y la calidad de la radiación solar, la intercepción de las precipitaciones y la exposición al viento, transformando la cobertura y estructura de la vegetación de sotobosque (Klinka et al., 1996; Cruz et al., 1999; Burner et al., 2018; Silveira et al., 2018, 2019). Las comunidades de sotobosque son esenciales para el ciclo de los nutrientes, además de ser el hábitat o fuente de alimento para numerosos vertebrados e invertebrados (Gilliam, 2007).

En zonas templadas sotobosques desarrollados en ambientes con mayor interferencia del dosel arbóreo presentan un menor número de especies, riqueza específica y diversidad, donde herbáceas y arbustos presentaron mayor frecuencia (Antos, 2017; Silveira et al., 2018). Ambientes que reciben un menor flujo de radiación muestran un aumento de la equidad, donde la composición botánica es dominada por especies con metabolismo fotosintético  $C_3$ , (gramíneas y hierbas planófilas) que presentan una mayor habilidad para captar los pulsos de radiación que pasan a través del dosel arbóreo, (Silva, 1998; Sage et al., 1999; Pillar et al., 2002; Silveira et al., 2018). En general en una comunidad multiestrato el efecto principal de los árboles es múltiple e inevitable, modifica la composición botánica, la estructura de la comunidad herbácea y la proporción de especies de diferentes rutas metabólicas (Pillar et al., 2002; Silveira et al., 2018, 2019). Las especies  $C_4$  presentan mayor eficiencia en la asimilación de carbono en condiciones de alta radiación y temperatura debido al sistema de especialización, que se logra mediante el mecanismo bioquímico de concentración de  $CO_2$ , especialización tanto morfológica como bioquímica del aparato fotosintético, requiriendo un mayor costo energético (Moser et al., 2004; Furbank et al., 2009; Furbank, 2011). El resultado es concentraciones de  $CO_2$  de hasta 10 veces los niveles atmosféricos, en células especializadas de la hoja donde se encuentra la Rubisco, la enzima principal de la fotosíntesis (Moser et al., 2004; Furbank, 2011). Estas características de las  $C_4$  resultan en una menor capacidad para adaptarse a ambientes más sombríos (Sage y McKown, 2006). Las especies

C<sub>3</sub> a medida que aumentan los niveles de RFA disponible se generan condiciones que aumentan su ineficiencia fotosintética, explicado por un aumento de los niveles de fotorrespiración, a un cambio en la relación CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>, y en estos ambientes crecientes en RFA y temperatura aumenta la competitividad de las especies C<sub>4</sub> (Moser et al., 2004; Furbank et al., 2009; Furbank, 2011).

El objetivo de este trabajo fue estudiar la asociación entre la radiación fotosintéticamente activa (RFA) la cobertura verde, la cobertura de especies C<sub>4</sub> y C<sub>3</sub> en el sotobosque y la relación entre metabolismos fotosintéticos (C<sub>4</sub>/C<sub>3</sub>) en ambientes contrastantes respecto al régimen de radiación solar incidente.

## **2.4. MATERIALES Y MÉTODOS**

### **2.4.1. Características generales y del componente forestal**

El presente estudio fue desarrollado en el noreste del Uruguay, en plantaciones forestales comerciales (PFC) de tres especies: *Pinus taeda* L. con una densidad de 1333 árboles ha<sup>-1</sup> y un marco de plantación de 2,6 x 2,9 m (lat. 32°52'45" S; long. 55°53'10" O), *Eucalyptus grandis* W. Hill (ex Maiden) con densidad de 1000 árboles ha<sup>-1</sup> en un marco de plantación de 3,0 x 3,3 m (lat. 32°21'50" S; long. 54°26'15" O) y *Eucalyptus globulus globulus* Labill. con densidad de 1250 árboles ha<sup>-1</sup> en un marco de plantación de 4,0 x 2,0 m (lat. 32°44'50" S; long. 54°33'16" O), siendo los callejones corta fuego de 5, 11 y 11,5 m, respetivamente, presentando los rodales una edad de 12 años. Todas las áreas relevadas en este trabajo estaban ubicadas en las partes altas de la topografía, con la misma exposición y bajo un sistema de pastoreo de ocupación continua del potrero, con ganado vacuno en fase de recría.

En cada rodal se midió la densidad de árboles y las características dasométricas utilizándose un hipsómetro (Vértex laser, modelo VL400, Haglöf Inc., Madison 39110, USA), una cinta diamétrica milimetrada y una cinta

graduada convencional, resultados que se presentan en el siguiente cuadro (Cuadro 1).

Cuadro 1. Promedios de las variables dasométricas error estándar y límites de los intervalos de confianza (95%) según especie forestal.

| <b>Especie</b>            | <b>Variable</b>           | <b>Media</b> | <b>EE</b> | <b>LI (95%)</b> | <b>LS (95%)</b> |
|---------------------------|---------------------------|--------------|-----------|-----------------|-----------------|
| <b><i>P. taeda</i></b>    | <b>AT (m)</b>             | 12,4         | 0,2       | 11,9            | 12,7            |
|                           | <b>AURV (m)</b>           | 3,0          | 0,1       | 2,8             | 3,1             |
|                           | <b>LCV (m)</b>            | 9,4          | 0,2       | 9,1             | 9,7             |
|                           | <b>DBC (m)</b>            | 5,1          | 0,1       | 4,9             | 5,3             |
|                           | <b>DAP (m)</b>            | 0,7          | 0,02      | 0,6             | 0,7             |
|                           | <b>VC (m<sup>3</sup>)</b> | 65,0         | 2,4       | 60,2            | 69,7            |
| <b><i>E. grandis</i></b>  | <b>AT (m)</b>             | 26,7         | 0,8       | 25,0            | 28,1            |
|                           | <b>AURV (m)</b>           | 17,3         | 0,7       | 16,0            | 18,6            |
|                           | <b>LCV (m)</b>            | 9,7          | 0,6       | 8,5             | 11,0            |
|                           | <b>DBC (m)</b>            | 5,4          | 0,2       | 5,0             | 5,8             |
|                           | <b>DAP (m)</b>            | 0,7          | 0,03      | 0,6             | 0,8             |
|                           | <b>VC (m<sup>3</sup>)</b> | 85,5         | 10,0      | 66,6            | 106,1           |
| <b><i>E. globulus</i></b> | <b>AT (m)</b>             | 19,5         | 0,7       | 17,9            | 20,9            |
|                           | <b>AURV (m)</b>           | 12,5         | 0,4       | 11,7            | 13,3            |
|                           | <b>LCV (m)</b>            | 7,1          | 0,3       | 6,5             | 7,8             |
|                           | <b>DBC (m)</b>            | 4,4          | 0,1       | 4,1             | 4,7             |
|                           | <b>DAP (m)</b>            | 0,6          | 0,03      | 0,5             | 0,7             |
|                           | <b>VC (m<sup>3</sup>)</b> | 46,4         | 4,8       | 37,7            | 56,5            |

Referencias: Altura total (AT), altura de la inserción de la última rama verde (AURV), largo de copa verde (LCV), diámetro basal de copa (DBC), diámetro a la altura del pecho (DAP) y Volumen de copa (VC).

El clima de la región es templado cálido (Subtropical húmedo) tipo Cf (Cfa) del sistema de clasificación de clima de Köppen – Geiger (Kottek et al., 2006). La región se encuentra en una zona de transición caracterizada por fuertes gradientes meridionales que separan la región tropical cálida y la zona más fría de latitudes altas. Durante el verano esta presenta temperaturas medias de  $24,3 \pm 0,8$  °C y en invierno temperaturas medias de  $13,0 \pm 1,0$  °C, presentando una temperatura promedio anual de 18,1 °C. El promedio anual de precipitación para esta región es de 1.484 mm con distribución regular y una pronunciada variabilidad interanual en cada mes (Inumet s/f a,b, Pérez, 2016; Barreiro et al., 2019).

#### **2.4.2. Recopilación de datos**

La estructura de la vegetación en cada rodal, callejón y campo natural se describió a través de quince cuadros de 0,25 m<sup>2</sup> distribuidos cada dos metros sobre cada uno de los nueve transectos. Bajo los rodales los cuadros se dispusieron en el sentido de la entre fila de los árboles en la orientación N–S, en el centro de los callejones corta fuego y el campo natural los transectos mantuvieron la misma orientación. En cada cuadro se determinó la cobertura en porcentaje de las diferentes fracciones (Brown, 1954), cobertura verde (CV) de cada especie presente, suelo descubierto (SD), mantillo + heces (M+H) y restos forestales (RF) (Silveira et al., 2018, 2019).

Para caracterizar el ambiente lumínico en los ambientes bajo rodales, callejones cortafuego y campos naturales, se determinó la RFA, la cual fue medida con un ceptómetro de barras integradoras del flujo de fotones de 0,8 metros de longitud (AccuPAR® modelo LP 80, Decagon Devices, Inc. Pullman, Washington 99163, USA). Se realizaron 15 lecturas de RFA por transecta, con sentido paralelo a la línea de plantación, las cuales fueron realizadas a 1,10 metros sobre la superficie del suelo y en el horario comprendido entre las 11:00 y 13:00 h en ausencia de nubosidad. Los relevamientos florísticos, mediciones de RFA y determinaciones dasométricas se realizaron por única vez durante febrero del 2010.

#### **2.4.3. Análisis de datos**

Los resultados de cobertura verde, cobertura de especies C<sub>4</sub>, C<sub>3</sub> y la relación C<sub>4</sub>/C<sub>3</sub> se analizaron a través de análisis de regresión e intervalos de confianza (95%). A escala regional se realizaron análisis de regresión logarítmica y regresión lineal simple, los cuales consideraron los 9 sitios de muestreo (especies forestales y ambiente lumínico), tomando como variable independiente a la RFA. Para estudiar los resultados obtenidos en el sotobosque los análisis de regresión lineal se realizaron tomando 15 unidades de muestreo. Para los análisis se utilizó el paquete estadístico Infostat (Di Rienzo et al., 2013).

## 2.5. RESULTADOS Y DISCUSION

### 2.5.1. Caracterización del ambiente lumínico

Los valores de RFA incidente (RFAi) a pleno sol presentaron una densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF) promedio para los tres sitios de  $1507,7 \pm 16,7 \mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ . Los valores promedios de RFAi entre sitios no fueron diferentes ya que estuvieron comprendidos en el mismo intervalo de confianza (95%) (Cuadro 2).

Cuadro 2. Media, error estándar y límites de los intervalos de confianza (95%) para la RFA a pleno sol, la transmitida bajo rodales y callejones de *P. taeda*, *E. grandis* y *E. globulus*.

|  | Media  | EE   | LI (95%) | LS (95%) |
|--|--------|------|----------|----------|
| <b>C. natural (<i>P. taeda</i>)</b>    | 1501,4 | 13,6 | 1476,7   | 1528,6   |
| <b>C. natural (<i>E. grandis</i>)</b>  | 1508,6 | 18,2 | 1467,3   | 1545,5   |
| <b>C. natural (<i>E. globulus</i>)</b> | 1513,1 | 18,4 | 1475,4   | 1548,2   |
| <b><i>P. taeda</i> rodal</b>           | 91,5   | 8,8  | 74,9     | 109,4    |
| <b><i>E. grandis</i> rodal</b>         | 100,7  | 12,5 | 77,7     | 124,3    |
| <b><i>E. globulus</i> rodal</b>        | 637,3  | 25,4 | 587,3    | 687,4    |
| <b><i>P. taeda</i> callejón</b>        | 201,0  | 12,6 | 177,7    | 227,0    |
| <b><i>E. grandis</i> callejón</b>      | 280,8  | 32,0 | 220,7    | 344,7    |
| <b><i>E. globulus</i> callejón</b>     | 767,6  | 26,7 | 712,1    | 814,1    |

La RFAi en las condiciones de bosque de *P. taeda* registró los menores valores promedios de  $91,5 \pm 34,1 \mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ , que representan el 6% de la RFAi disponible a pleno sol (Cuadro 2). Ese resultado muestra la interferencia ocasionada por el dosel de esta especie, siendo las características estructurales de la especie arbórea las responsables de la modificación de la reflexión, la trasmisión y la absorción de la radiación solar (Kimmins, 1987; Grant, 1997; Bonhomme, 1993, 2000; Geiger et al., 2003).

En este mismo sentido Castaño et al. (2013) afirman que las características biofísicas de las especies arbóreas como el índice de área foliar (IAF), la arquitectura del dosel, principalmente la forma de la copa influye directamente en la intercepción de la radiación solar, además menciona que la estructura del dosel está vinculada a la cantidad y distribución espacial de ramas, hojas

y frutos (conos). Estas características de la especie actúan repercutiendo en los niveles de RFA disponible observados bajo el dosel de *P. taeda*.

Los resultados obtenidos en *P. taeda* no fueron diferentes a los registrados en *E. grandis* ya que ambos valores estaban comprendidos en el mismo intervalo de confianza (95%), para esta última se obtuvieron valores promedio de RFAt de  $100,7 \pm 36,2 \mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$  en condiciones de bosque. Si bien *P. taeda* y *E. grandis* pertenecen a especies contrastantes, ambas mostraron un régimen de RFAt similar que determinó ambientes lumínicos similares bajo los bosques.

En *E. globulus* en cambio, se observaron valores promedio de RFAt de  $637,3 \pm 88,7 \mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$  en el ambiente bosque, valor que no estuvo comprendido en el mismo intervalo de confianza (95%) que *P. taeda* y *E. grandis*, lo cual podría deberse a diferencias en las características dasométricas LCV, DBC y VC (cuadro 1), siendo reportado que la LCV es predictor del nivel de sombramiento (Sibbald et al., 1994; Fassola et al., 2005), así como características estructurales respecto a las especies antes mencionadas. Entre las características más importantes destacamos la disposición de hojas alterna, pecioladas y falcadas, así como los ángulos de inserción de las mismas, aspectos que podrían determinar un mayor pasaje de la RFA hacia el piso forestal, con la consecuencia favorable sobre el desarrollo y productividad de la comunidad herbácea de sotobosque (Sibbald et al., 1994; Balmelli, 1995).

En callejón de *P. taeda* la RFAt presentó niveles de  $201,0 \pm 46,9 \mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$  de DFFF, que representó 14% de los valores obtenidos a pleno sol, valores que no fueron diferentes a los registrados en los callejones de *E. grandis* (RFAt:  $280,8 \pm 122,8 \mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ ) los cuales estaban comprendidos en el mismo intervalo de confianza (95%).

Los valores de RFAt obtenidos en callejones de *P. taeda* y *E. grandis* se diferenciaron de los registrados en callejones de *E. globulus*, donde se registraron valores de  $767,6 \pm 110,4 \mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ , debido a que este valor

no pertenecía al intervalo de confianza (95%). Estos resultados indican que la convivencia de áreas forestadas y no forestadas determina un gradiente de intervención desde la sustitución de la vegetación residente por especies forestales hasta la interferencia en el ambiente lumínico de las áreas no forestadas.

### **2.5.2. Relación entre la radiación fotosintéticamente activa transmitida (RFAt) y las características de la cobertura vegetal del sotobosque**

La cobertura vegetal de las comunidades herbáceas se ve beneficiada frente a valores crecientes de RFAt (Figura 1), mostrando una respuesta logarítmica creciente de la cobertura vegetal ante aumentos de la RFAt.

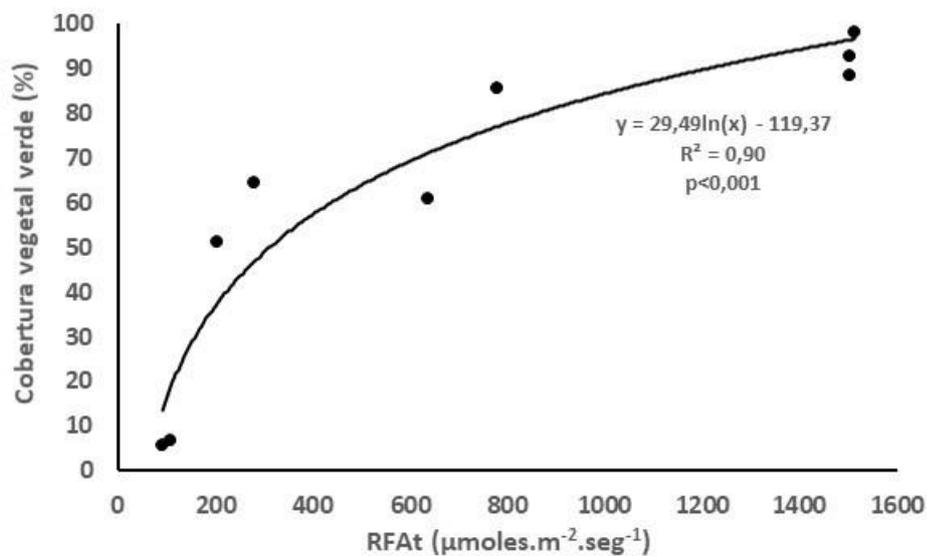


Figura 1. Relación entre la RFA transmitida y la cobertura vegetal promedio en comunidades de sotobosque en plantaciones forestales de *P. taeda*, *E. grandis* y *E. globulus* y campo natural.

Este aumento de la cobertura vegetal a tasas decrecientes se da desde ambientes con más interferencia lumínica hacia ambientes a pleno sol. Se observó que los ambientes donde es mayor la intercepción de la radiación, como son los rodales de *P. taeda* y *E. grandis*, presentaron los menores valores de cobertura vegetal (para *P. taeda*  $5,5 \pm 3,8\%$  y  $6,8 \pm 5,5\%$  para *E. grandis*), mientras que los rodales de *E. globulus* presentaron un

comportamiento intermedio ( $61,0 \pm 16,5\%$ ), asemejándose a ambientes más iluminados como los callejones cortafuego de las plantaciones de *P. taeda* y *E. grandis* (cobertura verde de  $51,3 \pm 28,1\%$  para callejones de *P. taeda* y  $64,3 \pm 15,9\%$  para callejones de *E. grandis*). Por otra parte, se distinguen de esos anteriores los callejones cortafuegos en plantaciones de *E. globulus* con valores de cobertura vegetal de  $85,7 \pm 6,30\%$  y los ambientes de campo natural con niveles de cobertura vegetal promedio de  $93,2 \pm 3,84\%$ .

Las modificaciones en cobertura de la comunidad herbácea de sotobosque, se pueden asociar a la heterogeneidad ambiental, principalmente a la RFA generada por la presencia de los árboles que determinan condiciones restrictivas al desarrollo de las comunidades vegetales de sotobosque, siendo reportados cambios temporales y espaciales en la radiación solar que llega al piso forestal, con consecuencias ecológicas sobre la comunidad vegetal (Kimmins, 1987; Jacobs et al., 1999; Aussenac, 2000; Pillar et al., 2002; Balandier et al., 2006). Las respuestas de las plantas herbáceas a esas nuevas condiciones generadas por la intercepción por parte del dosel de *P. taeda* y *E. grandis*, donde la comunidad del sotobosque recibe principalmente luz difusa compuesta por longitudes de onda media (verde y rojo lejano) Jose et al. (2009), las cuales son menos favorables en el proceso fotosintético (Maurig y Bernardis, 2017). Además de cambios en la disponibilidad de RFA, la presencia de un estrato arbóreo sobre la comunidad del sotobosque modifica las condiciones a nivel de sitio y micro-sitio, reduciendo la temperatura y humedad del suelo, y favoreciendo la actividad microbiana y modificando la dinámica de nutrientes a nivel de suelo que generan variación espacial en la disponibilidad de nutrientes (Catovsky y Bazzaz, 2000; Paciullo et al., 2008; Hernández et al., 2009; Varela 2009). Esto asociado a las diferencias interespecíficas en los requerimientos de luz (cantidad y calidad) y nutrientes de cada especie, podría conducir a los cambios en la cobertura y composición de la flora (Pillar et al., 2002; Silveira et al., 2018, 2019).

### **2.5.3. Efecto de la RFA<sub>t</sub> sobre la cobertura de especies C<sub>4</sub> y C<sub>3</sub>**

La distribución de especies en un determinado hábitat depende de la interacción que se establece entre ellas y el medio ambiente. Las especies arbóreas presentan un efecto regulador sobre los factores microclimáticos, diversificando ecológicamente el espacio circundante, generando modificaciones en la cobertura vegetal, composición botánica, en la estructura y proporción de rutas metabólicas del sotobosque según lo reportan Pillar et al. (2002) y Silveira et al. (2019).

En el presente estudio, la cobertura de especies con metabolismo fotosintético C<sub>4</sub> presentó relación lineal y positiva con la RFA<sub>t</sub> ( $y = 0,05x + 2,08$ ;  $R^2 = 0,93$ ;  $p < 0,0001$ ) (símbolo=triángulos), a medida que en el ambiente se dispone de una mayor DFFF se produce un aumento en la cobertura de especies C<sub>4</sub> (Figura 2). Las comunidades de plantas que crecen en ambientes luminoso restringidos, presentan reducción de la tasa de acumulación de carbono frente a aquellas que crecen a pleno sol (Varella et al., 2011), pudiendo causar disminución en la capacidad de acumulación de reservas, en la tasa de aparición de hojas, menor tasa de macollaje y menores tasas de rebrote y producción de materia seca (Feldhake y Belesky 2009; Varella et al., 2011; Baldissera et al., 2014).

Las especies C<sub>4</sub> presentan una menor capacidad para adaptarse a ambientes con menores niveles de RFA, lo cual podría estar relacionado con la baja presencia de éstas en rodales más sombríos como los rodales de *P. taeda* y *E. grandis*. Para el caso de *P. taeda* la cobertura de especies C<sub>4</sub> fue de  $1,45 \pm 0,09\%$ , donde se destacan en orden de importancia de cobertura *Steinchisma hians* (Elliott) Nash., *Axonopus fissifolius* (Raddi) Kuhl., *Dichanthelium sabulorum* (Lam.) Gould & C.A. Clark. y *Paspalum plicatulum* Michx. (la lista de especies puede observarse en la Tabla suplementaria). En *E. grandis* la cobertura de especies C<sub>4</sub> fue de  $2,4 \pm 0,4\%$ , siendo las especies más importantes *Paspalum quadrifarium* Lam, *Mnesithea selloana* (Hack.) de Koning & Sosef. y *Cyperaceae* sp. A medida que aumenta la disponibilidad de

RFA se produjo un aumento de la cobertura de especies C<sub>4</sub>, a partir de niveles de RFAt que van de los 205 a los 280  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ . La cobertura de especies C<sub>4</sub> en callejones de *P. taeda* fue de  $8,4 \pm 0,6\%$  donde las especies más importantes fueron *A. fissifolius*, *Paspalum notatum* Alain ex Flügge. y *S. hians*, en cambio para *E. grandis* la cobertura de especies C<sub>4</sub> fue de  $12,3 \pm 0,8\%$ , donde las principales especies fueron *P. notatum*, *Cyperus meridionalis* Barros. y *Cyperaceae* spp.

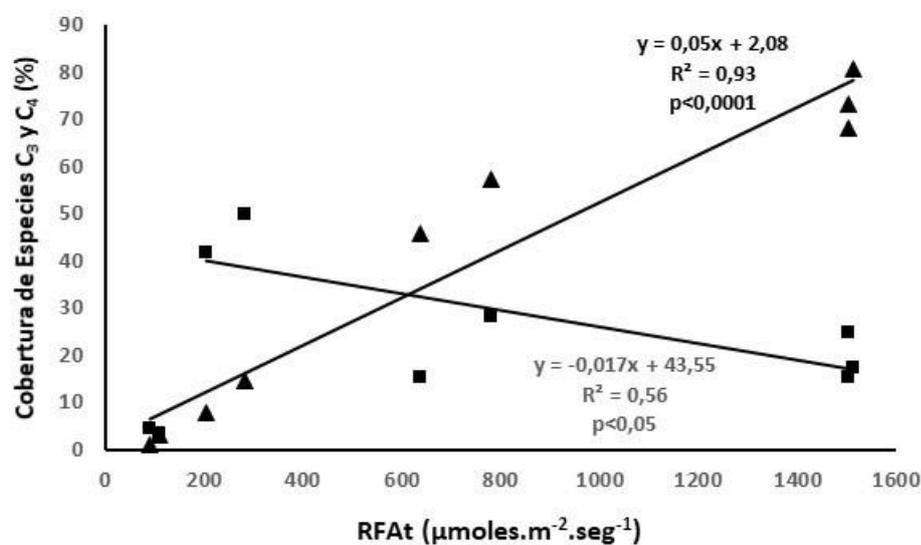


Figura 2. Relación entre la RFA transmitida y la cobertura vegetal promedio de especies con metabolismo fotosintético C<sub>3</sub> (cuadrados) y C<sub>4</sub> (triángulos) en comunidades de sotobosque en plantaciones forestales de *P. taeda*, *E. grandis* y *E. globulus* y campo natural.

Cuando los niveles de RFAt registrados fueron de 637,4 a 779,6  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$  la cobertura de especies C<sub>4</sub> alcanzó un  $44,1 \pm 4,1\%$  en rodales de *E. globulus*, siendo las especies más importantes *A. fissifolius*, *Paspalum dilatatum* Poir., *P. notatum*, *Paspalum pumilum* Nees., *S. hians* y *Setaria setosa* (Sw) P. Beauv. En tanto, callejones pertenecientes a estos rodales la cobertura de especies C<sub>4</sub> fue de  $56,5 \pm 7,4\%$  siendo representadas principalmente por: *A. fissifolius*, *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *P. notatum* y el grupo *Cyperaceae* spp (ver tabla suplementaria en Anexo).

Campos naturales contiguos a los rodales de *P. taeda* la RFAi presentó una DFFF de  $1501,4 \pm 45,0 \mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ , donde la cobertura de especies  $C_4$  fue de  $74,7 \pm 6,3\%$ , presentando la mayor cobertura *Andropogon lateralis* Nees., *A. fissifolius*, *Axonopus argentinus* Parodi., *C. dactylon*, *S. hians* y *P. notatum*. En los campos contiguos a rodales de *E. grandis* se registró una RFAi de  $1508,6 \pm 62,2 \mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ , la cobertura de especies  $C_4$  fue de  $71,9 \pm 6,3\%$ , presentando mayor cobertura *M. selloana*, *C. dactylon*, *S. hians*, *P. dilatatum*, *P. notatum*, *P. quadrifarium* y especies del grupo *Cyperaceae* spp. Por último, la RFAi determinada en campos contiguos a rodales de *E. globulus* fue de  $1513,1 \pm 65,6 \mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ , donde la cobertura registrada para especies  $C_4$  fue de  $83 \pm 9,5\%$ , y las especies con mayor cobertura fueron *A. fissifolius* y *P. notatum*, que representaron una cobertura de  $67,0\%$ . La mayor cobertura de plantas  $C_4$  en plena luz, se debería a su mayor eficiencia fotosintética a este aspecto debemos sumarle la plasticidad morfológica de estas especies dominantes frente al pastoreo y a sus tipos vegetativos estoloníferos y rizomatosos. El efecto del pastoreo el cual es señalado por varios autores como uno de los determinantes de la estructura, dinámica sucesional y funcionamiento de los pastizales, en términos generales el pastoreo modifica la composición de especies, los grupos funcionales ( $C_3$ ,  $C_4$  y tipos vegetativos), la riqueza y el perfil vertical del dosel de la pastura (Altesor et al., 2006; Lezama et al., 2014; Silveira et al., 2018).

La relación entre la RFAi y la cobertura de especies  $C_3$ , mostró que en los rodales de *P. taeda* y *E. grandis* también la cobertura de especies  $C_3$  es baja debido a los niveles restrictivos en la iluminación del sotobosque. La cobertura de especies  $C_3$  fue superior a la registrada para las especies  $C_4$  ( $4,1 \pm 0,2\%$  vs  $1,45 \pm 0,09\%$  para *P. taeda* y  $4,37 \pm 0,3\%$  vs  $2,4 \pm 0,4\%$  en *E. grandis*, valores promedio no estuvieron comprendidos en el mismo intervalo de confianza (95%)), estas condiciones no permiten expresarse una cobertura significativa, evidenciado ambientes que limitan el crecimiento vegetal inclusive a especies que presentan una mayor adaptación a bajas intensidades de luz, lo cual es sugerido por Pillar et al. (2002). En

comunidades con más alta interceptación de radiación predominan gramíneas C<sub>3</sub>, planófilas y otras hierbas menores, posiblemente muy eficientes en la captura haces de luz intermitentes que pasan a través del dosel (Lin et al., 1998; Pillar et al., 2002; Varela et al., 2011). Las principales especies relevadas en rodales de *P. taeda* fueron *P. montevidense*, *Desmodium affine* Schltl., *Chrysolea flexuosa* (Sims) H. Rob., *Hypoxis decumbens* L., *Juncus capillaceus* Lam., *Phyla canescens* (Kunth) Greene., *Tibouchina gracilis* (Bonpl.) Cogn. y *Baccharis trimera* (Less.) DC., mientras que en rodales de *E. grandis* las especies que presentaron la mayor cobertura fueron *P. montevidense*, *Carex bonariensis* Desf. ex Poir., *Aspilia montevidensis* var. *Setosa* (Griseb.) Cabrera., *Krapovickasia flavescens* (Cav.) Fryxell., *Salvia procurrens* Benth., *C. flexuosa* y *Pfaffia gnaphaloides* (L. f.) Mart.

La relación obtenida entre la RFA<sub>t</sub> y la cobertura de especies con metabolismo C<sub>3</sub> se presenta en la Figura 2, observándose por encima de los 200  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$  una respuesta lineal negativa ( $y = -0,017x + 43,55$ ;  $R^2 = 0,56$ ;  $p < 0,05$ ) (símbolo=cuadrados). Este resultado muestra que a medida que se produce un aumento en la RFA<sub>t</sub> disponible la cobertura de especies C<sub>3</sub> disminuye, lo cual coincide con lo mencionado por Pillar et al. (2002), los cuales afirman que la composición de grupos funcionales (cobertura de especies C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>) está asociado al patrón de sombra, indicando que difieren significativamente en cuanto a la composición de los grupos funcionales. Esta reducción de la cobertura de especies C<sub>3</sub> a medida que se incrementan los niveles de RFA<sub>t</sub> disponible en nuestro estudio, posiblemente se deba a fuerzas ecofisiológicas que actúan en la misma dirección, las cuales son tolerancia morfofisiológica a la sombra, ineficiencia fotosintética de las plantas C<sub>3</sub>, ocasionada por los niveles de fotorrespiración, a la menor temperatura registrada bajo doseles arbóreos y a una mejor relación CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>.

Las especies presentes en callejones de rodales de *P. taeda* fueron *Piptochaetium bicolor* (Vahl) E. Desv., *P. montivedense*, *Hydrocotyle pusilla* A. Rich., *H. decumbens* y *Dichondra microcalyx* (Hallier f.) Fabris., con una

cobertura total de C<sub>3</sub> de 42,9 ± 2,9%, en tanto para callejones de *E. grandis* las principales especies fueron *P. stipoides*, *A. montevidensis*, *Carex sororia* Kunth. y *J. capilliaceus*, con cobertura total de 52,1 ± 6,6%. En estas condiciones se reporta una dominancia en la cobertura de especies C<sub>3</sub> – C<sub>4</sub>, las cuales presentaron una relación de 5,1 a 1,0 y 4,2 a 1,0 en callejones de *P. taeda* y *E. grandis* respectivamente.

Con niveles mayores de RFA<sub>t</sub> como en los rodales y callejones de *E. globulus*, la cobertura de especies C<sub>3</sub> disminuyó. En estas situaciones reportamos niveles de RFA<sub>t</sub> de 637,3 ± 88,67 μmoles m<sup>-2</sup> seg<sup>-1</sup> y 767,6 ± 110,4 μmoles m<sup>-2</sup> seg<sup>-1</sup>, respectivamente. Las principales especies que se encontraban presentes para los rodales de *E. globulus* fueron *P. montevidense*, *B. trimera* e *H. decumbens*, presentando una cobertura total de 16,9 ± 1,2%, en tanto que en su respectivo callejón fueron las principales especies *B. trimera*, *H. decumbens* y el género *Oxalis* sp., integrado por *Oxalis bipartita* A. St.-Hil., *Oxalis brasiliensis* Lodd., G. Lodd. & W. Lodd. ex Hildebr. y *Oxalis sellowiana* Zucc. f. *sellowiana*, con una cobertura total de 29,1 ± 2,2%. Como se observa en la Figura 2 en estos niveles de RFA<sub>t</sub> hay una mayor cobertura de las especies C<sub>4</sub> de tipos vegetativos rizomatosos y estoloníferos más adaptados al pastoreo, como *A. fissifolius* y *P. notatum*, las cuales representaron una cobertura de 45,6% para rodales de *E. globulus* y 41,9% en los callejones.

En condiciones a pleno sol se registraron los menores valores en cobertura de especies C<sub>3</sub>, registrándose valores de 13,9 ± 0,9%, 20,6 ± 1,8% y 14,9 ± 0,8%, en campos naturales contiguos a *P. taeda*, *E. grandis* y *E. globulus* respectivamente. En estos ambientes las especies C<sub>3</sub> que presentaron una cobertura mayor al 3% fueron *Fimbristylis autumnalis* (L.) Roem. & Schult., en campos naturales contiguos a *P. taeda*, *Nassella charruana* (Arechav.) Barkworth. y *Eryngium horridum* Malme. en campos contiguos a *E. grandis* y *P. montevidense* y *C. sororia* para campos naturales contiguos a *E. globulus*. Los resultados obtenidos muestran una disminución en la participación de las especies con metabolismo C<sub>3</sub> ante incrementos en la disponibilidad de RFA

entre el rango de los 200  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$  hasta los niveles promedio de 1.507,7  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ , registrados en los campos naturales.

#### **2.5.4. Efecto de la RFA sobre la relación de cobertura de especies C<sub>4</sub> y C<sub>3</sub> (C<sub>4</sub>/C<sub>3</sub>)**

La relación de cobertura entre especies con vía fotosintética C<sub>4</sub> y C<sub>3</sub> (C<sub>4</sub>/C<sub>3</sub>) muestra cambios en las condiciones que registran los ambientes que rodean a las comunidades vegetales, en el presente estudio la disponibilidad de RFA es el factor asociado que determinaría los cambios en la proporción de las especies de diferentes vías metabólicas. El efecto de la cantidad de RFA y la relación entre la cobertura de especies C<sub>4</sub>/C<sub>3</sub>, mostró una respuesta lineal y creciente ( $y = 0,0026x + 0,14$ ,  $R^2 = 0,82$ ,  $p < 0,0008$ ) (Figura 3), indicando que a medida que aumentan los niveles de RFA disponible para la comunidad herbácea en los ambientes estudiados (rodales, callejones y campos naturales contiguos) se da un aumento en el índice C<sub>4</sub>/C<sub>3</sub>, indicando un aumento continuo en la cobertura de especies C<sub>4</sub>. Con relación al grupo de especies C<sub>3</sub>, el mismo muestra una caída en la cobertura a medida que pasamos a ambientes con una disponibilidad de RFA mayor, provocando que la relación aumente hacia ambientes con mayores niveles de radiación solar. Estos resultados muestran en cierta forma el éxito ecológico de las especies C<sub>4</sub> está en colonizar ambientes o biomas abiertos como las sabanas o pastizales, como es el caso de la vegetación de campos según lo expresado por Allen et al. (2011), donde dominan las plantas herbáceas, siendo esta una zona de transición en lo referente a los límites de distribución de especies C<sub>4</sub> y C<sub>3</sub>, conformando comunidades herbáceas mezcla entre especies de ambas rutas metabólicas (Soriano et al., 1992; Paruelo et al., 2007).

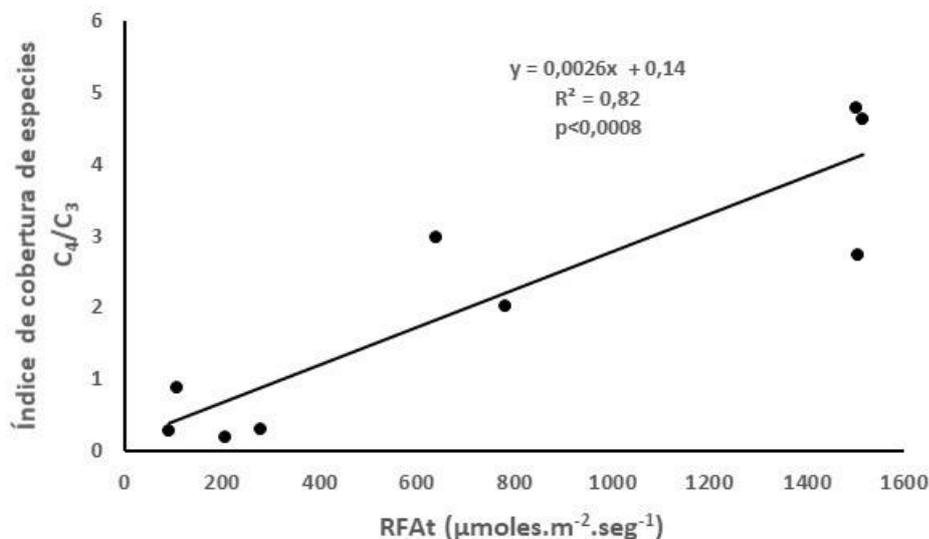


Figura 3. Relación entre la RFA transmitida y la relación de cobertura  $C_4/C_3$  promedio en comunidades de sotobosque en plantaciones forestales de *P. taeda*, *E. grandis* y *E. globulus* y campos naturales.

A su vez raramente las especies  $C_4$  colonizan ambientes con bajos niveles de radiación solar y bajas temperaturas como los bosques y es precisamente donde se produce un aumento de especies con metabolismo  $C_3$  (Epstein et al., 2002; Pillar et al., 2002; Christin et al., 2008; Edwards y Smith, 2010; Sage 2016, 2004).

Nuestros resultados coinciden a lo mencionado por Pillar et al. (2002) en lo referente al cambio en los grupos funcionales relacionados al ambiente lumínico. En nuestra situación los niveles mínimos de RFA observados en los rodales de *P. taeda* y *E. grandis* y en sus respectivos callejones provocó el menor valor de la relación  $C_4/C_3$ , la cual se mantuvo por debajo de 1. Debemos destacar que ambos grupos de especies presentan una baja participación en rodales de *P. taeda* y *E. grandis* en función de los bajos niveles de RFA<sub>t</sub> disponible para la comunidad herbácea. Se observó un cambio en la relación  $C_4/C_3$  a partir de los 250  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$  de DFFF, cuando ese valor superó a 1, mostrando un aumento de la cobertura de las especies  $C_4$  vinculado a la mejora en los valores de RFA<sub>t</sub>. Los ambientes intermedios de RFA (entre 600 y 800  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ ) corresponden a rodales y callejones de *E. globulus*,

en estos se observó una predominancia de metabolismos C<sub>4</sub>, donde se obtuvieron valores del índice de 2,6 y 1,9, en ambos casos dominaban tipos vegetativos estoloníferos y rizomatosos asociados a las dos especies con mayor cobertura como *A. fissifolius* y *P. notatum* lo cual lo vinculamos a ambientes donde también el pastoreo pudo ser la fuerza que lo direccionó en ese sentido, dada la mayor adaptación de esas especies al pastoreo.

Valores extremos en el índice C<sub>4</sub>/C<sub>3</sub> se observaron en campos naturales contiguos a los rodales de las tres especies forestales, en estas situaciones la dominancia de especies C<sub>4</sub> fue tal que los valores del índice observados fueron de 5,4, 3,5 y 5,5 para *P. taeda*, *E. grandis* y *E. globulus* respectivamente.

#### **2.5.5. Efecto de la RFAt sobre la cobertura verde en comunidades de sotobosque**

La asociación entre la RFAt y la cobertura vegetal verde desarrollada bajo los rodales de *P. taeda*, *E. grandis* y *E. globulus* se ajustó a distintos modelos lineales según la especie forestal considerada (Figura 4). Se integró un único modelo de respuesta lineal para el estudio de la relación entre la RFAt y la cobertura vegetal verde para *P. taeda* y *E. grandis*, ya que los límites de ambos modelos estaban comprendidos en el mismo intervalo de confianza a excepción de *E. globulus* (triángulos) que no mostró ajuste.

Se encontró una relación lineal positiva entre la RFAt y la cobertura vegetal verde en comunidades bajo rodales de *P. taeda* y *E. grandis*, indicando la fuerte restricción de la disponibilidad de RFAt lo cual podría ser consecuencia de la estructura de copas, el IAF, estructura y disposición de acículas y hojas en *P. taeda* y *E. grandis* (símbolo=círculos). El modelo obtenido fue  $y = 0,12x - 5,7$ , con un  $R^2 = 0,91$  y una  $p < 0,0001$ , el cual aparece como un modelo altamente vinculante entre el régimen de RFAt disponible y la respuesta en cobertura verde del sotobosque para ambas especies forestales.

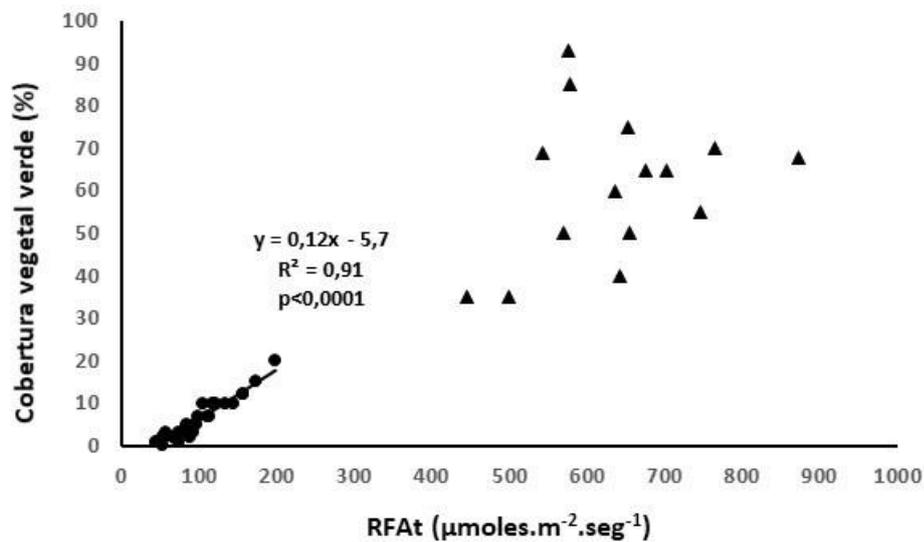


Figura 4. Relación entre la RFA transmitida y la cobertura vegetal verde de la vegetación desarrollada en comunidades herbáceas de sotobosque de *P. taeda*, *E. grandis* (círculos) y *E. globulus* (triángulos).

Para rodales (*P. taeda* y *E. grandis*) con un ambiente lumínico similar la respuesta observada se enmarca entre los 40 y 200  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$  de DFFF y donde el porcentaje de cobertura verde total promedio fue 6,2%. En ambientes restrictivos de la RFA disponible para la vegetación sumado a la cobertura de restos forestales y los procesos de degradación de los mismos suman efectos que impiden el desarrollo de la vegetación, indicando una limitación lumínica, así como también química (alelopatía) y física producida por los restos forestales (Ballester et al., 1982; Blanco, 2006; Calviño et al., 2012; Maurig y Bernardis, 2017; Silveira et al., 2019; Baietto, 2020).

La vegetación desarrollada bajo rodales de *E. globulus* no presentó una relación funcional entre RFAt y la cobertura verde del sotobosque, lo cual podría ser explicado por la estructura del dosel arbóreo que permitirían un mayor pasaje de la radiación solar incidente, con la correspondiente respuesta en aumento de la cobertura verde ( $61 \pm 16,5\%$ ), con una participación de especies  $C_4$  de  $44,1 \pm 4,1\%$ , en tanto que las  $C_3$  presentaron una cobertura de  $16,9 \pm 1,2\%$ . Estos resultados permiten afirmar que bajo estas condiciones es factible el desarrollo de una vegetación semejante a la de campos naturales

aledaños, con menor cobertura verde, pero similar en el valor pastoral (Silveira et al., 2019).

#### **2.5.6. Influencia de la RFA en la cobertura de especies con metabolismo C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> en comunidades de sotobosque de *P. taeda*, *E. grandis* y *E. globulus***

En rodales de *P. taeda* se detectó una asociación lineal y positiva entre la RFA y la cobertura de especies de metabolismo C<sub>3</sub> (símbolo = círculos), ( $y = 0,07x - 2,27$ ;  $R^2 = 0,74$ ;  $p < 0,0001$ ). El modelo indica un aumento de la cobertura de especies C<sub>3</sub> a partir de una DFFF de 40  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ , hasta un valor de RFA de 160  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$  de DFFF, donde se observó una cobertura de  $4,1 \pm 0,2\%$  de especies C<sub>3</sub>, el nivel de RFA registrado en estas condiciones generó un ambiente limitante que provocó un bajo porcentaje de cobertura de la comunidad de sotobosque. La RFA promedio disponible para la vegetación no superó el 6% de la registrada a pleno sol, limitando el desarrollo de la comunidad de sotobosque, afectando principalmente las especies con vía metabólica C<sub>4</sub> que no superaron  $1,45 \pm 0,09\%$  de cobertura.

Bajo rodales de *E. grandis*, se detectó una relación lineal y positiva entre la cobertura de especies del sotobosque y la RFA, ( $y = 0,10x - 7,45$ ;  $R^2 = 0,53$ ;  $p < 0,002$ ). Se observó un aumento de la cobertura de especies C<sub>3</sub> a partir de 66  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ , hasta un valor de 200  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ , donde la cobertura promedio de especies C<sub>3</sub> fue  $4,4 \pm 0,3\%$ . Al igual que para rodales de *P. taeda* el ambiente lumínico limitante provocó un escaso desarrollo de la comunidad herbácea.

En rodales de *E. globulus* no se detecta ninguna asociación entre la RFA y la cobertura de especies C<sub>3</sub>, dicho resultado es explicado por una mayor DFFF que atraviesa el dosel arbóreo y a su vez a una mayor heterogeneidad en la disponibilidad de luz que genera una respuesta muy variable en la cobertura de la comunidad herbácea con fotosíntesis C<sub>3</sub> (símbolo=cuadrados). En la Figura 5 se observa el resultado obtenido, donde los valores de RFA

presentaron un rango de 445 a 873  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$  de DFFF, en tanto la cobertura de especies  $C_3$  presentaron un valor promedio de  $16,1 \pm 1,2\%$ .

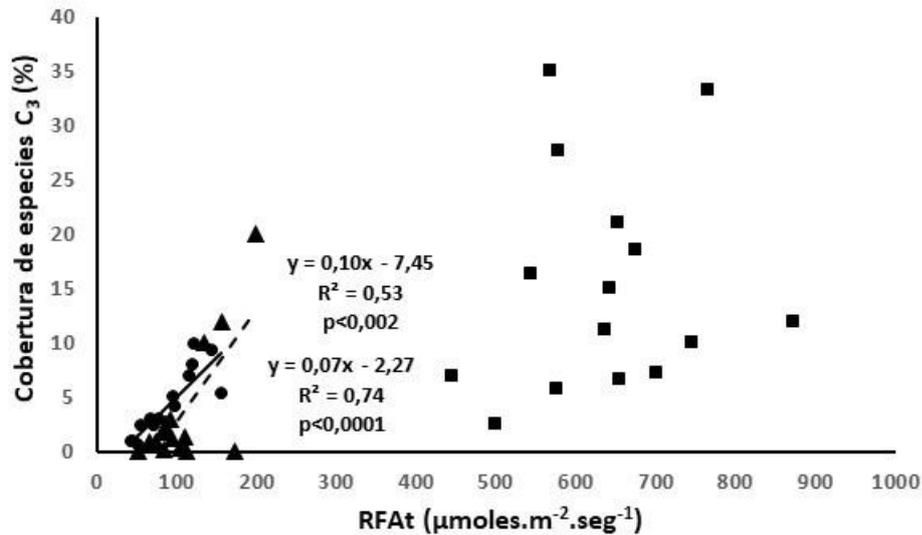


Figura 5. Relación entre la RFA transmitida y el porcentaje (%) de cobertura de especies con fotosíntesis  $C_3$  bajo rodales de *P. taeda* (círculos), *E. grandis* (triángulos) y *E. globulus* (cuadrados).

La falta de asociación bajo el dosel arbóreo entre la cobertura de especies  $C_4$  con la RFAt, pudo resultar de la insuficiente RFAt disponible a nivel del sotobosque en *P. taeda* y *E. grandis* y a la más variable participación en la cobertura de especies  $C_4$  en las condiciones de iluminación bajo rodales de *E. globulus*.

El ambiente generado por las especies *P. taeda* y *E. grandis* determinó una menor cobertura de especies  $C_4$ , incluso en muchos de los sitios este grupo no estaba presente, lo cual fue debido a los altos niveles de interceptación registrados, donde los valores de cobertura de especies con fotosíntesis  $C_4$  fue de  $1,45 \pm 0,09\%$  y  $2,4 \pm 0,4\%$ , respectivamente. En cambio, cuando se presentaron ambientes lumínicos más favorables ( $445$  a  $873 \mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ ) como en rodales de *E. globulus*, la cobertura de especies  $C_4$  fue mayor revelando un ambiente más propicio para su desarrollo, pero con una mayor variabilidad, lo cual puede resultar de las diferencias en la estructura de copa

de esta especie, que genera un mayor pasaje de RFA donde el promedio de DFFF fue de  $637,3 \pm 105,5 \mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ .

Con base en el presente trabajo surge la necesidad de poder responder como se modifican las estructuras y funcionalidades del campo natural frente a niveles crecientes de intercepción de la radiación solar, sostenidos a través del tiempo y cuáles son los umbrales lumínicos de las principales especies que componen el campo natural y los efectos sobre la resiliencia y persistencia de la comunidad herbácea inicial y los servicios ecosistémicos que ésta brinda.

## 2.6. CONCLUSION

La estructura del dosel arbóreo condiciona la RFAt que llega a la vegetación, determinando la cobertura verde y la participación específica según sus rutas metabólicas  $C_4$  vs  $C_3$ . Mayores niveles de intercepción lumínica por el dosel arbóreo provocan reducción de la cobertura vegetal bajo rodales de *P. taeda* y *E. grandis*.

Especies que presentan metabolismos fotosintéticos  $C_4$  aumentan su cobertura frente a aumentos en los niveles de RFAt, mientras que las especies con metabolismo  $C_3$  se comportan de manera inversa, logrando la mayor cobertura en niveles intermedios de RFAt.

La relación  $C_4/C_3$  aumenta ante incrementos en los valores de RFAt, indicando una mayor especialización y adaptación de metabolismos  $C_4$  a situaciones de mayor nivel de radiación solar como la registrada a pleno sol.

Ambientes lumínicos como los registrados en rodales de *P. taeda* y *E. grandis* deberían presentar una cobertura vegetal similar, mientras que comunidades desarrolladas bajo rodales de *E. globulus* y sus callejones cortafuego determinaría el desarrollo de comunidades que permitirían un uso pastoril.

## 2.7. BIBLIOGRAFÍA

Allen, V.G., Batello, C., Berretta, E.J., Hodgson, J., Kothmann, M., Li, X., McIvor, J., Milne, J., Morris, C., Peeters, A., Sanderson, M., 2011. An international

terminology for grazing lands and grazing animals. *Grass and Forage Science* 66, 2–29. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2010.00780.x>

Altesor, A., Piñeiro, G., Lezama, F., Jackson, R.B., Sarasola, M., Paruelo, J.M., 2006. Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science* 17, 323–332. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02452.x>

Andrade, H., Ibrahim, M., 2001. Tree-pasture interaction in silvopastoral systems: effect of trees on light transmission and forage productivity. *International Symposium on Silvopastoral Systems. 2<sup>nd</sup> Congress on Agroforestry and Livestock Production in Latin America*. Costa Rica. 170 p.

Antos, J.A., 2017. Understory plants in temperate forests, in: Owens, J.N., Gyde, H. (Eds.), *Forests and forest plants. Encyclopedia of life support systems (EOLSS) Publishers Co. Ltda. United Kingdom, Oxford, pp. 1–18.* <http://www.eolss.net/sample-chapters>

Aussenac, G., 2000. Interaction between forest stand and microclimate: Ecophysiological aspect and consequences for silviculture. *Annals of forest science* 57, 287–301. <https://doi.org/10.1051/forest:2000119>

Baietto, S.A., 2020. Cuantificación y dinámica del mantillo forestal como aporte de carbono orgánico al suelo. Tesis de Maestría en Ciencias del Suelo, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay. 90p.

Balandier, P., Sonohat, G., Sinoquet, H., 2006. Characterisation, prediction and relationships between different wavebands of solar radiation transmitted in the understorey of even-aged oak (*Quercus petraea*, *Q. robur*) stands. *Trees* 20, 363–370. <https://doi.org/10.1007/s00468-006-0049-3>

Baldissera, T.C., Pontes, L.D., Barro, R.S., Giostri, A.F., 2014. Phyllochron and leaf lifespan of four C<sub>4</sub> forage grasses cultivated in association with trees. *Tropical Grassland* 2, 12–14.

Balmelli, G., 1995. Ensayos de Orígenes de *Eucalyptus globulus* (Evaluación al 3<sup>o</sup> año). Serie Técnica N° 68. INIA, Uruguay.

- Ballester, A., Arias, A.M., Cobián, B., López-Calvo, E., Vieitez, E., 1982. Estudio de potenciales alelopáticos originados por *Eucalyptus globulus* Labill., *Pinus pinaster* Ait. y *Pinus radiata* D. *Pastos* 12(2), 239–254.
- Barreiro, M., Arizmendi, F., Trinchin, R., 2019. Variabilidad observada del clima en Uruguay. Departamento de Ciencias de la Atmósfera Instituto de Física, Facultad de Ciencias. Udelar.
- Blanco, Y., 2006. La utilización de la alelopatía y sus efectos en diferentes cultivos agrícolas. *Cultivos Tropicales* 27(3), 5–16.
- Bonhomme, R., 1993. The solar radiation: characterization and distribution in the canopy, in: Varlet-Grancher, C., Bonhomme, R., Sinoquet, H. (Eds.), *Crop Structure and Light Microclimate: Characterization and Applications*. INRA Editions, Paris, pp. 17–28.
- Bonhomme, R., 2000. Beware of comparing RUE values calculated from PAR vs solar radiation or absorbed vs intercepted radiation. *Field Crops Research* 68, 247–252. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(00\)00120-9](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(00)00120-9)
- Brown, D., 1954. *Methods of surveying and measuring vegetation*. Commonwealth Bureau of Pasture and Field Crops. Bul. 42. Hurley, Berks, England.
- Burner, D.M., Ashworth, A.J., Laughlin, K.F., Boyer, M.E., 2018. Using SketchUp to Simulate Tree Row Azimuth Effects on Alley Shading. *Agronomy Journal* 110(1), 425–430. <https://doi.org/10.2134/agronj2017.04.0224>
- Calviño, M., Rubido, M., van Etten, E., 2012. Do eucalypt plantations provide habitat for native forest biodiversity? *Forest Ecology and Management* 270, 153–162. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.01.019>
- Castaño, A.M., Chica, H.A., Bonilla, D.O., Riaño, N.M., 2013. Arquitectura del dosel e interpretación de la radiación solar por tres especies forestales nativas de Colombia. *Cenicafé* 64(1), 19–30.

- Catovsky, S., Bazzaz, F., 2000. The role of resource interactions and seedling regeneration in maintaining a positive feedback in hemlock stand. *Journal of Ecology* 88, 100–112. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00428.x>
- Christin, P.A., Guillaume Besnard, G., Samaritani, E., Duvall, M.R., Hodkinson, T.R., Savolainen, V., Salamin, N., 2008. Oligocene CO<sub>2</sub> Decline Promoted C<sub>4</sub> Photosynthesis in Grasses. *Current Biology* 18, 37–43. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.11.058>
- Cruz, P., Sierra, J., Wilson, J.R., Dulorme, M., Tournebize, R., 1999. Effects of shade on the growth and mineral nutrition of tropical grasses in silvopastoral systems. *Annals of Arid Zone* 38(3-4), 335–361.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., González, L., Tablada, M., Robledo, C.W., 2013. InfoStat versión.2013 Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar>
- Edwards, E.J., Smith, S.A., 2010. Phylogenetic analyses reveal the shady history of C<sub>4</sub> grasses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 2532–2537. <https://doi.org/10.1073/pnas.0909672107>
- Epstein, H.E., Gill, R.A., Paruelo, J.M., Lauenroth, W.K., Jia, G.J., Burke, I.C., 2002. The relative abundance of three plant functional types in temperate grasslands and shrublands of North and South America: effects of projected climate change. *Journal of Biogeography* 29, 875–888.
- Fassola, H.E., Pachas, N., Lacorte, S.M., 2005. Estimación de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) y niveles de sombra bajo dosel de *P. taeda* en la Provincia de Misiones y NE de Corrientes. Trabajo presentado en el 3er Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano. AFOA., 6-9 de septiembre de 2005, Corrientes, Argentina, pp 8.
- 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. <https://doi.org/10.1007/s10457-008-9175-9>

- Furbank, R.T., von Caemmerer, S., Sheehy, J., Edwards, G.E., 2009. C<sub>4</sub> rice: a challenge for plant phenomics. *Functional Plant Biology* 36, 845–856. <https://doi.org/10.1071 / FP09185>
- Furbank, R.T., 2011. Evolution of the C<sub>4</sub> photosynthetic mechanism: are there really three C<sub>4</sub> acid decarboxylation types? *Journal of Experimental Botany* 62(9), 3103–3108. <https://doi.org/10.1093/jxb/err080>
- Geiger, R., Aron, R.H., Todhunter, P., 2003. *The climate near the ground* (6<sup>a</sup> ed.). Maryland, USA: Rowman y Little field Publishers, Inc. <https://doi.org/10.1007 / 978-3-322-86582-3>
- Gilliam, F.S., 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience* 57(10), 845–858. <https://doi.org/10.1641/B571007>
- Grant, R.H., 1997. Partitioning of biologically active radiation in plant canopies. *International Journal of Biometeorology* 40, 26–40. <https://doi.org/10.1007/BF02439408>
- Hernández, J., Del Pino, A., Salvo, L., Arrarte, G., 2009. Nutrient export and harvest residue decomposition patterns of a *Eucalyptus dunnii* Maiden plantation in temperate climate of Uruguay. *Forest Ecology and Management* 258, 92–99. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.03.050>
- Inumet. s/f a. Climatología del Invierno (Jun.-Jul. – Ago.) en Uruguay (1981 – 2010). Recuperado de: <https://www.inumet.gub.uy/index.php/clima/climatologia-estacional>. Fecha de consulta: 30/07/2021.
- Inumet. s/f b. Climatología del Verano (Dic.-Ene. – Feb.) en Uruguay (1981 – 2010). Recuperado de: <https://www.inumet.gub.uy/index.php/clima/climatologia-estacional>. Fecha de consulta: 30/07/2021.
- Jacobs, B.F., Kingston, D.J., Jacobs, L.L., 1999. “The origin of grass-dominated ecosystems”. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86, 590–643. <https://doi.org/10.2307/2666186>

- Jose, S., Holzmueller, E.J., Garrett, H.E., Gillespie, A.R., 2009. Tree crop interactions in temperate agroforestry, in: Garrett, H.E. (Ed.), North American agroforestry: an integrated science and practice. 2<sup>nd</sup> ed. American Society for Agronomy, Madison, Wisconsin, USA. pp. 57–73. <https://doi.org/10.2134/2009.northamericanagroforestry.2ed.c4>
- Klinka, K., Chen, H., Wang, Q., Montigny, L., 1996. Forest canopies and their influence on understory vegetation in early-seral stands on west Vancouver's land. Northwest science 70, 193–200.
- Kimmins, J.P., 1987. Forest ecology. A foundation for sustainable management (2<sup>a</sup> ed.). New Jersey, USA: Prentice Hall.
- Knowles, R.L., Horvath, G.C., Carter, M.A., Hawke, M.F., 1999. Developing a canopy closure model to predict overstory/understory relationship in *P. radiata* silvopastoral systems. Agroforestry Systems 43, 109–119. <https://doi.org/10.1023/A:1021359817311>
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., Rubel, F., 2006. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. Meteorologische Zeitschrift 15(3), 259–263. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>
- Leite, F.P., Barros, N.F., Novais, R.F., Sans, L.M.A., Fabres, A.S., 1997. Crescimento de *Eucalyptus grandis* em diferentes densidades populacionais. Revista Árvore, Viçosa 21 (3), 313–321.
- Lezama, F., Baeza, S., Altesor A., Cesa, A., Chaneton, E.J., Paruelo, J.M., 2014. Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. Journal of Vegetation Science 25, 8–21. <https://doi.org/10.1111/jvs.12053>
- Lin, C.H., McGraw, R.L., George, M.F., Garrett, H.E., 1998. Shade effects on forage crops with potential in temperate agroforestry practices. Agroforestry Systems 44(2), 109–119. <https://doi.org/10.1023/A:1006205116354>
- Maurig, M.V., Bernardis, A.C., 2017. Producción de biomasa de brachiaria (*Brachiaria brizantha*) cv. Marandú en dos sistemas silvopastoriles de pino

(*Pinus elliottii*) en Corrientes, Argentina. Chilean Journal of Agricultural & Animal Science 33(2), 124–135. <http://doi.org/10.4067/S0719-38902017005000402>

Moser, L.E., Burson, B.L., Sollenberger, L.E., 2004. Warm-Season (C<sub>4</sub>) Grass Overview, in: Moser, L., Burson, B., Sollenberger, L.E. (Eds.), Warm-Season (C<sub>4</sub>) Grasses. ASSA, CSSA, SSSA, Agronomy N°45, 1171p.

Nygren, P., 1993. Un modelo de los patrones de sombra de árboles manejados con podas periódicas en sistemas agroforestales. Pesquisa Agropecuária Brasileira 28(2), 177–188.

Paciullo, D.S.C., Campos, N.R., Gomide, C.M.A., Castro, C.D., Tavela, R.C., Rossiello, R.O., 2008. Crescimento de capim braquiária influenciado pelo grau de sombreamento e pela estação do ano. Pesquisa Agropecuária Brasileira 43(7), 917–923.

Paruelo, J.M., Jobbágy, E.G, Oesterheld, M., Golluscio, R.A., Aguiar, M.R., 2007. The grasslands and steppes of Patagonia and the Rio de la Plata plains, in: Veblen, T., Young, K., Orme, A. (Eds.), Chapter 14. The Physical Geography of South America. The Oxford Regional Environments Series, Oxford University Press, pp. 232–248.

Pérez, S., 2016. Caracterización agroclimática de la región noreste de Uruguay y su influencia en la producción ganadera. Tesis de Grado. Facultad de Agronomía – Udelar. 96p.

Pillar, V., Boldrini, I., Lange, O., 2002. Padrões de distribuição espacial de comunidades campestres sob plantio de eucalipto. Pesquisa Agropecuária Brasileira 37(6), 753–761. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2002000600003>

Sage, R.F., Weding, D.A., Li, M., 1999. The Biogeography of C<sub>3</sub> Photosynthesis: Patterns and Controlling Factors, in: Sage, R.F., Monson, R.K. (Eds.), C<sub>4</sub> Plant Biology. Academic Press, pp. 313–373.

- Sage, R.F., 2004. The evolution of C<sub>4</sub> photosynthesis. *New phytologist* 161, 341–370. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.00974.x>
- Sage, R.F., McKown, A.D., 2006. Is C<sub>4</sub> photosynthesis less phenotypically plastic than C<sub>3</sub> photosynthesis? *Journal of Experimental Botany* 57, 303–317. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj040>
- Sage, R.F., 2016. Tracking the evolutionary rise of C<sub>4</sub> metabolism. *Journal of experimental botany* 67(10), 2919–2922. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw137>
- Sibbald, A.R., Griffiths, J.H., Elston, D.A., 1994. Herbage yield in agroforestry systems as a function of easily measured attributes of the tree canopy. *Forest ecology and Management* 65, 195–200.
- Silva, J.L.S., 1998. Produtividade de componentes de um sistema silvipastoril constituído por *Eucalyptus saligna* e pastagens cultivada e nativa no Rio Grande do Sul. Departamento de Zootecnia – UFV. Viçosa/MG. Tese de Doutorado. 174p.
- Silveira, E.D., Cadenazzi, M., Zanoniani, R., Boggiano, P., 2018. Estructura de las comunidades herbáceas en áreas de plantaciones forestales. *Agrociencia Uruguay* 22(1), 1–12. <http://dx.doi.org/10.31285/agro.22.1.1>
- Silveira, E.D., Cadenazzi, M., Zanoniani, R., Boggiano, P., 2019. Diferencias en cobertura y valor pastoral de la vegetación en condiciones silvopastoriles y campo natural. *Agrociencia Uruguay* 23(1), 1–12. <http://dx.doi.org/10.31285/agro.23.103>
- Soriano, A., León, R.J.C., Sala, O.E., Lavado, R.S., Deregibus, V.A., Cahuepé, M.A., Scaglia, O.A., Velazquez, C.A., Lemcoff, J.H., 1992. Río de la Plata grasslands, in: Coupland, R.T. (Ed.), *Ecosystems of the world 8A. Natural grasslands*. Elsevier, New York, pp. 367–407.
- Varela, S., 2009. Cuantificación de la extracción de nutrientes por trozas comerciales de *Eucalyptus globulus* en suelos de basamento cristalino de la zona este del país. Tesis de Grado. Universidad de la República (Uruguay). Facultad de Agronomía. 67p.

Varella, A.C., Moot, D.J., Pollock, K.M., Peri, P.L., Lucas, R.J., 2011. Do light and alfalfa responses to cloth and slatted shade represent those measured under an agroforestry system? *Agroforestry Systems* 81, 157–173. <https://doi.org/10.1007 / s10457-010-9319-6>

## 2.8. ANEXOS

Tabla suplementaria: Especies presentes en sotobosque de *P. taeda*, *E. grandis* y *E. globulus*, callejones y campo natural.

| Especies  | <i>P. taeda</i> | Callejón | CN | <i>E. grandis</i> | Callejón | CN | <i>E. globulus</i> | Callejón | CN |
|---|-----------------|----------|----|-------------------|----------|----|--------------------|----------|----|
| <b>C<sub>4</sub></b>                                      |                 |          |    |                   |          |    |                    |          |    |
| <i>Andropogon lateralis</i> Nees.                         |                 | +        | +  |                   |          |    |                    |          |    |
| <i>Andropogon selloanus</i> (Hack.) Hack.                 |                 |          |    |                   | +        |    |                    |          |    |
| <i>Andropogon ternatus</i> (Spreng.) Nees                 | +               |          |    |                   |          |    | +                  |          | +  |
| <i>Axonopus argentinus</i> Parodi.                        |                 | +        | +  |                   |          |    |                    |          |    |
| <i>Axonopus fissifolius</i> (Raddi) Kuhlms.               | +               | +        | +  |                   |          | +  | +                  | +        | +  |
| <i>Axonopus suffultus</i> (JC Mikan ex Trin.) Parodi.     |                 |          |    | +                 |          |    |                    | +        |    |
| <i>Bothriochloa laguroides</i> (DC.) Herter.              | +               |          |    |                   | +        | +  | +                  |          | +  |
| <i>Chloris retusa</i> Lag.                                | +               | +        |    |                   |          |    |                    |          |    |
| <i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.                        |                 |          | +  |                   |          | +  | +                  | +        | +  |
| <i>Cyperus lanceolatus</i> Poir.                          |                 |          | +  |                   |          |    |                    |          |    |
| <i>Cyperus meridionalis</i> Barros                        |                 |          | +  |                   | +        |    |                    |          |    |
| <i>Cyperus sesquiflorus</i> (Torr.) Mattf. & Kük. ex Kük. |                 | +        | +  |                   |          |    | +                  |          | +  |
| <i>Cyperaceae</i> sp.                                     | +               | +        |    | +                 | +        | +  | +                  | +        | +  |
| <i>Dichanthelium sabulorum</i> (Lam.) Gould & C.A. Clark. | +               | +        | +  |                   |          |    | +                  | +        | +  |
| <i>Digitaria aequiglumis</i> (Hack. & Arechav.) Parodi.   |                 |          |    |                   |          |    |                    |          | +  |

|   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| <i>Eragrostis bahiensis</i> Schrad. ex Schult.          |   |   |   |   |   |   | + |   | + |
| <i>Eragrostis lugens</i> Nees.                          |   |   |   |   |   |   |   | + |   |
| <i>Eragrostis neesii</i> Trin.                          |   | + |   |   |   |   |   |   | + |
| <i>Eragrostis retinens</i> Hack. & Arechav.             |   |   |   |   |   |   | + |   |   |
| <i>Gramínea s/i</i>                                     |   |   |   |   |   |   | + |   |   |
| <i>Leptocoryphium lanatum</i> (Kunth.) Nees.            |   |   |   |   | + |   | + |   |   |
| <i>Mnesithea selloana</i> (Hack.) de Koning & Sosef.    |   |   |   | + | + | + | + |   | + |
| <i>Paspalum dilatatum</i> Poir.                         |   |   | + |   | + | + | + | + | + |
| <i>Paspalum leptum</i> Schult.                          |   | + | + |   |   |   |   |   |   |
| <i>Paspalum notatum</i> Alain ex Flüggé.                |   | + | + |   | + | + | + | + | + |
| <i>Paspalum plicatulum</i> Michx.                       | + | + |   |   | + | + | + | + | + |
| <i>Paspalum pumilum</i> Nees.                           |   |   |   |   |   |   | + | + | + |
| <i>Paspalum quadrifarium</i> Lam.                       |   |   |   | + | + | + |   |   | + |
| <i>Saccharum angustifolium</i> (Nees.) Trin.            |   |   |   |   | + |   |   |   |   |
| <i>Schizachyrium condensatum</i> (Kunth) Nees.          |   |   | + |   |   |   |   |   |   |
| <i>Schizachyrium microstachyum</i> (Desv. ex Ham.)      |   | + | + |   |   | + |   | + | + |
| Roseng., B.R. Arrill. & Izag.                           |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
| <i>Schizachyrium plumigerum</i> (Ekman) Parodi.         |   |   | + |   |   |   |   |   |   |
| <i>Schizachyrium salzmannii</i> (Trin. ex Steud.) Nash. |   | + |   |   |   |   |   |   |   |
| <i>Schizachyrium spicatum</i> (Spreng.) Herter.         |   | + |   |   |   |   |   | + |   |
| <i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguélen.            | + | + | + |   |   | + | + | + | + |

|   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| <i>Setaria setosa</i> (Sw) P. Beauv.                                |   |   |   |   |   |   | + | + | + |
| <i>Sporobolus indicus</i> (L.) R. Br.                               |   | + | + |   |   | + | + |   | + |
| <i>Sporobolus</i> sp.   | + | + |   |   |   |   |   |   |   |
| <i>Steinchisma hians</i> (Elliott) Nash.                            | + | + | + |   | + | + | + | + | + |
| <i>Trachypogon spicatus</i> (L. f.) Kuntze.                         |   | + |   |   |   |   |   |   |   |
| C <sub>3</sub>  |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
| <i>Acanthostyles buniifolius</i> (Hook. & Arn.) R.M. King & H. Rob. |   |   |   |   |   | + |   |   |   |
| <i>Adiantopsis chlorophylla</i> (Sw.) Fée.                          | + | + |   |   |   |   |   |   |   |
| <i>Agrostis montevidensis</i> Spreng. ex Nees.                      |   |   | + |   | + |   | + |   | + |
| <i>Aristida murina</i> Cav.   |   |   |   |   |   |   | + |   |   |
| <i>Aspilia montevidensis</i> var. <i>Setosa</i> (Griseb.) Cabrera.  |   |   |   | + | + | + | + | + | + |
| <i>Baccharis coridifolia</i> DC.                                    |   | + | + |   |   |   |   |   |   |
| <i>Baccharis spicata</i> (Lam.) Baill.                              |   |   |   |   |   |   |   |   | + |
| <i>Baccharis trimera</i> (Less.) DC.                                | + | + | + |   |   | + | + | + | + |
| <i>Briza</i> sp.  |   |   |   |   |   |   | + |   |   |
| <i>Bromus auleticus</i> Trin. ex Nees.                              |   |   |   |   | + |   |   |   |   |
| <i>Bulbostylis capillaris</i> (L.) C.B. Clarke.                     |   | + |   |   |   |   |   |   |   |
| <i>Carex bonariensis</i> Desf. ex Poir.                             |   |   | + | + |   |   |   |   | + |
| <i>Carex sororia</i> Kunth var. <i>pseudobracteosa</i> (Kük.) Kük.  |   |   | + |   | + |   |   |   | + |
| <i>Chaptalia exscapa</i> (Pers.) Baker.                             |   | + |   |   |   |   | + | + | + |

|  |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
|--|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| <i>Chaptalia piloselloides</i> (Vahl) Baker.                 | + | + |   |   | + |   | + | + | + |
| <i>Chaptalia runcinata</i> Kunth.                            |   |   |   |   |   |   |   | + |   |
| <i>Chascolytrum subaristatum</i> (Lam.) Desv.                |   | + |   |   |   |   |   |   |   |
| <i>Chevreulia acuminata</i> Less.                            |   |   |   |   |   |   |   |   | + |
| <i>Chevreulia sarmentosa</i> (Pers.) S.F. Blake.             |   | + |   |   |   | + |   |   | + |
| <i>Chrysolaena flexuosa</i> (Sims) H. Rob.                   | + |   |   | + |   |   |   |   |   |
| <i>Clara ophiopogonoides</i> Kunth.                          |   |   |   |   |   |   |   | + |   |
| <i>Commelina erecta</i> L.                                   |   | + |   |   |   |   |   |   |   |
| <i>Condea floribunda</i> (Briq.) Harley & J.F.B. Pastore.    |   |   |   | + | + |   |   |   |   |
| <i>Coniza</i> sp.  |   | + |   |   |   |   |   |   |   |
| <i>Cuphea glutinosa</i> Cham. & Schltld.                     |   | + | + |   |   |   | + | + |   |
| <i>Cyclospermum leptophyllum</i> (Pers.) Britton & P. Wilson |   |   |   |   | + |   |   |   |   |
| <i>Danthonia montevidensis</i> Hack. & Arechav.              |   | + |   |   |   |   |   |   |   |
| <i>Desmanthus acuminatus</i> Benth.                          | + |   |   |   | + |   |   |   |   |
| <i>Desmodium affine</i> Schltld.                             | + |   | + |   |   |   |   |   |   |
| <i>Desmodium incanum</i> DC.                                 |   |   |   |   |   |   | + |   |   |
| <i>Dichondra microcalyx</i> (Hallier f.) Fabris.             | + | + | + | + | + | + | + |   | + |
| <i>Dicotiledonea s/i</i>                                     | + | + |   |   |   |   |   |   |   |
| <i>Dorstenia brasiliensis</i> Lam.                           |   |   |   |   | + | + |   | + |   |
| <i>Eleocharis macrostachya</i> Britton.                      |   |   |   |   |   |   |   | + |   |
| <i>Erechtites hieraciifolius</i> (L.) Raf. ex DC.            | + |   | + |   |   |   |   |   |   |

|   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| <i>Eryngium horridum</i> Malme.                             |   |   |   |   | + | + | + | + | + |
| <i>Eryngium nudicaule</i> Lam.                              | + | + | + |   |   |   | + | + |   |
| <i>Eryngium sanguisorba</i> Cham. & Schldl.                 |   |   |   |   |   |   |   | + |   |
| <i>Evolvulus sericeus</i> Sw.                               | + | + |   |   | + |   |   | + |   |
| <i>Fimbristylis autumnalis</i> (L.) Roem. & Schult.         |   |   | + |   |   |   |   |   | + |
| <i>Fimbristylis spadicea</i> (L.) Vahl.                     |   |   |   |   |   |   |   |   | + |
| <i>Gamochaeta</i> sp.                                       |   | + |   |   |   |   |   |   |   |
| <i>Gamochaeta spicata</i> Cabrera.                          |   | + | + |   | + | + |   | + | + |
| <i>Glandularia selloi</i> (Spreng.) Tronc.                  |   |   |   |   |   |   |   | + | + |
| <i>Heimia salicifolia</i> Link.                             |   |   |   |   |   |   |   | + |   |
| <i>Herbertia lahue</i> (Molina) Goldblatt.                  |   | + | + |   |   |   | + | + |   |
| <i>Hydrocotyle pusilla</i> A. Rich.                         |   | + |   |   |   |   |   | + | + |
| <i>Hypochaeris</i> sp.                                      |   |   |   |   |   |   |   | + |   |
| <i>Hypoxis decumbens</i> L.                                 | + | + | + | + | + |   | + | + | + |
| <i>Ipheion vittatum</i> (Griseb.) Traub.                    |   |   |   |   |   |   | + | + |   |
| <i>Jarava plumosa</i> (Spreng.) S.W.L. Jacobs & J. Everett. |   |   |   |   | + |   |   | + |   |
| <i>Juncus capillaceus</i> Lam.                              | + | + | + | + | + |   | + | + | + |
| <i>Juncus</i> sp.   |   |   |   | + |   | + |   |   |   |
| <i>Krapovickasia flavescens</i> (Cav.) Fryxell.             | + |   |   | + |   |   |   |   |   |
| <i>Lathyrus</i> sp.   | + |   |   |   |   |   | + |   |   |
| <i>Lippia</i> sp.   | + |   |   |   |   |   |   |   |   |

|  |   |   |   |  |   |   |   |   |   |
|--|---|---|---|--|---|---|---|---|---|
| <i>Mecardonia procumbens</i> (Mill.).                                  |   | + |   |  |   |   |   |   |   |
| <i>Mimosa flagellaris</i> Benth.                                       | + |   |   |  |   |   |   |   |   |
| <i>Mitracarpus megapotamicus</i> (Spreng.) Kuntze.                     |   | + | + |  |   |   |   |   |   |
| <i>Nassella charruana</i> (Arechav.) Barkworth.                        |   |   |   |  | + | + |   |   |   |
| <i>Nassella neesiana</i> (Trin. & Rupr.) Barkworth.                    |   |   |   |  | + | + | + | + | + |
| <i>Nothoscordum inodorum</i> auct. non (Sol. ex Aiton) W.A. Nicholson. |   |   |   |  |   |   | + | + |   |
| <i>Nothoscordum</i> sp.  |   |   |   |  |   |   | + |   |   |
| <i>Oenothera indecora</i> Cambess.                                     |   |   |   |  | + |   |   |   |   |
| <i>Oxalis bipartita</i> A. St.-Hil.                                    |   |   |   |  |   |   |   | + |   |
| <i>Oxalis brasiliensis</i> Lodd., G. Lodd. & W. Lodd. ex Hildebr.      |   | + | + |  |   |   | + | + |   |
| <i>Oxalis perdicaria</i> (Molina) Bertero.                             |   | + | + |  |   |   |   |   |   |
| <i>Oxalis sellowiana</i> Zucc. f. sellowiana                           |   |   |   |  |   |   | + | + | + |
| <i>Oxalis</i> sp.  |   |   | + |  |   |   | + | + |   |
| <i>Pfaffia gnaphaloides</i> (L. f.) Mart.                              | + |   |   |  | + | + | + |   |   |
| <i>Pfaffia tuberosa</i> (Spreng.) Hicken.                              |   |   |   |  |   | + |   |   |   |
| <i>Phyla canescens</i> (Kunth) Greene.                                 | + |   |   |  |   |   |   |   | + |
| <i>Piptochaetium bicolor</i> (Vahl) E. Desv.                           | + | + |   |  | + |   |   |   |   |
| <i>Piptochaetium confusum</i> Parodi                                   | + |   |   |  |   |   |   |   |   |
| <i>Piptochaetium montevidense</i> (Spreng.) Parodi.                    | + | + | + |  |   |   |   |   |   |
| <i>Piptochaetium stipoides</i> (Trin. & Rupr.) Hack. ex Arechav.       |   |   |   |  | + | + | + | + | + |

|   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| <i>Plantago myosuroides</i> Lam.  |   | + | + |   |   |   | + |   |   |
| <i>Psidium salutare</i> (Humb., Bonpl. & Kunth) O. Berg var. mucronatum (Cambess.) Landrum. |   |   | + |   |   |   |   | + |   |
| <i>Pterocaulon balansae</i> Chodat.   |   |   |   |   |   | + |   |   |   |
| <i>Pterocaulon</i> sp.  |   |   | + |   |   |   |   |   | + |
| <i>Relbunium richardianum</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Hicken.                             | + | + | + |   |   |   | + |   | + |
| <i>Richardia humistrata</i> (Cham. & Schltdl.) Steud.                                       |   |   | + |   |   |   |   |   | + |
| <i>Richardia stellaris</i> (Cham. & Schltdl.) Steud.  |   | + |   |   |   |   |   |   |   |
| <i>Rumex</i> sp.  |   |   |   | + | + |   |   |   |   |
| <i>Salvia procurrens</i> Benth.   |   |   | + |   |   |   | + |   |   |
| <i>Senecio selloi</i> (Spreng.) DC.   |   | + | + |   |   |   |   |   |   |
| <i>Sida rhombifolia</i> L.  |   |   |   |   |   |   | + |   |   |
| <i>Sida spinosa</i> L.  |   |   |   |   | + |   | + |   |   |
| <i>Solidago chilensis</i> Meyen.  |   |   |   |   | + | + |   |   |   |
| <i>Spermacoce eryngioides</i> (Cham. y Schltdl.) Kuntze.                                    | + |   |   |   |   |   | + | + |   |
| <i>Stemodia verticillata</i> (Mill.) Hassl.   |   | + |   |   |   |   |   |   |   |
| <i>Stenandrium dulce</i> (Cav.) Nees  |   | + |   |   |   |   |   | + |   |
| <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw.  |   |   | + |   |   |   |   |   |   |
| <i>Stylosanthes leiocarpa</i> Vogel.  | + |   |   |   |   |   |   |   |   |
| <i>Stylosanthes montevidensis</i> Vogel.  |   |   | + |   |   |   | + |   |   |
| <i>Symphotrichum squamatum</i> (Spreng.) G.L. Nesom.  |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
| <i>Tibouchina gracilis</i> (Bonpl.) Cogn.   | + |   |   |   |   |   |   |   |   |

|  |  |   |   |  |   |   |   |   |   |
|--|--|---|---|--|---|---|---|---|---|
| <i>Trifolium polymorphum</i> Poir. var. <i>polymorphum</i> . |  | + | + |  |   | + | + |   | + |
| <i>Verbena litoralis</i> Kunth var. <i>litoralis</i> .       |  |   |   |  | + |   | + |   |   |
| <i>Verbena</i> sp.   |  |   |   |  |   | + |   |   |   |
| <i>Wahlenbergia hederacea</i> (L.) Rchb.                     |  |   |   |  |   |   |   | + | + |

### **3. EL AMBIENTE LUMÍNICO Y SU INFLUENCIA SOBRE TIPOS FUNCIONALES DE PLANTAS Y PRODUCCIÓN EN PASTIZALES NATURALES**

Silveira, D.<sup>1</sup>, García Favre, J.<sup>2</sup>, Cadenazzi, M.<sup>3</sup>, Nabinger, C.<sup>4</sup>, Boggiano, P.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Depto. de Producción Animal y Pasturas, Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Estación Experimental Prof. Bernardo Rosengurtt, Ruta 26, km 408, Cerro Largo, Uruguay.

<sup>2</sup> Depto. de Producción Animal y Pasturas, Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Estación Experimental Mario A. Cassinoni, Ruta 3, km 363, Paysandú, Uruguay.

<sup>3</sup> Depto. de Biometría Estadística y Cómputo. Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Estación Experimental Mario A. Cassinoni, Ruta 3, km 363, Paysandú, Uruguay.

<sup>4</sup> Depto. de Plantas Forrajeras y Agrometeorología, Facultad de Agronomía, Universidad Federal de Rio Grande del Sur. Porto Alegre, Rio Grande del Sur, Brasil.

#### **3.1. RESUMEN**

Es importante estudiar la adaptación de los pastizales naturales a diferentes niveles de sombra, ya que los sistemas silvopastoriles brindan muchos servicios ecosistémicos y beneficios de producción. Con el objetivo de analizar el efecto de la sombra artificial sobre la producción, distribución estacional de forraje de pastizales y composición botánica a través de grupos funcionales se condujo un experimento durante tres años (desde marzo del 2019 hasta abril del 2022) en un pastizal natural de la zona noreste del Uruguay. Se utilizó un diseño experimental de bloques completos con cuatro repeticiones. Los tratamientos fueron: campo natural (CN) a pleno sol, CN con 35% de interceptación de la radiación solar (IRS), CN con 50% IRS, CN con 65% IRS y CN con 80% IRS. Se evaluó los tipos funcionales de plantas a través de años y estaciones, la producción de biomasa estacional y total acumulada. La

composición en verano y otoño tendió a homogeneizarse con los años asociándose a gramíneas perennes estivales, independiente del nivel de intercepción de la radiación solar. En invierno y primavera la cobertura evolucionó hacia una mayor asociación con gramíneas perennes invernales, gramíneas anuales invernales y Cyperáceas+Juncáceas+Liliáceas en los niveles de mayor sombramiento. El incremento de los niveles de intercepción de la radiación solar aumentó la producción del campo natural. El efecto de la sombra a través del tiempo determinó respuestas estacionales diferentes en la producción de biomasa y composición de tipos funcionales de plantas. Palabras clave: grupos funcionales, sombra, campo natural, producción de materia seca.

### **3.2. SUMMARY**

The adaptation of native grasslands to different levels of shade is important to study as silvopastoral systems provide many ecosystem services and production benefits. In order to analyze the effect of artificial shade on a natural grassland in the northeastern area of Uruguay, the accumulated herbage mass production, its seasonal distribution and botanical composition (i.e., functional groups) were evaluated. Therefore, an experiment with a randomised complete block design with four replications was conducted for three years (from March 2019 to April 2022). Treatments were: native grassland (CN) in full sun, CN with 35% solar radiation interception (IRS), CN with 50% IRS, CN with 65% IRS, and CN with 80% IRS. The botanical composition in summer and autumn were similar throughout the years, and it was found a summer perennial grasses domination, which was independent of the level solar radiation interception. In winter and spring, the botanical composition evolved towards a greater presence of winter perennial grasses, winter annual grasses, and Cyperaceae+Juncaceae+Liliaceae at the highest shade levels. Higher levels of solar radiation interception increased the production of the native grassland. The effect of shade over time determined different seasonal responses in herbage mass production and composition of functional groups of plants.

Key words: functional groups, shade, natural campos, dry matter production

### **3.3. INTRODUCCIÓN**

Los pastizales del Río de la Plata (PRP) constituyen una importante área dentro de las ecorregiones de pastizales del mundo, corresponden a los pastizales templados más grandes del mundo (Soriano, 1991; Colabeli et al., 2011; Andrade et al., 2018).

El campo natural (CN) es dominado por especies  $C_4$  que coexisten con especies  $C_3$  y sus ciclos complementarios permiten una producción de forraje a través del año, pero con marcadas diferencias en la distribución estacional

de forraje con máximos en otoño y primavera (Gallinal et al., 1938; Rosengurtt 1943; Millot et al., 1987; Boggiano, 2003).

El clima, el suelo y su topografía son los principales determinante de la estructura y la distribución espacial de la vegetación (López et al. 1997); dependiendo de la acción de diferentes factores, abióticos y bióticos, muchas especies son eliminadas de la comunidad vegetal debido a que la temperatura, la radiación, las precipitaciones, las condiciones físico-químicas del suelo o la disponibilidad de agua o nutrientes no satisfacen sus requerimientos (Hoffmann y Jackson, 2000; Lortie et al., 2004; Woodward et al., 2004; Cadotte et al., 2010; Walck et al., 2011). El gradiente de temperatura y precipitación afectan la distribución de las gramíneas de acuerdo con su metabolismo fotosintético. Las especies  $C_3$  dominan las regiones frías (Still et al., 2003), en tanto que las especies  $C_4$  se distribuyen de manera preferencial en regiones con mayor temperatura debido a que suprimen la fotorrespiración y exhiben mayor eficiencia en el uso del agua, siendo que la transición entre el dominio de las gramíneas  $C_3$  y  $C_4$  ocurre en regiones donde la temperatura de la estación de crecimiento oscila entre los 20 y 25°C (Ehleringer, 2005; Edwards y Smith, 2010; Bremond et al., 2012).

La intensidad de luz incidente, la calidad de la luz, el balance de radiación y condiciones hídricas sobre el estrato herbáceo puede modificar la composición botánica, la relación  $C_4/C_3$  (Pillar et al., 2002; Carvalho et al., 2002; Silveira et al., 2018; 2022).

Se mencionan en zonas templadas resultados contradictorios en el rendimiento de materia seca y tasas de crecimiento de las pasturas, siendo menores cuando crecen bajo sombra que a pleno sol (PS), sin embargo, no todas las forrajeras responden de la misma manera ante disminuciones en la incidencia lumínica (Lin et al., 1999; Buergler et al., 2005; Neel et al., 2008; Feldhake et al., 2010; Neel y Belesky, 2015). Otros en cambio, utilizando especies  $C_4$  simulando distintos porcentajes de retención de la luz incidente (30 y 50%) con telas de sombra, no registraron un cambio en el rendimiento

respecto a la observada a PS (Carrillo et al., 2012), otros manifiestan que la productividad de gramíneas se ve significativamente afectada por modificaciones en el ambiente lumínico (Martuscello et al., 2009; Barro 2011), así *Paspalum notatum* creciendo bajo *Eucalyptus grandis* en primavera y verano presentó un rendimiento acumulado de materia seca 35% superior a los registrados a PS. También la acumulación promedio anual de *Axonopus catarinensis* tendió a ser máxima con un 40% de sombra y *Axonopus compressus* creciendo bajo sombra artificial obtuvo un 68% de incremento de la producción respecto a la de PS (Samarakoon et al., 1990; Wilson et al., 1990; Fassola et al., 2006).

En base a los requerimientos lumínicos de las especies C<sub>4</sub>, en condiciones normales de utilización del CN (pastoreo, baja disponibilidad de nitrógeno y estrés hídrico estacional) se presume que ante un aumento de los niveles de intercepción de la radiación solar (IRS) se reduzca la participación de gramíneas perennes estivales (GPE) con la consecuente disminución en la producción de la biomasa.

Es escasa la información sobre la respuesta en producción de biomasa de comunidades diversas en tipos funcionales de plantas (TFP), como el CN. En este contexto se pretende identificar asociaciones entre niveles de IRS con la cobertura de TFP y su efecto en la producción y distribución estacional de biomasa de un CN.

### **3.4. MATERIALES Y MÉTODOS**

#### **3.4.1. Sitio Experimental**

El presente estudio fue desarrollado en la Estación Experimental Prof. Bernardo Rosengurt (EEBR), Facultad de Agronomía, Cerro Largo (32° 23' 0,91" (S), 54° 26' 14,87" (O) y 163 msnm) sobre un CN desarrollado en un suelo Typic Pelludert (fine, smectitic) (Soil Survey Staff, 2014) de 86 cm de profundidad, de color negro, textura arcillosa, moderadamente bien drenado y fertilidad muy alta. La información meteorológica se recopiló cercano al sitio

utilizando una Estación Meteorológica Vantage Pro 2 (Davis Instruments, 3465 Hayward CA, 94545-2778, USA).

La región presenta un clima templado cálido (Subtropical húmedo) tipo Cf (Cfa) del sistema de clasificación de clima de Köppen – Geiger (Kottek et al., 2006). La cual es una zona de transición que separan la región tropical cálida y la zona más fría de latitudes altas. En veranos la temperatura media es de  $24,3 \pm 0,8^{\circ}\text{C}$  y en invierno la temperatura media es de  $13,0 \pm 1,0^{\circ}\text{C}$ , con una temperatura promedio anual de  $18,1^{\circ}\text{C}$ . El promedio de precipitación anual para esta región es de 1484 mm con distribución regular en el año medio, pero con una pronunciada variabilidad interanual en cada mes (Pérez, 2016; Barreiro et al., 2019, Inumet s/f,a,b).

#### **3.4.2. Diseño experimental y tratamientos**

El diseño experimental correspondió a bloques completos al azar con 4 repeticiones. Los tratamientos consistieron en: testigo a pleno sol (PS), 35, 50, 65 y 80% de IRS, mediante mallas agrícolas de color negro dispuestas permanentemente sobre la vegetación de CN. Estas mallas permiten generar diferentes grados de transmisión, absorción y reflexión de la radiación, la fracción de luz que pasan por los huecos de la malla no es modificada, pero la incidente sobre los hilos es alterada en su espectro según su pigmentación, las mallas negras disminuyen la radiación directa e incrementa la cantidad de radiación difusa, absorbiendo la radiación en todo el espectro visible, no alterando la calidad de luz (Thompson y Harper, 1988; Valera et al., 2001; Shahak et al., 2004; Stamps, 2009; Ayala et al., 2011; Márquez-Quiroz et al., 2014). Por el contrario, estas mallas no limitan la llegada de agua de las precipitaciones a la superficie del suelo. Cada parcela presentó una superficie de  $32 \text{ m}^2$  (10 m x 3,2 m), con una orientación norte – sur, con distancias entre ellas de 6 m, dejando un borde de 1,5 m a ambos lados de las parcelas con el objetivo de garantizar el nivel de sombra deseado. Las mallas agrícolas se dispusieron en una estructura a 2,10 m sobre el suelo sostenidas por alambre, siendo el área experimental de  $640 \text{ m}^2$ .

### **3.4.3. Periodo experimental**

El periodo experimental comenzó con la aplicación de los tratamientos en el mes de marzo de 2019 al mes de abril de 2022. El acondicionamiento de la pastura se realizó mediante corte con una máquina autopropulsada (Honda, 5,5 Hp Engine, 21" Cut, MTD LLC P.O. 361131, Cleveland, Ohio 41136, EE. UU.), se realizaron 7 cortes promedio por año, el momento de corte de las parcelas se definió por la altura del tratamiento a PS cuando las mismas alcanzaba 12 a 15 cm y dejando un remanente de 6 cm.

### **3.4.4. Variables evaluadas**

La determinación de la producción de materia seca se realizó según Campbell (1966) partiendo de la materia seca presente antes y posterior al pastoreo, determinadas por 30 registros de la altura de la pastura por parcela (King et al., 1986). Adicionalmente se cortaron tres cuadros de 0,5 x 0,2 m al ras del suelo por parcela, a los cuales se les determinó la altura promedio (5 lecturas por cuadro), y se ajustó una función de regresión relacionando la altura de la pastura y los kg de MS ha<sup>-1</sup> (King et al., 1986).

La estructura de la vegetación en cada parcela se describió a través de 5 cuadros de 0,1 m<sup>2</sup> distribuidos al azar. En cada cuadro se determinó en porcentaje la cobertura vegetal (CV), mantillo + heces (M+H), restos secos (RS) y suelo descubierto (SD). La cobertura vegetal (CV) correspondió a la suma de las coberturas relativas de cada una de las especies (Brown, 1954; Silveira et al., 2018). Se realizó la clasificación de las especies relevadas en siete TFP: gramíneas perennes invernales (GPI), gramíneas perennes estivales (GPE), gramíneas anuales invernales (GAI), leguminosas (Leg), malezas de campo sucio (MCS, grupo integrado por especies subarborescentes y espinosas), Ciperáceas, Juncáceas y Liliáceas (Cyp – Jun – Lil) y especies de hierbas menores (HM). El área no recubierta por vegetación correspondió a: mantillo y heces (M+H), restos secos (RS) y suelo descubierto (SD).

Se registraron la temperatura mínima, máxima y media del aire, las precipitaciones (pp), evapotranspiración potencial (ETP-Tanque A), humedad

relativa (HR) en la estación meteorológica automática de la EEBR ubicada a 1 km del sitio experimental (Cuadro 1). Se verificaron los niveles de intercepción de la radiación de las mallas agrícolas utilizándose un ceptómetro de barras integradoras del flujo de fotones de 0,8 metros de longitud (AccuPAR® modelo LP 80, Decagon Devices, Inc. Pullman, Washington 99163, USA).

#### **3.4.5. Modelo estadístico y análisis de datos**

El modelo estadístico utilizado en el análisis es de bloques completos con parcelas divididas ( $y = \mu + \beta_i + T_j + \delta_{ij} + A_k + (TA)_{jk} + \epsilon_{ijk}$ ), donde la parcela mayor fueron los niveles de IRS y la parcela menor fue el año. Donde,  $y$  es la variable dependiente producción anual y producción estacional;  $\mu$ , es la media poblacional;  $\beta_i$ , es el efecto del  $i$ -ésimo bloque ( $i$ : 1, 2, 3 y 4);  $T_j$ , es el  $j$ -ésimo nivel de IRS ( $j$ : 1. PS, 2. 35%, 3. 50%, 4. 65% y 5. 80% de intercepción);  $\delta_{ij}$ , error asociado a la parcela mayor;  $A_k$ , es el efecto del  $k$ -ésimo año;  $(TA)_{jk}$ , es el efecto de interacción entre niveles de IRS, PS y años;  $\epsilon_{ijk}$ : es el error experimental o residual.

La composición botánica vinculada a los TFP y su relación con los niveles de IRS a través de las estaciones y años se estudió mediante un análisis multivariado de componentes principales y las variables de producción se estudian por análisis de varianza y se comparó las medias con la prueba de Tukey al 5% (Di Rienzo et al., 2013).

### **3.5. RESULTADOS**

#### **3.5.1. Condiciones ambientales**

El periodo de estudio se caracterizó por variaciones mínimas respecto al periodo histórico, durante el año 2019 las temperaturas de otoño e invierno estuvieron por encima de la media entre 0,5 y 0,3°C. En tanto para la primavera y verano las temperaturas medias fueron similares al periodo histórico (Cuadro 1). El otoño y verano del año 2020 presentaron similitud al periodo histórico, el invierno y la primavera fueron 0,3 y 0,5 °C superiores.

Finalmente, el otoño e invierno del año 2021 se presentaron menores temperaturas promedio (0,7 y 0,5°C) respecto al periodo histórico, las temperaturas de la primavera y verano fueron superiores en 0,3°C respecto al periodo de referencia.

Cuadro 1. Temperatura media, máxima y mínima y precipitaciones promedio mensual histórico y para el año 2019 al 2021.

|                                       | <b>Estación</b> | <b>Temp. media (°C)</b> | <b>Temp. max. (°C)</b> | <b>Temp. min. (°C)</b> | <b>ETP (mm)</b> | <b>pp (mm)</b> |
|---------------------------------------|-----------------|-------------------------|------------------------|------------------------|-----------------|----------------|
| <b>Promedio histórico (1981-2010)</b> | Otoño           | 18,3                    | 23,4                   | 13,2                   | -               | 121,7          |
|                                       | Invierno        | 12,3                    | 17,1                   | 7,5                    | -               | 111,7          |
|                                       | Primavera       | 17,5                    | 22,9                   | 12,1                   | -               | 109,5          |
|                                       | Verano          | 23,4                    | 29,2                   | 17,6                   | -               | 115,3          |
| <b>2019</b>                           | Otoño           | 18,7                    | 24,7                   | 12,7                   | 87              | 95,7           |
|                                       | Invierno        | 12,5                    | 18,6                   | 6,4                    | 55              | 187,3          |
|                                       | Primavera       | 17,4                    | 23,4                   | 12,1                   | 118             | 249,7          |
|                                       | Verano          | 23,1                    | 30,4                   | 16,5                   | 192             | 92,3           |
| <b>2020</b>                           | Otoño           | 18,3                    | 25,6                   | 11,4                   | 106             | 83,0           |
|                                       | Invierno        | 12,6                    | 18,9                   | 6,2                    | 56              | 94,3           |
|                                       | Primavera       | 18,1                    | 23,7                   | 14,2                   | 123             | 98,2           |
|                                       | Verano          | 23,3                    | 30,1                   | 16,9                   | 196             | 133,7          |
| <b>2021</b>                           | Otoño           | 17,6                    | 24,0                   | 11,1                   | 90              | 100,7          |
|                                       | Invierno        | 11,8                    | 18,3                   | 5,4                    | 51              | 99,3           |
|                                       | Primavera       | 17,8                    | 24,0                   | 11,7                   | 131             | 143,3          |
|                                       | Verano          | 23,7                    | 31,0                   | 16,5                   | 207             | 95,3           |

Durante el año 2019 las precipitaciones registradas en invierno y primavera fueron un 68% y 128 % superiores a las observadas durante el periodo normal. En tanto que las precipitaciones presentaron un déficit respecto al periodo normal en las estaciones de otoño, invierno y primavera del año 2020 y en verano del año 2021. Estas condiciones podían determinar una menor disponibilidad de agua a nivel del suelo, que sería minimizada en las condiciones de sombra impuesta en el presente trabajo.

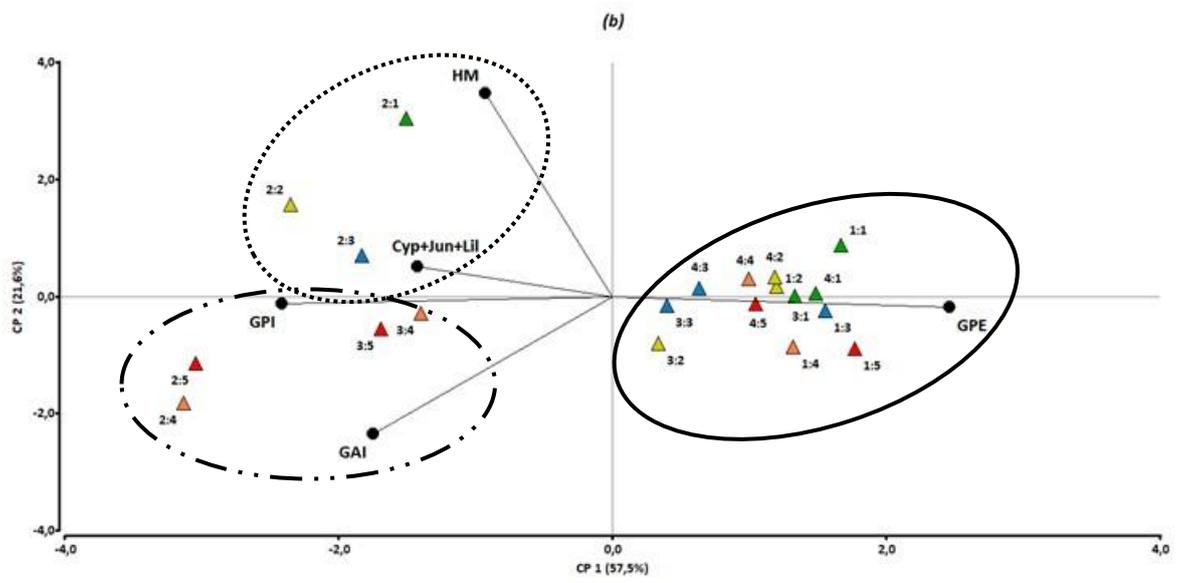
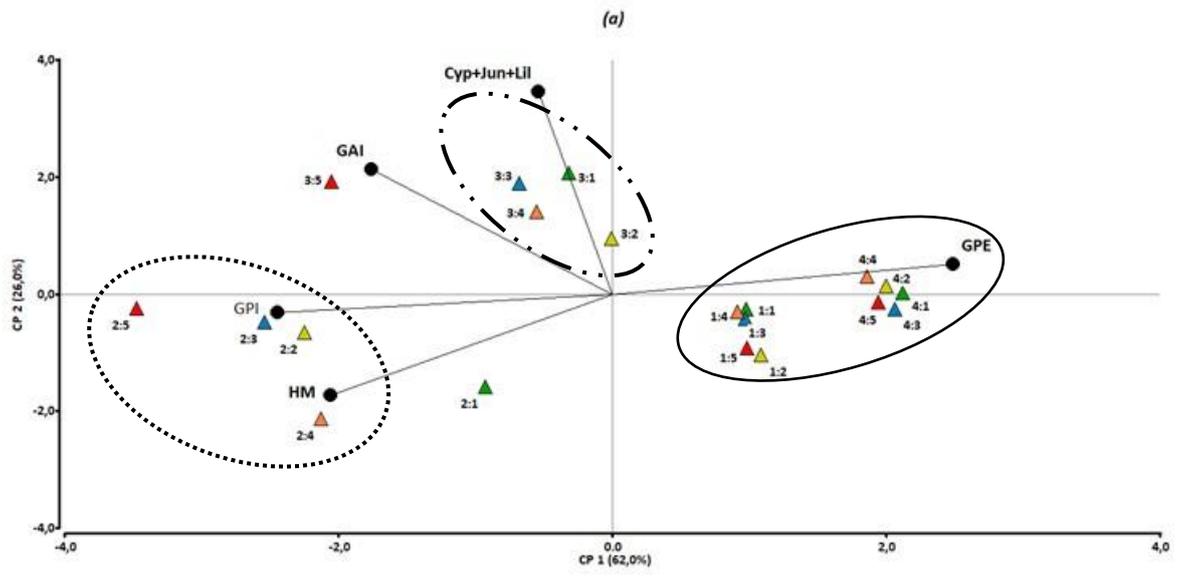
### **3.5.2. Composición botánica**

Se evaluó la composición botánica durante tres años, conformándose grupos integrados por los TFP que compartían familias, hábitos de vida, ciclos y tipos vegetativos. En la figura 1 se presentan los diagramas biplot correspondientes a los análisis de componentes principales (ACP) basado en el área cubierta por los tipos funcionales de plantas (TFP) según estación y nivel de intercepción de la radiación solar en los tres años de evaluación.

En la figura 1a se presenta el ACP del primer año, donde CP1 y CP2 resumen el 88% de la variabilidad ocurrida al clasificar por la cobertura de los distintos TFP. En verano y otoño los tratamientos (grupo I (línea continua)) mostraron un comportamiento similar asociándose con las GPE que presentan una correlación de 0,99 con el CP1. En otoño la asociación a GPE es menor a la observada en verano.

En invierno los niveles 35%, 50%, y 80% de IRS se asociaron a GPI que presentan una correlación de -0,97 con CP1, en cambio IRS de 65% se asoció a HM que presentó una correlación de -0,81 con CP1. En esta estación los tratamientos de IRS conforman el grupo II (línea punteada). En tanto, PS presentó una asociación intermedia y negativa para CP1 y CP2 asociado a HM (-0,81; - 0,44).

En primavera se observó un cambio en la respuesta de la comunidad de CN a PS, asociándose a Cyp+Jun+Lil, la cual se asoció negativamente a CP1 y positivamente a CP2 (-0,21; 0,88), en tanto el nivel de 35% logró una situación intermedia. Los tratamientos 50% y 65% presentaron una composición intermedia entre Cyp+Jun+Lil y GAI, con una correlación negativa con CP1 y positiva con CP2 (-0,21;0,88 y -0,69;0,55, respectivamente), conformando el grupo III (línea segmentada y punteada). El tratamiento 80% de IRS se asoció a GAI, la cual fue negativa frente a CP1 y positiva respecto a CP2 (-0,69; 0,55).



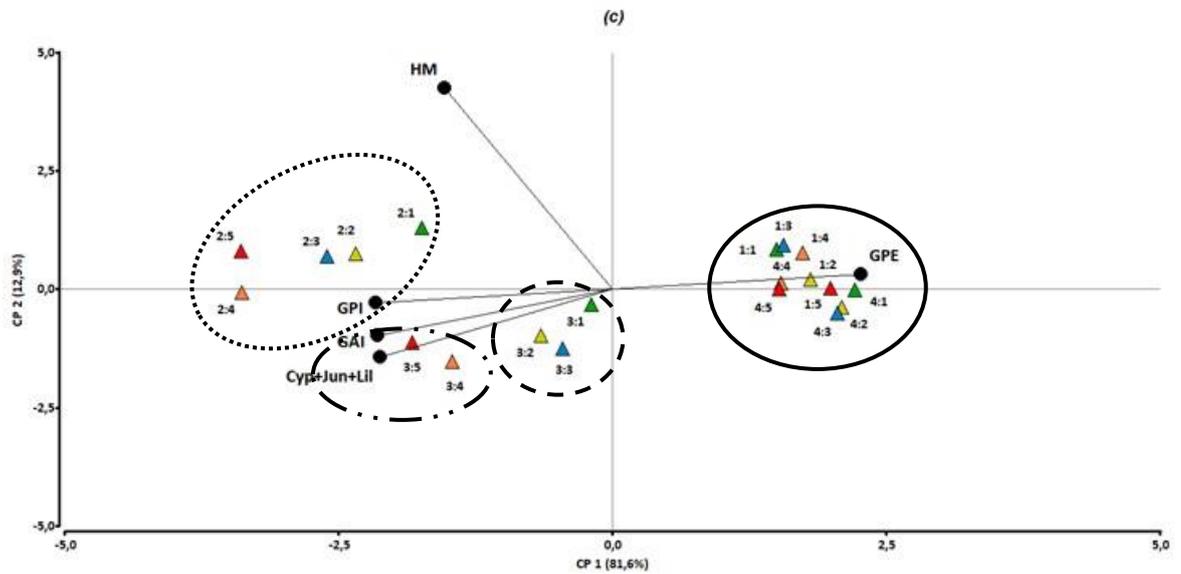


Figura 1. Diagramas biplot correspondientes a los ACP basado en el área cubierta por los tipos funcionales de plantas por estación y nivel de intercepción de la radiación solar según año de evaluación: a. 2019, b. 2020 y c. 2021. Referencias: primer número corresponde a la estación (1. Otoño, 2. Invierno, 3. Primavera y 4. Verano. Segundo número corresponde al nivel de intercepción de la radiación solar (1. pleno sol, 2. 35% de intercepción, 3. 50% de intercepción, 4. 65% de intercepción y 5. 80% de intercepción).

En el segundo año (Figura 1b) los CP1 y CP2 resumen el 79,1% de la variabilidad ocurrida al clasificar la vegetación por TFP.

En verano y otoño los tratamientos de niveles de IRS y PS conforman el grupo I (línea continua) asociándose a la cobertura de GPE que presenta una correlación de 0,99 con el CP1. En este año el grupo I presentó una distribución más difusa de sus componentes que en el primer año.

A este grupo I se integran los tratamientos IRS 35%, 50% y PS correspondientes a la primavera, mostrando una asociación a GPE, más marcada en el tratamiento a PS.

En el invierno sobre CP2 y a valores positivos se asociaron el CN a PS con HM y los niveles de IRS 35% y 50% a Cyp+Jun+Lil. Estos tratamientos integran el grupo II (línea punteada) asociándose negativamente a CP1 y

positivamente a CP2 (HM: -0,37; 0,85 y Cyp+Jun+Lil: -0,57; 0,13). Los tratamientos con mayor IRS (65% y 80%) integran el grupo III (línea segmentada y punteada) para las estaciones de invierno y primavera asociándose a GPI y en menor medida a GAI, presentando una correlación negativa con CP1 de -0,97 y -0,70, respectivamente.

En el tercer año (figura 1c) los CP1 y CP2 resumen el 94,5% de la variabilidad ocurrida al clasificar la vegetación por TFP.

En verano y otoño los tratamientos de IRS y PS se asocian a GPE, conformando el grupo I (línea continua), que presentó una correlación de 0,99 con el CP1. Ambas estaciones para el tercer año presentaron la asociación más alta a GPE.

En el invierno todos los tratamientos se asocian a GPI, integrando el grupo II (línea punteada), con correlación negativa de -0,95 con CP1. El tratamiento a PS ocupó una posición intermedia entre GPI y HM, a medida que se incrementa la IRS los tratamientos se localizan más próximos al CP2.

En primavera los mayores valores de IRS presentaron una alta asociación a GAI y Cyp+Jun+Lil, integrando el grupo III (línea segmentada y punteada), con correlaciones negativas con CP1 (-0,94 y -0,93). El grupo IV (línea segmentada) lo integraron el tratamiento a PS se localizó próximo a la intercepción de los CP, lo que indicó un equilibrio en la cobertura de los diferentes TFP, en tanto 35% y 50% de IRS mostraron un comportamiento intermedio entre PS y las mayores IRS.

### **3.5.3. Producción de biomasa anual acumulada**

Se evaluó la producción de biomasa total anual y la distribución promedio según nivel de IRS durante los tres años de evaluación (figura 2). La producción de biomasa total anual (figura 2a), mostró diferencias significativas entre los tres años ( $p < 0,01$ ), entre tratamientos ( $p < 0,001$ ) (figura 2b), sin interacción año – nivel de IRS ( $p > 0,05$ ).

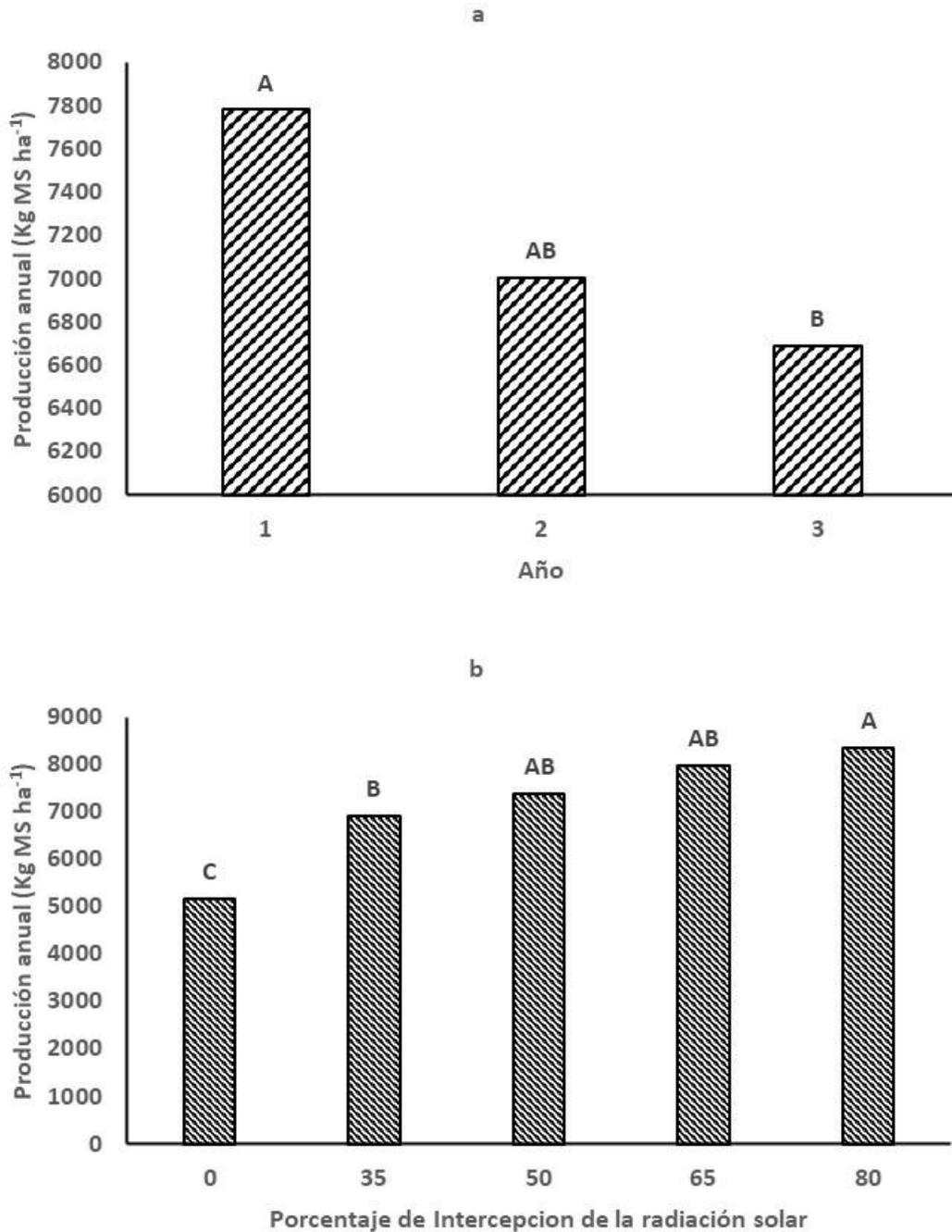


Figura 2. Producción anual de biomasa (Kg de MS ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>) según año de evaluación (a) y producción promedio según porcentaje de radiación interceptada (b).

La producción total anual de biomasa (figura 2a) fue significativamente diferente entre el primer año (7783 Kg MS ha<sup>-1</sup>) y superior a la observada en

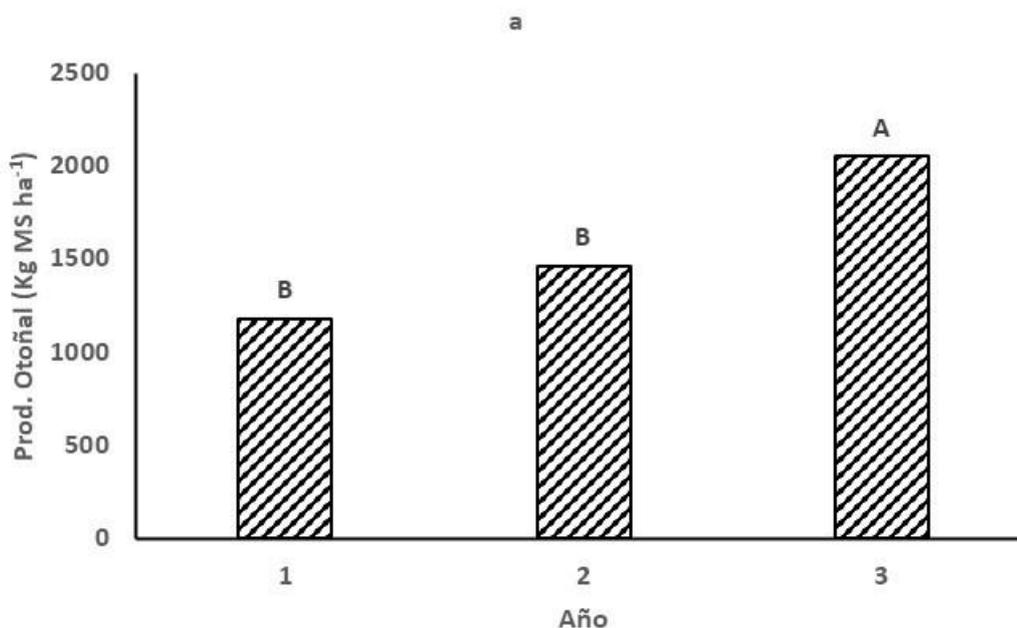
el tercer año (6693 Kg MS ha<sup>-1</sup>), en tanto que el segundo año presentó un comportamiento intermedio (7004 Kg MS ha<sup>-1</sup>).

El tratamiento de IRS 80% presentó la mayor producción de biomasa, logrando 8362 Kg MS ha<sup>-1</sup>, con diferencias significativas frente a 35% de IRS (6927 Kg MS ha<sup>-1</sup>) y PS (5159 Kg MS ha<sup>-1</sup>). En tanto que los niveles de 65% y 50% de IRS mostraron un comportamiento intermedio con valores de 7972 y 7380 Kg MS ha<sup>-1</sup>, respectivamente y no se diferenciaron de 80% y 35% de IRS, pero fueron diferentes a PS (figura 2b).

### 3.5.4. Distribución estacional de la producción de biomasa

#### 3.5.4.1. Otoño

Se evaluó la producción otoñal de materia seca y la vinculada a los niveles de IRS durante los tres años de evaluación (figura 3). La producción de biomasa mostró un patrón estacional, con respecto a la producción otoñal (figura 3a), se observó diferencias significativas a través de los años ( $p < 0,001$ ) y tratamientos ( $p < 0,001$ ) (figura 3b), sin interacción significativa ( $p > 0,05$ ) entre el año y el nivel de IRS.



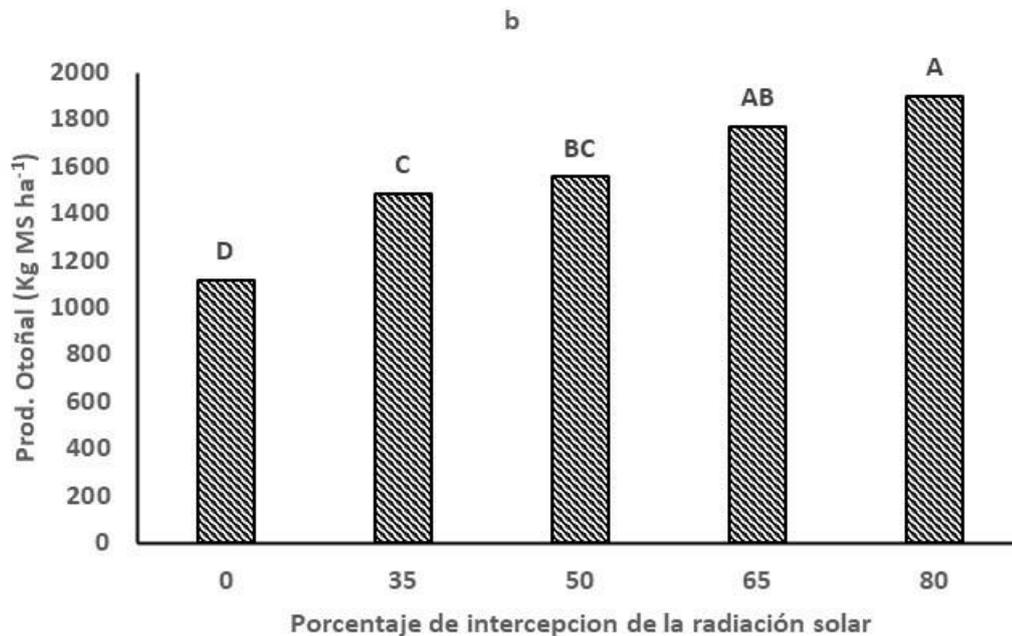
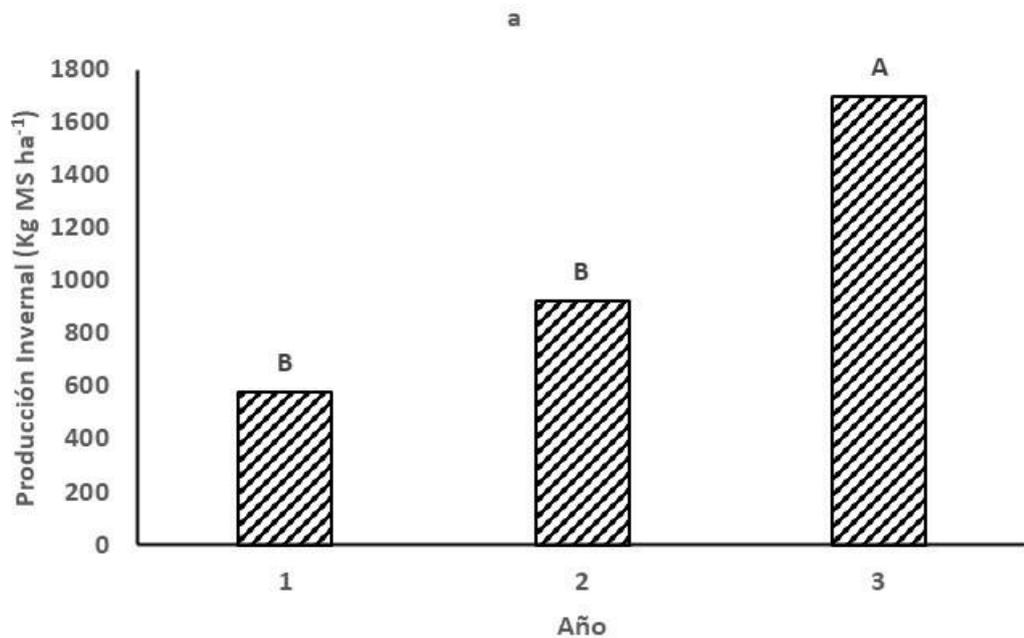


Figura 3. Producción de biomasa otoñal (Kg de MS ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>) según el año de evaluación (a) y el porcentaje de intercepción de la radiación solar (b).

La mayor producción otoñal fue la del tercer año (2052 Kg MS ha<sup>-1</sup>) con relación al primer y segundo año (1179 y 1465 Kg MS ha<sup>-1</sup>, respectivamente), estas producciones de biomasa implican una diferencia del orden de 43% y 29 % respecto al tercer año, mostrando un incremento en la productividad del tapiz nativo con el transcurso del tiempo (figura 3a). La producción otoñal de biomasa a través de los tratamientos presentó un ordenamiento creciente, donde IRS 80% fue mayor (1898 Kg MS ha<sup>-1</sup>) al registrado en los tratamientos 50%, 35% IRS y a PS (1556, 1485, 1115 Kg MS ha<sup>-1</sup>, respectivamente). En tanto que el tratamiento de 65% IRS presentó un comportamiento intermedio entre 80% y 50% IRS, (1771 Kg MS ha<sup>-1</sup>), sin diferencias significativas entre ellos. No se detectan diferencias entre los tratamientos 50% y 35% IRS, pero si con el tratamiento PS, que presentó la menor producción de biomasa otoñal (figura 3b).

### 3.5.4.2. Invierno

En la figura 4 se presenta la producción invernal de biomasa para cada uno de los años evaluados y la producida según nivel de IRS. La producción invernal (figura 4a), mostró diferencias significativas a través de los años ( $p < 0,001$ ) y los tratamientos ( $p < 0,001$ ) (figura 4b) y sin efecto interacción año y nivel de IRS ( $p > 0,05$ ).



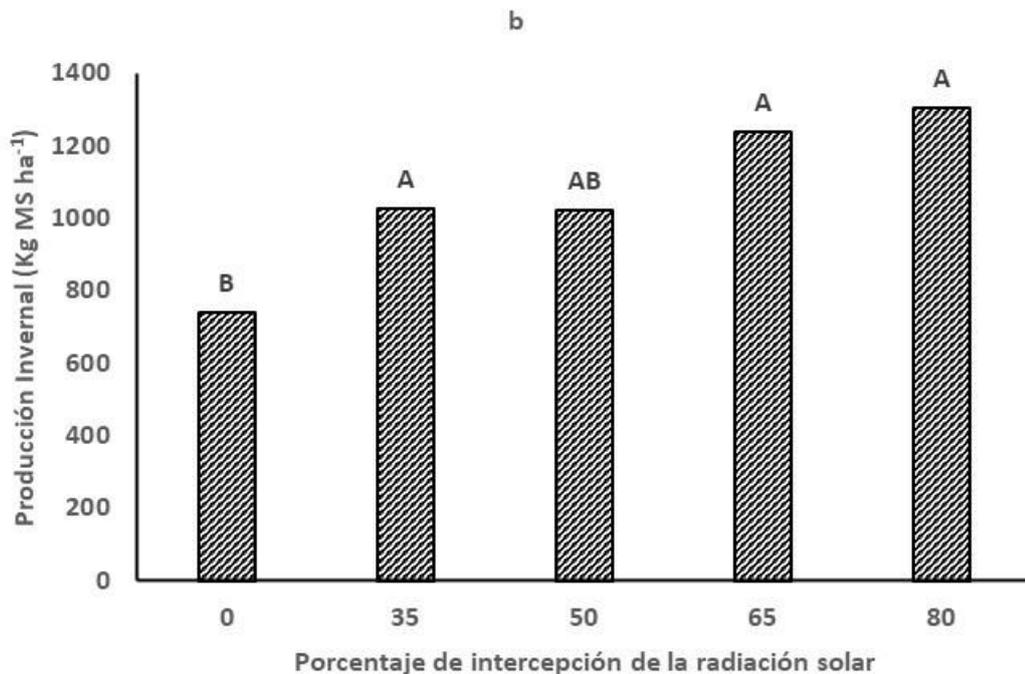


Figura 4. Producción de biomasa invernal (Kg de MS ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>) según el año de evaluación (a) y el porcentaje de intercepción de la radiación solar (b).

La mayor producción invernal se obtuvo en el tercer año (1698 Kg MS ha<sup>-1</sup>) respecto al producido en el primer y segundo año (579 y 926 Kg MS ha<sup>-1</sup>, respectivamente). El efecto de los tratamientos sobre la producción invernal mostró que 80%, 65% y 35% IRS fueron los mayores (1308, 1239, 1029 Kg MS ha<sup>-1</sup>, respectivamente) respecto a la producción a PS (740 Kg MS ha<sup>-1</sup>). En tanto el tratamiento de 50% IRS presentó una producción de 1025 Kg MS ha<sup>-1</sup>, sin diferencias con los demás (figura 4b).

### 3.5.4.3. Primavera

La producción de biomasa primaveral según el año de evaluación y la producida según nivel de IRS se presenta en la figura 5. La producción primaveral (figura 5a), muestra diferencias significativas para los años ( $p < 0,001$ ) y tratamientos ( $p < 0,01$ ) (figura 5b) y sin efecto significativo en la interacción año y nivel de IRS ( $p > 0,05$ ).

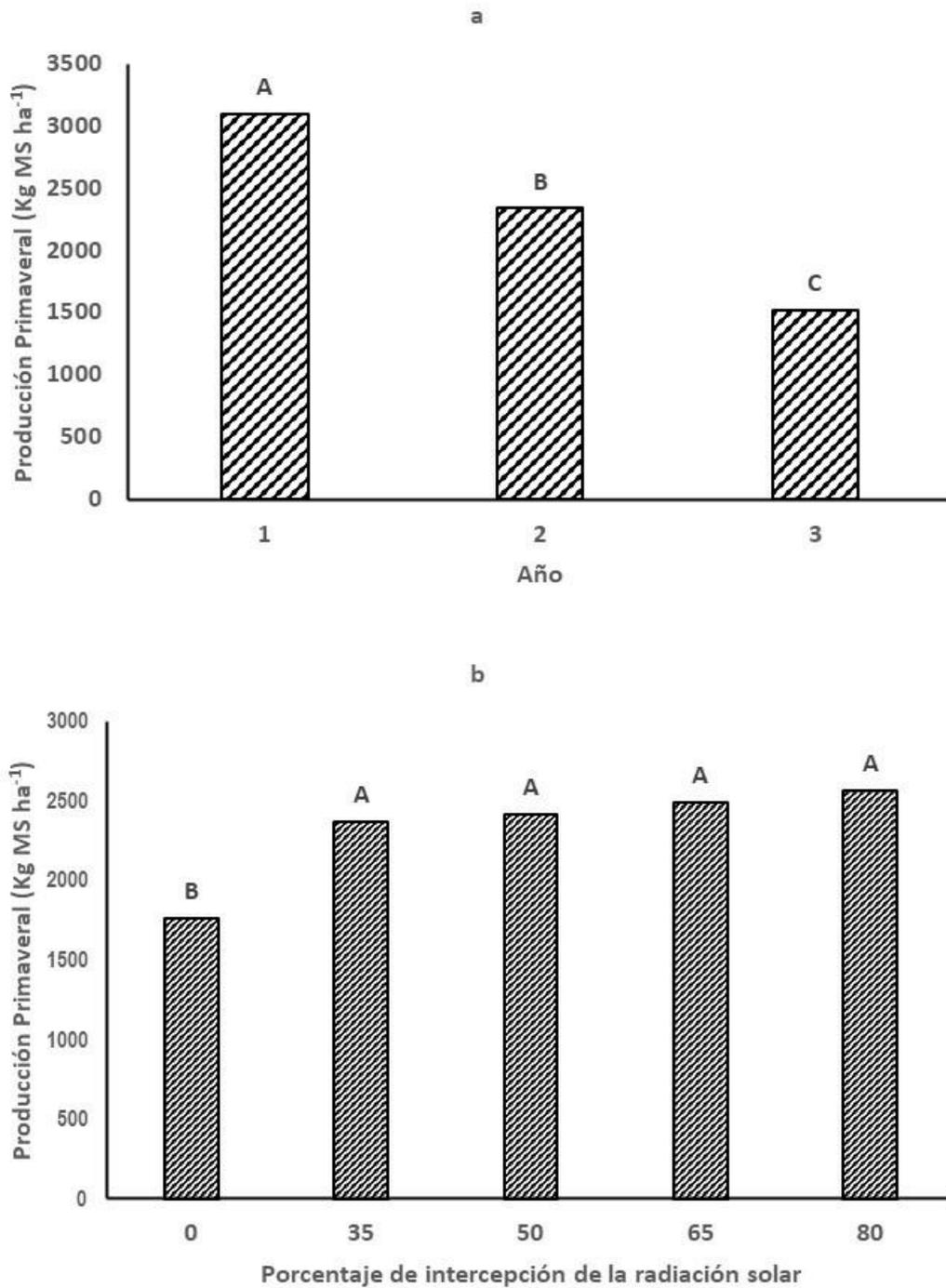


Figura 5. Producción de biomasa primaveral (Kg de MS ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>) según el año de evaluación (a) y el porcentaje de intercepción de la radiación solar (b). La producción primaveral fue mayor en el primer año (3094 Kg MS ha<sup>-1</sup>) respecto al producido durante el segundo y tercero (2339 y 1525 Kg MS ha<sup>-1</sup>,

respectivamente). Se apreció un decremento de la producción primaveral con el tiempo. La producción primaveral de los tratamientos 80%, 65%, 50% y 35% de IRS (2563, 2488, 2419 y 2367 Kg MS ha<sup>-1</sup>, respectivamente) no difirieron entre ellos y superaron la producción a PS (1759,5 Kg MS ha<sup>-1</sup>).

#### 3.5.4.4. Verano

La producción estival (figura 6), mostró efectos significativos para los años ( $p < 0,001$ ), los tratamientos ( $p < 0,001$ ) y la interacción año y nivel de IRS ( $p < 0,001$ ).

La producción estival del primer año en 80% y 65% IRS (3705 y 3512 Kg MS ha<sup>-1</sup>) fue mayor respecto a todos los niveles de IRS y a PS durante el tercer año (1740, 1614, 1434, 1218 y 1086 Kg MS ha<sup>-1</sup>, PS, 35%, 50%, 65% y 80% IRS, respectivamente), 35% IRS (1997 Kg MS ha<sup>-1</sup>) en el segundo año y para PS en el segundo y primer año (1074 Kg MS ha<sup>-1</sup> y 1820 Kg MS ha<sup>-1</sup>, respectivamente).

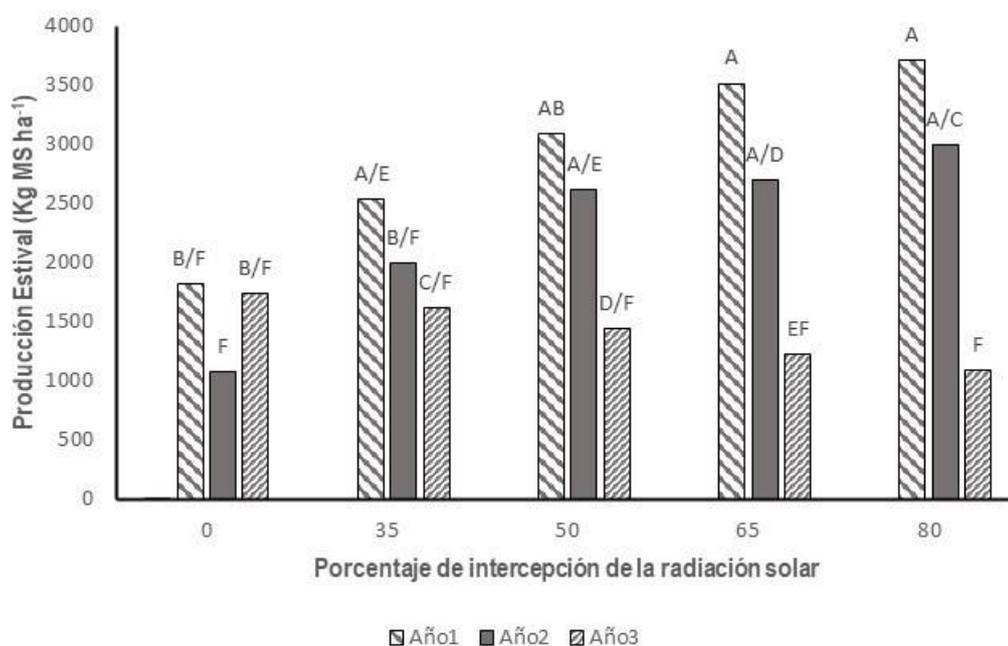


Figura 6. Producción de biomasa estival (Kg de MS ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>) a través de los años y según nivel de intercepción de la radiación solar.

En tanto presentan comportamiento intermedio 50% IRS en el primer año (3088 Kg MS ha<sup>-1</sup>), 80%, 65 y 50% IRS en el segundo año (2991, 2693, 2616 Kg MS ha<sup>-1</sup>, respectivamente) y 35% IRS en el primer año (2530 Kg MS ha<sup>-1</sup>). Estas producciones estivales no difieren de 80% y 65% IRS del primer año, en cambio se visualizan diferencias entre 50% IRS del primer año con 35%, 50%, 65%, 80% del tercer año (1614, 1437, 1218 y 1086 Kg MS ha<sup>-1</sup>, respectivamente) y a PS del segundo año (1074 Kg MS ha<sup>-1</sup>), no diferenciándose de PS en primer y tercer año (1820 y 1740 Kg MS ha<sup>-1</sup>), sumado al 35% de IRS del segundo año (1997 Kg MS ha<sup>-1</sup>). El 80% de IRS del segundo año presentó una producción superior (2991 Kg MS ha<sup>-1</sup>) a los niveles de 50%, 65% y 80% IRS del tercer año y PS del segundo año. En tanto que 65% IRS del segundo año fue superior en producción estival frente al 80%, 65% IRS del tercer año y superior a PS del segundo año. Por último, se observó una mayor producción en 50% IRS del segundo año (2616 Kg MS ha<sup>-1</sup>) y 35% del primer año (2530 Kg MS ha<sup>-1</sup>) frente a 80% IRS del tercer año y a PS del segundo año, que presentó la menor producción (1074 Kg MS ha<sup>-1</sup>).

### **3.6. DISCUSIÓN**

En general la composición de los tratamientos en verano y otoño tendió a homogeneizarse con los años, asociándose a GPE, independientemente del nivel de IRS; en tanto que, en invierno y primavera la cobertura de los tratamientos con mayor IRS evolucionó hacia una mayor asociación con GPI, GAI y Cyp+Jun+Lil, correspondiendo a metabolismos C<sub>3</sub> más tolerantes a la sombra. El incremento de los niveles de IRS aumentó la producción del CN y se constató la reducción de la producción del primer al tercer año, producto de la reducción de la producción de primavera y verano que no es compensada por el incremento de la producción de otoño e invierno, consecuencia del aumento de los niveles de IRS.

#### **3.6.1. Composición botánica**

El otoño y verano y para los tres años independientemente del nivel de IRS y a PS presentó una asociación a las GPE y formaron un único grupo, con la

particularidad de que, en el primer año, el otoño registró una asociación menor respecto a la observada en el verano, en el segundo año se mantiene la asociación a las GPE (figura 1b), pero con una mayor una integración, aunque más difusa. En el segundo año también se suman a PS y los niveles IRS de 35% y 50% correspondiente a la primavera, lo cual podía estar relacionado a las menores precipitaciones registradas en esta estación respecto a las observadas en el periodo normal (1981 – 2010) y a mayor eficiencia en el uso del agua de las GPE, porque a una tasa fotosintética dada tienen una conductancia estomática más baja y adaptación a condiciones más secas (Pagani et al., 1999; Sage, 2004; Edwards y Still 2008). La mayor asociación de los tratamientos en estas estaciones en el tercer año (figura 1c) podría estar vinculado a la mayor cobertura de GPE y a la adaptación a la sombra de especies C<sub>4</sub> en particular a especies del género *Paspalum* en estaciones cálidas que muestran inclusive mayores producciones que las observadas a PS (Wilson et al., 1990; Wong, 1991; Carvalho et al., 1997; Barro, 2011).

En invierno y primavera la composición de TFP evolucionó con el aumento de los niveles de IRS a una predominancia de GPI, GAI y Cyp+Jun+Lil (figura 1a-c), mayoritariamente pertenecientes a metabolismos C<sub>3</sub>. Esta respuesta sería el resultado de su adaptación a menores temperaturas que mejorarían la relación CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>, contribuyendo a menores niveles de fotorrespiración y a hábitats sombríos debido a mayores eficiencias fotosintéticas y menores requerimientos energéticos para asimilar CO<sub>2</sub> (Moser et al., 2004, Furbank et al., 2009; Furbank, 2011), haciéndolas más competitivas frente a las GPE (Silva, 1998; Sage et al., 1999; Pillar et al., 2002; Silveira et al., 2019, 2022; Mackay-Smith et al., 2022).

En tanto en la primavera y para los niveles de menor IRS y PS se dio una evolución desde una mayor asociación a Cyp+Jun+Lil (Figura 1a) hacia una composición más equilibrada en los TFP en el tercer año debido a menores restricciones lumínicas.

### **3.6.2. Producción anual de biomasa**

La producción de biomasa promedio de los tratamientos en el primer año respecto al tercero se redujo en un 14 % (figura 2a), asociado a una disminución de las precipitaciones durante el segundo y tercer año (Cuadro 1) que determinaron la reducción de la producción de primavera y verano en esos años (figura 5a y 6). La disminución de la productividad también se vincula al periodo de duración de la restricción lumínica, a medida que aumenta el tiempo de restricción, disminuye la producción acumulada (Wong et al., 1985), debido al balance entre fotosíntesis y respiración, que determina el crecimiento de cada planta, su rebrote y en conjunto la productividad de la pastura (Varella et al., 2012). La reducción en la producción anual provocado por la menor producción primavera – estival no fue compensada por el aumento otoño – invernal (figura 3a y 4a).

La respuesta en producción de biomasa asociada a los aumentos de los niveles de IRS (figura 2b), mostró una relación creciente que significó un incremento de 62,1% con IRS de 80% sobre PS. Esta respuesta es el producto de las interacciones con el clima y las condiciones hídricas de las plantas que podrían aumentar la producción de biomasa (Sage et al., 1999), siendo consecuencia de mejores condiciones generadas en sombra, vinculadas a menores temperaturas que determinaría una menor evapotranspiración, menor pérdida de agua del suelo y como consecuencia mayor producción de biomasa (Peri, 2005; Bahamonde et al., 2009; Marañón et al., 2009).

### **3.6.3. Distribución estacional de biomasa**

Se observó un incremento de la producción otoñal con los años (figura 3a), lo cual puede ser explicado por un mantenimiento de la cobertura de GPE en esta estación con 77,6% y 79,2% en el primer y tercer año respectivamente (Cuadros suplementarios 1 y 2) y a la prolongación del ciclo de crecimiento de GPE que implicó un cambio en la distribución estacional de la producción de biomasa. Esto podría ser explicado debido a los mayores contenidos de agua en el suelo y con ello a una disminución en el potencial hídrico de las plantas,

y de la temperatura que favorecería una disponibilidad de nutrientes en el suelo elevando el estatus nutricional de la pastura, lo cual sería un efecto indirecto de la sombra sobre la producción (Joffre y Rambal, 1988; Peri, 2005; Mordelet y Le Roux, 2006).

La producción otoñal se incrementó con los niveles de sombreado, aumentando un 70,2% con IRS 80% respecto a la producción a PS (figura 3b). La sombra modificaría el ambiente en lo referente a temperatura, luminosidad, reduciendo el estrés térmico manteniendo la humedad del suelo por más tiempo, por menores tasas de pérdida de agua y transpiración de las plantas (Wong et al., 1985; Wilson et al., 1990; Wilson y Lodlow 1991; Wilson y Wild 1991; Breshears et al., 1997; Shahak et al., 2004; Mordelet y Le Roux, 2006; Ayala et al., 2011).

En invierno se obtuvo la menor producción (figura 4a), consecuencia de las condiciones ambientales críticas como las bajas temperaturas, los días cortos, sumado a las bajas intensidades de radiación recibidas, del entorno al 50% a la registrada en verano (Peri et al., 2007).

La producción promedio invernal aumento en los sucesivos años, significando un incremento de la producción de 60% en el segundo año y de 193,2% en el tercero. Este incremento estaría asociado mayoritariamente al aumento de la cobertura promedio de GAI la cual pasó del 0,6% en el primer año al 17,2% en el tercer año (Cuadros suplementarios 1 y 2).

El aumento en la producción invernal con el incremento de IRS (figura 4b) estaría asociado al aumento en cobertura de GAI que aumentó de 5,8% a PS a 27,4% en IRS 65% (Cuadro suplementario 2).

Una consecuencia del aumento en la producción de otoño e invierno es el cambio en la distribución estacional de la biomasa. La producción de otoño más invierno del primer año representó un 22,6% ( $1758 \text{ kg MS ha}^{-1}$ ) de la producción total anual mientras que en el tercer año la producción otoño e invernal representó el 56,0% ( $3749 \text{ kg MS ha}^{-1}$ ).

La producción primaveral promedio disminuyó durante los sucesivos años (figura 5a), este decremento en la productividad fue del 24,4 y 50,7% para el segundo y tercer año respectivamente, esto estaría asociado a una reducción de la cobertura de GPE, la cual pasó de 60% en el primer año a 44,8% en el tercer año (Cuadros suplementarios 1 y 2). Si tenemos en cuenta los cambios sucedidos con el aumento de IRS se observó un decremento de la cobertura de las GPE pasando del 57,4% a PS a 32,0% en IRS 80%, mostrando ello una pérdida de potencial de producción (Cuadro suplementario 2). Esto podría ser consecuencia de menores temperaturas bajo sombra, prolongación de la estación de crecimiento de especies C<sub>3</sub> sumado a la menor adaptación a la sombra de las GPE, vinculado a su metabolismo fotosintético, (Moser et al., 2004; Sage y McKown, 2006; Furbank et al., 2009; Furbank, 2011).

Se observó un aumento de la cobertura de GPI a niveles incrementales de IRS, pasando de 14,6% a PS a 34,5% y 35,9% en IRS 80% y 65% (Cuadro suplementario 2), respectivamente, aunque no logra compensar la pérdida de producción por la menor participación GPE, lo cual es coincidente con Holzapfel et al., (2006). La producción de biomasa con el aumento de IRS fue mayor con relación a la productividad obtenida a PS, pero no hubo cambios en la producción entre los distintos tratamientos de sombra. Este beneficio se debería a condiciones ambientales propicias como, reducción del estrés por la falta de agua (Sánchez-Díaz y Aguirreolea 2008), se reduce la amplitud térmica (Holmgren et al., 1997), menor velocidad del viento, que opera disminuyendo la transpiración de las plantas (Taiz y Zaiger, 1998) generando una pastura con mayor área foliar específica y mayor intercepción de la radiación disponible (Casal, 2012), aumentando la producción con relación a la de PS.

La producción estival presentó interacción entre los niveles de IRS y años, con marcada reducción de la producción de biomasa en los tratamientos de mayor IRS con el paso de los años (figura 6).

La producción estival se redujo del primer año al tercero en 51,6%, lo que estaría vinculado a una reducción de la cobertura de GPE de 89,4% a 79,1% (Cuadros suplementarios 1 y 2) y las menores precipitaciones y elevada evapotranspiración ocurridas en la estación (Cuadro 1). En los dos primeros años los tratamientos de sombreado mostraron diferencias respecto a PS, esas condiciones en iluminación limitada en los dos primeros años mantendrían la humedad del suelo, una mayor actividad de la micro y mesofauna que podría aumentar la disponibilidad de nitrógeno (Wong y Wilson, 1980; Wong et al., 1985; Wilson et al., 1990; Wong y Stur, 1996; Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2008; Dodd et al., 2005; Moderlet y Le Roux, 2006; Paciullo et al., 2008; Varela, 2009), determinando incrementos en la producción estival vinculado al aumento de los niveles de IRS. No obstante, no se mantuvieron esas diferencias en el tercer año (figura 6). Este descenso en la producción estival se explicaría por una reducción en la cobertura de GPE las cuales pasan de 87,8% a PS a 71,8% en IRS de 80% (Cuadro suplementario 2), menor precipitación (Cuadro 1), sumado a una mayor demanda atmosférica que provocó déficit hídrico. Si bien se observó un incremento de la cobertura de GPI, sumado a una prolongación del ciclo en producción de estas no logró compensar la pérdida en producción.

### **3.7. CONCLUSIONES**

La combinación de IRS a través del tiempo determina cambios en la trayectoria de la respuesta de la comunidad herbácea, aumentando la participación de gramíneas invernales (GPI y GAI) con los incrementos de niveles de sombra, con efectos sobre la producción de biomasa y su distribución estacional, contribuyendo a reducir el déficit invernal de forraje.

El efecto de la sombra a través del tiempo provoca respuestas estacionales diferentes en la producción de biomasa.

Dadas las interacciones observadas se requiere de periodos de estudio más prolongados para permitir la expresión de las respuestas.

### 3.8. BIBLIOGRAFÍA

- Andrade, B.O., Marchesi, E., Burkart, S., Setubal, R.B., Lezama, F., Perelman, S., Schneider, A.A.; Trevisan, R., Overbeck, G.E., Boldrini, I.I., 2018. Vascular plant species richness and distribution in the Río de la Plata grasslands. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 188: 250–256. <http://doi.org/10.1093/botlinnean/boy063>
- Ayala, F., Zatarain, D.M., Valenzuela, M., Partida, L., Velázquez, T.J., Díaz, T., Osuna, J.A., 2011. Crecimiento y rendimiento de tomate en respuesta a radiación solar transmitida por mallas sombra. *Terra Latinoamericana*. 29(4):403-410.
- Bahamonde, H.A., Peri, P.L., Martínez Pastur, G., Lecinas, M.V., 2009. Variaciones microclimáticas en bosques primarios y bajo uso silvopastoril de *Nothofagus antarctica* en dos clases de sitio en Patagonia sur. In *Proceedings of the 1st National Congress of Silvopastoral Systems*; INTA Editions: Misiones, Argentina, pp. 14–16.
- Barreiro, M., Arizmendi, F., Trinchin, R., 2019. Variabilidad observada del clima en Uruguay. Departamento de Ciencias de la Atmósfera Instituto de Física, Facultad de Ciencias. Udelar. 52p.
- Barro, R.S., 2011. Resposta morfofisiológica e produtiva de genótipos forrageiros nativos em diferentes condições de luminosidade. Tesis Dr. en Zootecnia. Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 178 p.
- Boggiano, P., 2003. Manejo y conservación de la diversidad biológica: Manejo integrado de pradera. In: *Manejo integrado de ecosistemas y recursos naturales en Uruguay (2003, Montevideo)*. Trabajos presentados. Montevideo, s.e. 71 p.
- Braun – Blanquet., 1950. *Sociología Vegetal: Estudio de las comunidades vegetales*. Acme Agency. Buenos Aires. 444p.

- Bremond, L., Boom, A.; Favier, C., 2012. Neotropical C<sub>3</sub>/C<sub>4</sub> grass distributions – present, past and future. *Global Change Biology* 18: 2324-2334. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02690.x>
- 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
- Buergler, A.L., Fike, J.H., Burger, J.A., Feldhake, C.M., McKenna, J.R., Teutsch, C. D., 2005. Botanical composition and forage production in an emulated silvopasture. *Agronomy Journal*, 97, 1141–1147. <https://doi:10.2134/agronj2004.0308>
- Cadotte, M.W., Borer, E.T., Seabloom, E.W., Cavender-Bares, J., Harpole, W.S., Cleland, E., Davies, K.F., 2010. Phylogenetic patterns differ for native and exotic plant communities across a richness gradient in Northern California. *Diversity and Distributions*. 16: 892-901. <http://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00700.x>
- Campbell, A., 1966. Grazed pasture parameters: I Pasture dry-matter production and availability in a stocking rate and grazing management experiment with dairy cows. *Journal of Agricultural Science*. 67 (2): 199-210.
- Carrilho, P.H.M., Alonso, J., Santos, L.D.T., Sampaio, R.A., 2012. Comportamiento vegetativo y reproductivo de *Brachiaria decumbens* vc. Basilisk bajo diferentes niveles de sombra. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola*, 46 (1), 85 -90.
- Carvalho, M.M., Silva, J.L.O., Campos Junior, B.A., 1997. Produção de matéria seca e composição mineral da forragem de seis gramíneas tropicais estabelecidas em um sub-bosque de angico-vermelho. *Revista Brasileira de Zootecnia*, v 28, 213–218.
- Carvalho, M.M., Freitas, V.P., Xavier, D.F., 2002. Início de florescimento, produção e valor nutritivo de gramíneas forrageiras tropicais sob condição de sombreamento natural. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v. 37, n. 5, p. 717-722. 2002.

- Casal, J.J., 2012. Shade avoidance. The Arabidopsis Book. N°. 10:s.p. Consultado en ago. 2022. Disponible en <https://doi.org/10.1199/tab.0157>
- Colabelli, M.R., Agnusdei, M.G., Durand, J.L., 2011. Grupos funcionales de plantas, producción de forraje y eficiencia de uso de radiación de pastizales naturales en condiciones potenciales y limitadas de agua y nitrógeno. Revista RIA – INTA Vol. 37, (1):62-74.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., González, L., Tablada, M., Robledo, C.W., 2013. InfoStat versión.2013 Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Dodd, M.B., McGowan, A.W., Power, I.L., Thorrold, B.S., 2005. Effects of variation in shade level, shade duration and light quality on perennial pastures. New Zealand Journal of Agricultural Research. 48(4):531-543. <http://doi.org/10.1080/00288233.2005.9513686>
- Edwards, E.J., Smith, S.A., 2010. Phylogenetic analyses reveal the shady history of C<sub>4</sub> grasses. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 107: 2532-2537. <http://doi.org/10.1073/pnas.0909672107>
- Edwards, E.J., Still, C.J., 2008. Climate, phylogeny and the ecological distribution of C<sub>4</sub> grasses. Ecology Letters, 1: 266–276. <http://doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01144.x>
- Ehleringer, J.R., 2005. The influence of atmospheric CO<sub>2</sub>, temperature, and water on the abundance of C<sub>3</sub>/C<sub>4</sub> taxa. In: Baldwin, I. et al. (Eds.). A history of atmospheric CO<sub>2</sub> and its effects on plants, animals, and ecosystems. Ecological Studies (Analysis and Synthesis), vol 177. Springer, New York, NY. 214 – 231.
- Fassola, H., Lacorte, S., Pachas, N., Pezzutti, R., 2006. Efecto de distintos niveles de sombra del dosel de *Pinus taeda* L. sobre la acumulación de biomasa forrajera de *Axonopus compressus* (Swartz) Beauv. Rev. Argent de Prod Anim 26:101–111.

- Feldhake, C. M., Neel, J. P. S., Belesky, D. P., 2010. Establishment and production from thinned mature deciduous-forest silvopastures in Appalachia. *Agroforestry Systems*, 79, 31–37. <https://doi.org/10.1007/s10457-010-9289-8>
- Furbank, R.T., 2011. Evolution of the C<sub>4</sub> photosynthetic mechanism: are there really three C<sub>4</sub> acid decarboxylation types? *Journal of Experimental Botany*, Vol. 62, No. 9, pp. 3103–3108. <http://doi.org/10.1093/jxb/err080>
- Furbank, R.T., von Caemmerer, S., Sheehy, J., Edwards, G.E., 2009. C<sub>4</sub> rice: a challenge for plant phenomics. *Functional Plant Biology.*, vol. 36: 845 - 856. <http://doi.org/10.1071 / FP09185>
- Gallinal, J., Bergalli, L., Campal, E., Aragone, L., Rosengurtt, B., 1938. Estudios sobre praderas naturales del Uruguay. 1ª. Contribución. Imp. Germano Uruguay. 208 p.
- Hoffmann, W.A., Jackson, R.B., 2000. Vegetation-climate feedbacks in the conversion of tropical savanna to grassland. *Journal of Climate* 13: 1593-1602. [http://doi.org/10.1175/1520-0442\(2000\)013<1593:VCFITC>2.0.CO](http://doi.org/10.1175/1520-0442(2000)013<1593:VCFITC>2.0.CO)
- Holmgren, M., Scheffer, M. Huston, M. A., 1997. The interplay of competition and facilitation in plant communities. *Ecology*, 78, 1966 – 1975.
- Holzappel, C., Tielbörger, K., Parag, H. A., Kigel, J., Sternberg, M., 2006. Annual plant-shrub interaction along a aridity gradient. *Basic and Applied Ecology*, 7, 268-279.
- | Inumet. s/f. Climatología del Invierno (Jun.-Jul.-Ago.) en Uruguay (1981-2010). Recuperado de: <https://www.inumet.gub.uy/index.php/clima/climatologia-estacional>. Fecha de consulta: 20/08/2022.
- | Inumet. s/f. Climatología del Verano (Dic.-Ene. – Feb.) en Uruguay (1981-2010). Recuperado de: <https://www.inumet.gub.uy/index.php/clima/climatologia-estacional>. Fecha de consulta: 20/08/2022.
- Joffre, R., Rambal, S., 1988. Soil Water Improvement by Trees in the Rangelands of Southern Spain. *Acta Oecologica*, 9, 405-422.

- King, J., Sim, E., Barthram, G., 1986. A comparison of spectral reflectance and sward surface height measurements to estimate herbage mass and leaf area index in continuously stocked ryegrass pastures. *Grass and Forage Science*, 41: 251-258.
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., Rubel, F., 2006. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, 15 (3): 259-263.
- Lin, C.H., McGraw, R.L., George, M.F., Garrett, H.E., 1999. Shade effects on forage crops with potential in temperate agroforestry practices. *Agroforestry Systems*, 44, 109-119. <https://doi.org/10.1023/A:1006205116354>
- López, I., Balocchi, O., Lailhacar, P., Oyarzún, C., 1997. Caracterización de sitios de crecimiento de seis especies pratenses nativas y naturalizadas del Dominio Húmedo de Chile. *Agro Sur*, 25, 62-80.
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I., Callaway, R.M., 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107: 433-438. <http://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13250.x>
- Mackay-Smith, T.H., Lucy, L., Burkitt, L.L., López, I.F., Reid, J.I., 2022. The impact of a kanuka silvopastoral system on surface runoff and sediment and nutrient losses in New Zealand hill country. *Agronomy*, 12 (7): 1701. <https://doi.org/10.3390/agronomy12071701>
- Marañón, T., Pugnaire, F.I., Callaway, R.M., 2009. Mediterranean-climate oak savannas: The interplay between abiotic environment and species interactions. *Web Ecol.*, 9, 30–43. <http://doi.org/10.5194/we-9-30-2009>
- Márquez-Quiroz, C., Robledo-Torres, V., Benavides-Mendoza, A., Vázquez-Badillo, M. E., de la Cruz-Lázaro, E., Estrada-Botello, M.A., López-Espinosa, T.S., 2014. Uso de mallas sombra: una alternativa para la producción de tomate cherry. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*. 1(2):175-180.
- Martuscello, J.A., Jank, L., Neto, M.G., Laura, V.A., Figueiredo, D.N., 2009. Produção de gramíneas do gênero *Brachiaria* sob níveis de sombreamento.

Revista Brasileira de Zootecnia 38:1183-1190. <https://doi.org/10.1590/S1516-35982009000700004>

Millot, J.C., Risso, D., Methol, R., 1987. Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. MGAP - IPA. 199p.

Mordelet, P., Le Roux, X., 2006. Tree/Grass Interactions. In: Abbadie, L., Gignoux, J., Le Roux, X., Lepage, M. (eds) Lamto. Ecological Studies, vol 179. Springer, New York, NY. 139-161pp. [https://doi.org/10.1007/0-387-33857-8\\_8](https://doi.org/10.1007/0-387-33857-8_8)

Moser, L.E., Burson, B.L., Sollenberger, L.E., 2004. Warm-Season (C<sub>4</sub>) Grass Overview. In Warm-Season (C<sub>4</sub>) Grasses. Ed. Moser, Burson y Sollenberger. ASSA, CSSA, SSSA, Agronomy N°45, 1171p.

Neel, J. P. S., Belesky, D. P., 2015. Herbage production, nutritive value, and animal productivity within hardwood silvopasture, open and mixed pasture systems in Appalachia, United States. Grass and Forage Science, 72, 137–153. <https://doi.org/10.1111/gfs.12211>

Neel, J. P. S., Feldhake, C. M., Belesky, D. P., 2008. Influence of solar radiation on the productivity and nutritive value of herbage of cool-season species of an understory sward in a mature conifer woodland. Grass and Forage Science, 63, 38–47. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2007.00612.x>

Paciullo, D.S.C., Campos, N.R., Gomide, C.M.A., Castro, C.D., Tavela, R.C., Rossiello, R.O., 2008. Crescimento de capim braquiária influenciado pelo grau de sombreamento e pela estação do ano. Pesquisa Agropecuária Brasileira 43(7), 917–923.

Pagani, M., Freeman, K.H., Arthur, M.A., 1999. Late Miocene atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations and the expansion of C<sub>4</sub> grasses. Science 285, 876–9.

Pérez, S., 2016. Caracterización agroclimática de la región noreste de Uruguay y su influencia en la producción ganadera. Tesis de Grado. Facultad de Agronomía – Udelar. 96p.

- Peri, P.L., 2005. Patagonia Sur. Sistemas Silvopastoriles en Ñirantales. IDIA XXI For. 2005, 5, 245–249.
- Peri, P.L., Lucas, R.J., Moot, D.J., 2007. Dry matter production, morphology and nutritive value of *Dactylis glomerata* growing under different light regimes. *Agroforestry Systems*.70(1):63-79. <https://doi.org/10.1007/s10457-007-9029-x>
- Pillar, V., Boldrini I., Lange, O., 2002. Padrões de distribuição espacial de comunidades campestres sob plantio de eucalipto. *Pesq. Agropecuaria Brasileira*, 37 (6): 753–761.
- Rosengurtt, B., 1943. Estudios sobre praderas naturales del Uruguay. 3a. Contribución: La estructura y el pastoreo de las praderas de la región de Paltos. Montevideo. Barreiro y Ramos. 281 p.
- Sage, R.F., McKown, A.D., 2006. Is C<sub>4</sub> photosynthesis less phenotypically plastic than C<sub>3</sub> photosynthesis? *Journal of Experimental Botany*. 57: 303 – 317. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj040>
- Sage R.F., 2004. The evolution of C<sub>4</sub> photosynthesis. *New Phytol*. 161, 341–70.
- Sage, R.F., Weding, D.A., Li, M., 1999. The Biogeography of C<sub>4</sub> Photosynthesis: Patterns and Controlling Factors. In: Sage RF y Monson RK. Ed. C<sub>4</sub> Plant Biology. Academic Press. pp. 313-373.
- Samarakoon, S., Wilson, J., Shelton, H., 1990. Growth, morphology and nutritive quality of shaded *Stenotaphrum secundatum*, *Axonopus compressus* and *Pennisetum clandestinum*. *The Journal of Agricultural Science*, 114 (2), 161-169. <http://doi:10.1017/S0021859600072154>
- Sanchez-Díaz, M., Aguirreolea, J., 2008. El agua en la planta. Movimiento del agua en el sistema suelo-planta-atmósfera. En Azcón-Bieto, J. y Talón, M. (Eds.). *Fundamentos de fisiología vegetal*. Segunda Edición. McGraw-Hill. Interamericana. 25-39pp.

- Shahak, Y., Gussakovsky, E. E., Gal, E., Ganelevin, R., 2004. Colornets: crop protection and light-quality manipulating in one technology. *Acta Horticulturae*, 659:143-151. <http://doi.org/10.17660/ActaHortic.2004.659.17>
- Silva, J.L., 1998. Produtividade de componentes de um sistema silvipastoril constituído por *Eucalyptus saligna* e pastagens cultivada e nativa no Rio Grande do Sul. Departamento de Zootecnia – UFV. Viçosa/MG. Tese de Doutorado. 174p.
- Silveira, E.D., Cadenazzi, M., Nabinger, C., Boggiano P., 2022. Influencia del ambiente lumínico sobre la cobertura vegetal y metabolismos fotosintéticos en comunidades de sotobosque. *Agro Sur*, 50 (1): 47 – 63. <http://doi.org/10.4206/agrosur.2022.v50n1-05>
- Silveira, E.D., Cadenazzi, M., Zanoniani, R., Boggiano, P., 2019. Diferencias en cobertura y valor pastoral de la vegetación en condiciones silvopastoriles y campo natural. *Agrociencia Uruguay*, 23 (2): 1–12. <https://doi.org/10.31285/AGRO.23.103>
- Silveira, E.D., Cadenazzi, M., Zanoniani, R., Boggiano, P., 2018. Estructura de las comunidades herbáceas en áreas de plantaciones forestales. *Agrociencia Uruguay*, 22 (1): 1–12. <https://doi.org/10.31285/AGRO.22.1.1>
- Soil survey staff., 2014. Keys to soil taxonomy, 12th ed.. USDA-Natural Resources Conservation Service, Washington, DC. 338p.
- Soriano, A., 1991. Rio De Plata Grasslands. In “Ecosystems of the World: Natural Grasslands”, Vol. 8A, pp. 367-408. Elsevier, Amsterdam. Van Auken y Bush 1997.
- Stamps, R.H., 2009. Use of colored shade netting in horticulture. *HortScience*. 44(2):239-241. <http://doi.org/10.21273/HORTSCI.44.2.239>
- Still, C.J., Berry, J.A., Collatz, G.J., DeFries, R.S., 2003. Global distribution of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> vegetation: Carbon cycle implications. *Global Biogeochemical Cycles* 17(1): 6-1-6-14. doi:10.1029/2001GB001807

- Taiz, L., Zeiger, E., 1998. Plant Physiology. 2nd Edition, Sinauer Associates Publishers, Sunderland, Massachusetts. <http://dx.doi.org/10.1071/PP9840361>
- Thompson, L., Harper, J.L., 1988. The effect of grasses on the quality of transmitted radiation and its influence on the growth of white clover *Trifolium repens*. *Oecología*. 75(3):343-347. <http://doi.org/10.1007/BF00376935>
- Valera, D., Gil-Ribes, J.A., Molina, F., 2001. Las mallas como técnica de control climático en invernaderos. *Vida Rural*. 139: 50- 52.
- Varela, S., 2009. Cuantificación de la extracción de nutrientes por trozas comerciales de *Eucalyptus globulus* en suelos de basamento cristalino de la zona este del país. Tesis de Grado. Universidad de la República (Uruguay). Facultad de Agronomía.
- Varella, A.C., Porfirio da Silva, V., Ribaski, J., Soares, A.B., Moraes, A., Morais, H., Saibro, J.C., Barro, R.S., 2012. Estabelecimento de plantas forrageiras em sistemas de integração floresta - pecuária no Sul do Brasil. In: Fontaneli, R.S., dos Santos, H.P., Fontaneli, R.S. eds. Forrageiras para integração lavoura – pecuária – floresta na região sul – brasileira. 2ª. ed. Brasília, EMBRAPA. pp. 435-460.
- Walck, J. L., Hidayati, S. N., Dixon, K. W., Thompson, K., Poschlod, P., 2011. Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology* 17: 2145-2161. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02368.x>
- Wilson, J. R., Hill, K., Cameron, D. M., Shelton, H. M., 1990. The growth of *Paspalum notatum* under the shade of a *Eucalyptus grandis* plantation canopy or in full sun. *Tropical Grasslands*. 24:24-28.
- Wilson, J. R., Ludlow, M.M., 1991. The environment and potential growth of herbage under plantations. In: Forages for Plantation Crops (32<sup>nd</sup>, 1990, Sanur Beach, Bali, Indonesia). Proceedings. Canberra, ACIAR (Australian Centre for International Agricultural Research). pp. 10-24.
- Wilson, J. R., Wild, D.W.M., 1991. Improvement of Nitrogen nutrition and grass growth under shading. (en línea). In: Forages for 84 Plantation Crops (32<sup>nd</sup>.,

- 1990, Sanur Beach, Bali, Indonesia). Proceedings. Canberra, ACIAR (Australian Centre for International Agricultural Research). pp. 77-82.
- Wong, C. C., Wilson, J. R., 1980. Effects of shading on the growth and nitrogen content of Green Panic and Siratro in pure and mixed swards defoliated at two frequencies. (en línea). Australian Journal of Agricultural Research. 31(2):269-285. <http://doi.org/10.1071/AR9800269>
- Wong, C. C., Rahim, H., Mohd Sharudin, M. A., 1985. Shade tolerance potential of some tropical forage for integration with plantations. I Grasses. MARDI Research Bulletin. 13(3):225-247.
- Wong, C. C., 1991. Shade tolerance of tropical forages: a review. In: Shelton, H.M.; Stür, W.W. (Ed.). Forages for plantation crops. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research. ACIAR Proceeding 32, pp. 64-69.
- Wong, C. C., Stür, W.W., 1996. Persistence of tropical forage grasses in shaded environments. (en línea). The Journal of Agricultural Science. 126(2):151-159. <http://doi.org/10.1017/S0021859600073081>
- Woodward, F.I., Lomas, M.R., Kelly, C.K., 2004. Global climate and the distribution of plant biomes. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences 359: 1465-1476. <http://doi.org/10.1098/rstb.2004.1525>

### 3.9. ANEXOS

Tabla Complementaria 1: Cobertura (%) de TFP según estación y nivel de IRS del primer año de evaluación.

| <b>Otoño (% de cobertura)</b>     |                    |                    |                    |                    |                    |                   |
|-----------------------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|-------------------|
| <b>TFP\Trat.</b>                  | <b>PS</b>          | <b>35%</b>         | <b>50%</b>         | <b>65%</b>         | <b>80%</b>         | <b>Prom. (DE)</b> |
| <b>GPE</b>                        | 76,8               | 79,8               | 77,8               | 77,3               | 76,3               | 77,6 (±3,1)       |
| <b>GPI</b>                        | 6,8                | 6,3                | 6,8                | 7,5                | 6,8                | 6,8 (±1,2)        |
| <b>GAI</b>                        | 0                  | 0                  | 0                  | 0                  | 0                  | 0                 |
| <b>Cyp+Jun+Lil</b>                | 5,5                | 4,0                | 5,3                | 5,5                | 4,3                | 4,9 (±1,3)        |
| <b>HM</b>                         | 6,8                | 7,8                | 7,3                | 7,3                | 7,5                | 7,3 (±1,8)        |
| <b>Invierno (% de cobertura)</b>  |                    |                    |                    |                    |                    |                   |
| <b>TFP\Trat.</b>                  | <b>PS</b>          | <b>35%</b>         | <b>50%</b>         | <b>65%</b>         | <b>80%</b>         | <b>Prom. (DE)</b> |
| <b>GPE</b>                        | 47,9 <sup>a</sup>  | 33,8 <sup>b</sup>  | 34,4 <sup>b</sup>  | 33,3 <sup>b</sup>  | 20,0 <sup>c</sup>  | 33,9 (±9,8)       |
| <b>GPI</b>                        | 29,0 <sup>b</sup>  | 42,9 <sup>a</sup>  | 47,8 <sup>a</sup>  | 45,1 <sup>a</sup>  | 50,5 <sup>a</sup>  | 43,1 (±10,8)      |
| <b>GAI</b>                        | 0 <sup>b</sup>     | 0,4 <sup>ab</sup>  | 1,5 <sup>a</sup>   | 0,3 <sup>ab</sup>  | 0,8 <sup>ab</sup>  | 0,6 (±1,2)        |
| <b>Cyp+Jun+Lil</b>                | 4,2 <sup>ab</sup>  | 5,8 <sup>ab</sup>  | 3,6 <sup>ab</sup>  | 3,3 <sup>b</sup>   | 6,7 <sup>a</sup>   | 4,7 (±2,3)        |
| <b>HM</b>                         | 12,3 <sup>ab</sup> | 13,2 <sup>ab</sup> | 8,8 <sup>b</sup>   | 14,3 <sup>ab</sup> | 16,0 <sup>a</sup>  | 12,9 (±5,4)       |
| <b>Primavera (% de cobertura)</b> |                    |                    |                    |                    |                    |                   |
| <b>TFP\Trat.</b>                  | <b>PS</b>          | <b>35%</b>         | <b>50%</b>         | <b>65%</b>         | <b>80%</b>         | <b>Prom. (DE)</b> |
| <b>GPE</b>                        | 66,8 <sup>a</sup>  | 60,8 <sup>a</sup>  | 63,0 <sup>a</sup>  | 60,5 <sup>a</sup>  | 48,3 <sup>b</sup>  | 60,0 (±8,9)       |
| <b>GPI</b>                        | 16,5 <sup>c</sup>  | 25,0 <sup>b</sup>  | 23,1 <sup>bc</sup> | 25,1 <sup>b</sup>  | 33,2 <sup>a</sup>  | 24,6 (±8,5)       |
| <b>GAI</b>                        | 0,8                | 0 <sup>a</sup>     | 1,3                | 0,8                | 1,8                | 0,9 (±1,9)        |
| <b>Cyp+Jun+Lil</b>                | 8,9 <sup>a</sup>   | 8,0 <sup>ab</sup>  | 7,7 <sup>b</sup>   | 7,5 <sup>b</sup>   | 7,7 <sup>b</sup>   | 7,9 (±0,9)        |
| <b>HM</b>                         | 5,7 <sup>ab</sup>  | 4,6 <sup>b</sup>   | 4,2 <sup>b</sup>   | 4,6 <sup>b</sup>   | 7,4 <sup>a</sup>   | 5,3 (±2,2)        |
| <b>Verano (% de cobertura)</b>    |                    |                    |                    |                    |                    |                   |
| <b>TFP\Trat.</b>                  | <b>PS</b>          | <b>35%</b>         | <b>50%</b>         | <b>65%</b>         | <b>80%</b>         | <b>Prom. (DE)</b> |
| <b>GPE</b>                        | 92,5 <sup>a</sup>  | 89,9 <sup>ab</sup> | 89,9 <sup>ab</sup> | 86,8 <sup>c</sup>  | 87,6 <sup>bc</sup> | 89,4 (±2,8)       |
| <b>GPI</b>                        | 0,4 <sup>c</sup>   | 4,1 <sup>b</sup>   | 5,4 <sup>ab</sup>  | 7,8 <sup>a</sup>   | 7,9 <sup>a</sup>   | 5,1 (±3,3)        |
| <b>GAI</b>                        | 0                  | 0                  | 0                  | 0                  | 0                  | 0                 |
| <b>Cyp+Jun+Lil</b>                | 5,0                | 5,2                | 4,3                | 5,4                | 4,5                | 4,9 (±1,4)        |
| <b>HM</b>                         | 1,7                | 0,8                | 0,4                | 0                  | 0                  | 0,6 (±1,2)        |

Referencias: TFP, tipos funcionales de plantas; IRS, intercepción de la radiación solar; DE, desvío estándar; Trat., tratamientos (IRS); GPE, gramíneas perennes estivales; GPI, gramíneas perennes invernales; GAI, gramíneas anuales invernales; Cyp+Jun+Lil, ciperáceas, juncáceas y liliáceas; HM, hierbas menores. Letras diferentes en las filas indican diferencias significativas entre los tratamientos de sombra (Tukey,  $p < 0,05$ ).

Tabla Complementaria 2: Cobertura (%) de TFP según estación y nivel de IRS del tercer año de evaluación.

| <b>Otoño (% de cobertura)</b>     |                    |                    |                     |                    |                    |                     |
|-----------------------------------|--------------------|--------------------|---------------------|--------------------|--------------------|---------------------|
| <b>TFP\Trat.</b>                  | <b>PS</b>          | <b>35%</b>         | <b>50%</b>          | <b>65%</b>         | <b>80%</b>         | <b>Prom. (DE)</b>   |
| <b>GPE</b>                        | 80,5               | 80,8               | 78,0                | 78,0               | 78,6               | 79,2 ( $\pm 3,9$ )  |
| <b>GPI</b>                        | 7,1 <sup>c</sup>   | 8,9 <sup>bc</sup>  | 10,4 <sup>bc</sup>  | 12,1 <sup>ab</sup> | 14,5 <sup>a</sup>  | 10,6 ( $\pm 3,4$ )  |
| <b>GAI</b>                        | 0                  | 0                  | 0                   | 0                  | 0                  | 0                   |
| <b>Cyp+Jun+Lil</b>                | 6,5                | 5,7                | 4,9                 | 3,8                | 3,5                | 4,9 ( $\pm 2,4$ )   |
| <b>HM</b>                         | 5,3                | 3,7                | 5,3                 | 4,7                | 2,8                | 4,4 ( $\pm 2,0$ )   |
| <b>Invierno (% de cobertura)</b>  |                    |                    |                     |                    |                    |                     |
| <b>TFP\Trat.</b>                  | <b>PS</b>          | <b>35%</b>         | <b>50%</b>          | <b>65%</b>         | <b>80%</b>         | <b>Prom. (DE)</b>   |
| <b>GPE</b>                        | 47,8 <sup>a</sup>  | 30,3 <sup>ab</sup> | 24,2 <sup>bc</sup>  | 16,3 <sup>c</sup>  | 16,9 <sup>c</sup>  | 27,1 ( $\pm 10,7$ ) |
| <b>GPI</b>                        | 25,8 <sup>b</sup>  | 35,5 <sup>a</sup>  | 41,6 <sup>a</sup>   | 36,9 <sup>a</sup>  | 38,8 <sup>a</sup>  | 35,7 ( $\pm 9,4$ )  |
| <b>GAI</b>                        | 5,8 <sup>c</sup>   | 13,8 <sup>bc</sup> | 15,5 <sup>bc</sup>  | 27,4 <sup>a</sup>  | 23,8 <sup>ab</sup> | 17,2 ( $\pm 10,8$ ) |
| <b>Cyp+Jun+Lil</b>                | 10,5               | 11,5               | 10,4                | 12,4               | 11,6               | 11,3 ( $\pm 2,1$ )  |
| <b>HM</b>                         | 8,3                | 7,7                | 7,5                 | 6,8                | 8,5                | 7,8 ( $\pm 1,8$ )   |
| <b>Primavera (% de cobertura)</b> |                    |                    |                     |                    |                    |                     |
| <b>TFP\Trat.</b>                  | <b>PS</b>          | <b>35%</b>         | <b>50%</b>          | <b>65%</b>         | <b>80%</b>         | <b>Prom. (DE)</b>   |
| <b>GPE</b>                        | 57,4 <sup>a</sup>  | 49,9 <sup>a</sup>  | 49,5 <sup>a</sup>   | 35,4 <sup>b</sup>  | 32,0 <sup>b</sup>  | 44,8 ( $\pm 11,5$ ) |
| <b>GPI</b>                        | 14,6 <sup>d</sup>  | 23,4 <sup>cd</sup> | 26,5 <sup>bc</sup>  | 35,9 <sup>a</sup>  | 34,5 <sup>ab</sup> | 27,0 ( $\pm 10,5$ ) |
| <b>GAI</b>                        | 12,8 <sup>ab</sup> | 11,5 <sup>ab</sup> | 10,1 <sup>b</sup>   | 13,2 <sup>ab</sup> | 16,8 <sup>a</sup>  | 12,9 ( $\pm 4,0$ )  |
| <b>Cyp+Jun+Lil</b>                | 9,7                | 11,3               | 10,4                | 11,9               | 11,8               | 11,0 (2,0)          |
| <b>HM</b>                         | 4,3                | 3,2                | 2,3                 | 2,4                | 3,5                | 3,1 ( $\pm 1,5$ )   |
| <b>Verano (% de cobertura)</b>    |                    |                    |                     |                    |                    |                     |
| <b>TFP\Trat.</b>                  | <b>PS</b>          | <b>35%</b>         | <b>50%</b>          | <b>65%</b>         | <b>80%</b>         | <b>Prom. (DE)</b>   |
| <b>GPE</b>                        | 86,0 <sup>a</sup>  | 82,4 <sup>ab</sup> | 80,0 <sup>abc</sup> | 75,5 <sup>bc</sup> | 71,8 <sup>c</sup>  | 79,1 ( $\pm 7,8$ )  |
| <b>GPI</b>                        | 5,3 <sup>c</sup>   | 8,6 <sup>bc</sup>  | 11,6 <sup>abc</sup> | 15,3 <sup>ab</sup> | 20,0 <sup>a</sup>  | 12,1 ( $\pm 7,4$ )  |
| <b>GAI</b>                        | 0                  | 0                  | 0                   | 0                  | 0                  | 0                   |

|                    |     |     |     |     |     |                   |
|--------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-------------------|
| <b>Cyp+Jun+Lil</b> | 5,2 | 5,5 | 5,1 | 5,3 | 4,2 | 5,0 ( $\pm 1,9$ ) |
| <b>HM</b>          | 3,0 | 2,3 | 1,9 | 3,6 | 3,1 | 2,8 ( $\pm 1,4$ ) |

Referencias: TFP, tipos funcionales de plantas; IRS, intercepción de la radiación solar; DE, desvío estándar; Trat., tratamientos (IRS); GPE, gramíneas perennes estivales; GPI, gramíneas perennes invernales; GAI, gramíneas anuales invernales; Cyp+Jun+Lil, ciperáceas, juncáceas y liliáceas; HM, hierbas menores. Letras diferentes en las filas indican diferencias significativas entre los tratamientos de sombra (Tukey,  $p < 0,05$ ).

## **4. DISCUSIÓN GENERAL**

### **4.1. INTRODUCCIÓN**

En un escenario de cambio climático y necesidad de sostenibilidad de la producción se hace imprescindible comprender los efectos de la sombra sobre la comunidad herbácea en un contexto de producción integrada y amigable con los recursos naturales. La sombra como factor ambiental modifica la comunidad herbácea con consecuencias sobre su cobertura y productividad primaria. En este sentido, se hace necesario cuantificar los efectos de distintos ambientes lumínicos sobre la composición y producción de la vegetación del campo natural (CN).

En cuanto al nivel de interferencia, se encontró que especies forestales distintas pueden generar ambientes lumínicos restrictivos con similares consecuencias sobre la cobertura vegetal (CV), en tanto otras permiten el desarrollo de una vegetación similar al CN con ambientes más iluminados y heterogéneos (Silveira et al., 2022). En las situaciones estudiadas se observaron tasas decrecientes de la CV a medida que se pasó de rodales a pleno sol (PS). La sombra provocó una disminución en la cobertura de especies  $C_4$ , en tanto las  $C_3$  disminuyeron a medida que aumentó la cantidad de radiación fotosintéticamente activa incidente. Como consecuencia de ello, se observó un aumento de la relación  $C_4/C_3$  al pasar de ambientes más sombríos como los rodales hacia situaciones de PS (Silveira et al., 2022).

Con el tiempo de exposición a la sombra, la composición botánica definida a través de tipos funcionales de plantas (TFP) evolucionó hacia un incremento de la cobertura de gramíneas perennes invernales (GPI) y gramíneas anuales invernales (GAI) y un descenso de gramíneas perennes estivales (GPE). Las modificaciones en los TFP podrían explicar los aumentos de la producción de biomasa en otoño e invierno, en tanto que en primavera y verano esta disminuyó con el paso del tiempo. Debido a estas variaciones estacionales en la producción, se observó una caída de la producción anual de biomasa al cabo de tres años. En resumen, podemos afirmar que el tiempo de exposición a niveles crecientes de intercepción de la radiación solar (IRS)

modificó la composición botánica del CN, la distribución estacional y la producción anual de biomasa.

#### **4.2. DESCRIPCIÓN DEL ESTUDIO REALIZADO**

El estudio se centró en el efecto de la sombra sobre la comunidad herbácea y observó cómo distintos ambientes lumínicos generan diferencias en la CV, su composición botánica, los metabolismos fotosintéticos, los TFP y la producción estacional y anual de biomasa. Se desarrollaron dos trabajos acerca de los efectos de la sombra: el primero describe, en condiciones de plantaciones forestales comerciales (PFC), las características de la comunidad herbácea hacia el final del turno forestal y el segundo trató el efecto de niveles crecientes de IRS sobre comunidades de CN.

Con este abordaje se aporta al conocimiento de la respuesta de comunidades herbáceas nativas a la sombra con el objetivo de contribuir a la comprensión de los efectos de sistemas silvopastoriles (SSP) para las condiciones de Uruguay. A continuación, se resumen y discuten los principales resultados.

#### **4.3. EFECTO DE LA SOMBRA SOBRE LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE SOTOBOSQUE**

El análisis del primer estudio (capítulo 2) permitió cuantificar la influencia del dosel arbóreo sobre la radiación fotosintéticamente activa transmitida (RFAT) a la comunidad de sotobosque, así como también en el área de su influencia y sus diferencias respecto al CN aledaño. Se buscó explicar la relación entre la disponibilidad de RFAT, la CV (%), los metabolismos fotosintéticos y su relación ( $C_4/C_3$ ) bajo de tres especies arbóreas (*P. taeda*, *E. grandis* y *E. globulus*) de 12 años de edad en callejones y CN.

Teniendo como base la información precedente, fue necesario responder cómo niveles crecientes de IRS impactan en la estructura y funcionalidad del CN a través del tiempo, detectando umbrales lumínicos donde se den cambios en los TFP y el efecto sobre la producción y distribución estacional de biomasa de un CN (capítulo 3).

Las interacciones entre plantas generan respuestas que son positivas o negativas sobre la presencia, el área cubierta, la estructura funcional y la productividad de especies herbáceas, particularmente si el efecto es provocado por árboles. En estas situaciones, los procesos de competencia pueden operar a una escala espacial de metros sobre las comunidades vegetales creciendo en estas condiciones (Silveira et al., 2018, Fernández et al., 2014, Jose et al., 2009, Montero et al., 2008, McPherson, 1997, Ong et al., 1996).

En este sentido, en el primer trabajo (capítulo 2) se presentó la caracterización de los ambientes lumínicos generados por las especies forestales en el área de plantación y sus interferencias sobre las áreas entre rodales. Los resultados muestran que *P. taeda* y *E. grandis*, aunque son especies con características biofísicas diferentes, generan un ambiente lumínico similar para el desarrollo de la vegetación herbácea. En cambio, *E. globulus* mostró un ambiente más iluminado, lo cual genera mejores condiciones para el crecimiento vegetal y permite el desarrollo de comunidades herbáceas que la asemejan a CN de zonas aledañas. Este ambiente lumínico más favorable podría deberse a las características estructurales de *E. globulus* con consecuencias sobre la CV y, posiblemente, sobre su productividad primaria (Silveira et al., 2019, Hernández et al., 2009, Chen et al., 1997).

También se determinó que, independientemente de las distancias entre rodales, *P. taeda* y *E. grandis* presentaron valores similares de RFAT a las comunidades herbáceas y se diferenciaron de las registradas en los callejones de *E. globulus*. La convivencia de áreas forestadas y contiguas no forestadas genera un gradiente de interferencia sobre la RFA determinando ambientes más restrictivos para el crecimiento herbáceo en *P. taeda* y *E. grandis*; en cambio, en *E. globulus* permitió el desarrollo de una vegetación muy similar al CN.

Al relacionar los ambientes lumínicos a la CV del sotobosque se generó un modelo de respuesta logarítmica donde la CV se incrementó a tasas

decrecientes con el aumento de la disponibilidad de RFA. Este es un aporte novedoso generado por este trabajo dada la falta de información nacional que caracterice los ambientes lumínicos vinculados al valor de CV en activo crecimiento. Los ambientes más restrictivos en RFA (*P. taeda* y *E. grandis*) presentaron los menores valores de CV, lo que indica que la disponibilidad de luz es uno de los factores que podría determinar la cobertura de especies herbáceas. La implicancia de la reducción de la CV asociadas a cambios en el ambiente lumínico repercute en el valor pastoral de las comunidades herbáceas que presentan una aptitud pastoril menor al empobrecerse el ambiente lumínico (Silveira et al., 2019).

Considerando el ambiente lumínico bajo los rodales, se constató una respuesta lineal y positiva entre la RFAT y la CV para *P. taeda* y *E. grandis* en el rango de RAFT de 40 a 240,9  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ , con una CV promedio de 6,2 %. En estas condiciones es tan alta la restricción lumínica que aumentos en la RFAT permitieron pequeños incrementos de la CV. En cambio, para *E. globulus* no se encontró una relación funcional entre la RAFT y la CV, posiblemente por una mayor heterogeneidad espacial de la RFA y una mayor transmitancia del dosel arbóreo, que determinó una RAFT de entre 445 y 873  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ ). Esto es consecuencia de la estructura del *E. globulus* dado que las densidades eran similares entre las especies.

Por otro lado, se observó un cambio en las proporciones de los grupos fotosintéticos ante cambios en la disponibilidad de RFA. Los resultados mostraron, para la CV de  $C_4$ , una relación lineal y positiva ante aumentos en la disponibilidad de RFA. Se observó una baja CV de plantas  $C_4$  en los niveles más restrictivos de iluminación, como los rodales de *P. taeda* y *E. grandis*, la cobertura de estas aumenta hasta su máxima participación en condiciones de CN. También se comprobó una reducción de la CV de GPE a niveles crecientes de IRS desde el verano del primer año, que se acentuó hacia el tercer verano (capítulo 3). Simultáneamente con la reducción de la CV de las GPE se redujo la productividad de biomasa estival en un 51,6 % del primer al

tercer año (capítulo 3), lo que indica la importancia de este TFP en esta estación.

En el capítulo 2 se muestra que la CV de especies con metabolismo C<sub>3</sub> presenta una respuesta lineal y negativa a valores crecientes de RFA, desde 240,9  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$  bajo rodales y hasta condiciones de CN a PS (1507,7  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ ). Estos resultados coinciden con los presentados en el capítulo 3: aumenta la cobertura de las gramíneas perennes invernales (GPI) C<sub>3</sub> al incrementarse los niveles de IRS, variando de 0,4 % a PS a 7,9 % en 80 % de IRS. Con el paso del tiempo, esta tendencia se acentuó y en el tercer año se incrementaron las diferencias en la CV de GPI entre PS (5,3 %) y 80 % de IRS (20 %). Esto en parte explica lo expuesto en el capítulo 2, donde se observó una dominancia de especies C<sub>3</sub> en rodales de 12 años; así, el efecto combinado de la IRS y la duración de dicha interferencia podrían ser los factores principales en determinar los cambios en la CV de especies C<sub>4</sub> y C<sub>3</sub>. En consecuencia, la relación C<sub>4</sub>/C<sub>3</sub> aumentó desde mínimos valores bajo los rodales hasta los máximos observados en CN a PS.

Bajo los rodales la CV de las C<sub>4</sub> no se encontró asociación con la RFAT, con escasa presencia de este grupo fotosintético en niveles altos de IRS, acentuado por el efecto de la duración de la interferencia (capítulo 2). La CV de especies C<sub>3</sub> bajo rodales de *P. taeda* y *E. grandis* presentaron respuestas lineales y positivas con la RFAT, entre 40  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$  y 200  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ , en tanto en rodales de *E. globulus* no se observó ninguna relación entre la RFA y la CV de especies C<sub>3</sub>. Esto podría ser debido a la mayor heterogeneidad de ambientes bajo el rodal, sumado a mayores niveles de RFAT (445 a 873  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ ), consecuencia de su estructura, como fuera explicado anteriormente. Este mayor desarrollo de la vegetación bajo *E. globulus* la presentan como una especie promisoría a ser considerada en los SSP. Estos resultados son coincidentes con los mostrados en el capítulo 3, donde se mostró el incremento de la CV de GPI en el período estival con el aumento de IRS, variando de 5,3 % en PS al 20 % en 80 % de IRS. En la figura 1 (información no publicada) se observa que valores de RFAT en el

rango de 400 a 900  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$  corresponderían a IRS de entre 65 % y 50 %, respectivamente, coincidiendo los promedios de CV de  $C_3$  para esos rangos de RFAT entre los dos estudios (16,1 %, capítulo 2, y 13,5 %, capítulo 3) y también dichos rangos de RFAT con los niveles de saturación de luz para  $C_3$  mencionado por Nobel (2009) y Larcher (2003). Por otro lado, la eficiencia de la absorción de la RFA (EARFA) se mantiene constante en el entorno del 60 % a partir de IRS 50 %.

En el verano del primer año (capítulo 3), la CV de GPE fue de 92,5 % y para GPI de 0,4 % a PS, mientras que en 80 % de IRS la CV de ambos TFP presentó una relación  $C_4/C_3$  de 11,1; esta relación se redujo a 3,6 en el tercer verano, producto del tiempo de aplicación de los niveles de IRS. Esto implicó una contribución al conocimiento sobre la dinámica de cambio en la relación  $C_4/C_3$  en función del tiempo de acción de la interferencia lumínica sobre la vegetación de CN.

Los cambios en cobertura de los TFP a través de los niveles de IRS y estaciones mostraron una clara agrupación de GPE a otoño y verano, lo que confirma la importancia de este grupo en ambas estaciones, sin modificarse con el tiempo de aplicadas las restricciones lumínicas. Las GPE al tercer año continúan como el grupo más importante en CV, siendo determinante en la producción de biomasa, independiente del aumento de la CV de GPI.

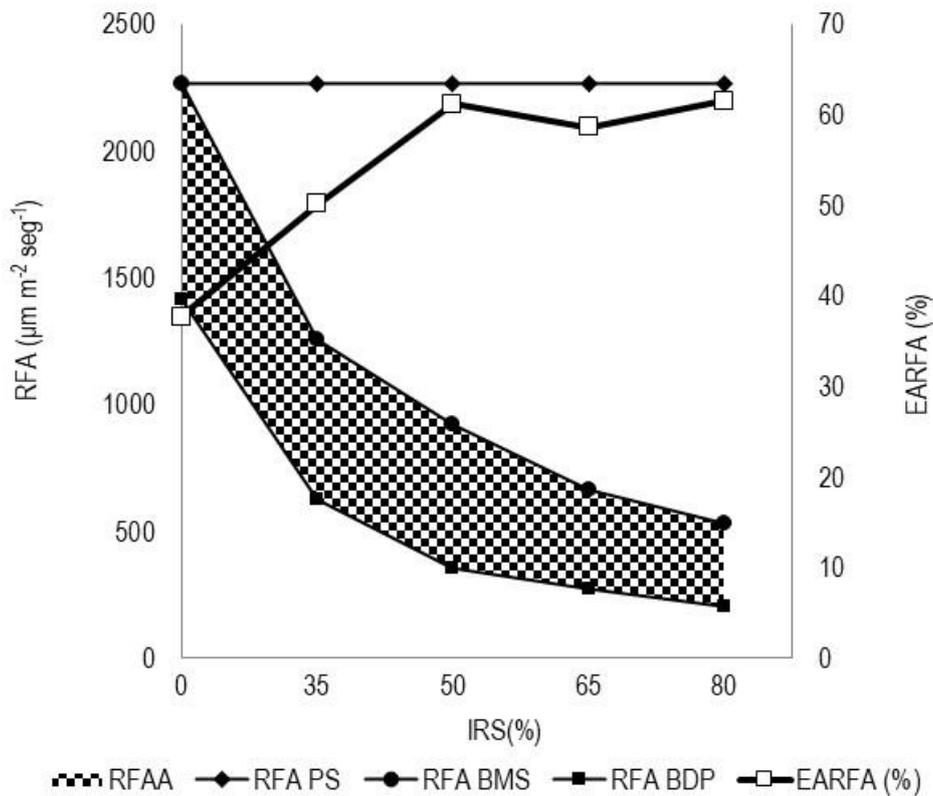


Figura 1. Radiación fotosintéticamente activa a pleno sol (RFA PS), absorbida (RFAA), bajo malla sombra (RFA BMS), sobre el suelo RFA BDP) y eficiencia de absorción de la radiación (EARFA) según nivel de intercepción de la radiación solar (IRS) en el período estival (datos no publicados).

En invierno se observó un reordenamiento a través del tiempo de los TFP asociados a los IRS: a todos los niveles de IRS se asociaron GPI y HM en el primer año, en tanto que a PS se mantuvo una asociación más cercana a HM. En el segundo año, los niveles más altos de IRS (80 % y 65 %) se agruparon a GPI y, en menor medida, a GAI; en cambio, los menores niveles de IRS se presentaron asociados a Cyp + Jun + Lil y, finalmente, a PS se asoció a HM, lo que indica la adaptación de este TFP a condiciones de PS. En el tercer invierno, todos los niveles de IRS se asociaron a GPI, en tanto que a PS se situó en una posición intermedia entre GPI y HM. Las GPI aumentan el área ocupada con el paso del tiempo y a medida que incrementa los niveles de IRS, siendo uno de los factores que podría contribuir al aumento

de la producción de biomasa en esta estación. Las HM tienen su participación más importante en el primer año en los menores niveles de IRS y su cobertura se reduce con el tiempo, producto de una menor habilidad competitiva al no presentar estrategias de escape, manteniéndose asociadas a PS.

En primavera del primer año se asociaron al mayor nivel de IRS las Cyp + Jun + Lil y a GAI. En la segunda primavera, los mayores niveles de IRS se asociaron a GPI, en tanto que los menores niveles de IRS y a PS se asociaron a GPE, lo cual podría deberse a un déficit hídrico primaveral. En cambio, en la primavera del tercer año, los mayores niveles (80 % y 65 %) de IRS se asociaron a GPI y GAI, mientras que los menores niveles y PS no mostraron una asociación con los TFP. Desde el primer año se dio un incremento de GAI con el aumento de los niveles de IRS; en cambio, a PS y a menores niveles de IRS se observa un equilibrio en la CV de los TFP. Esas comunidades herbáceas con menor participación de GAI serían más equilibradas, con producciones primaverales más estables en el largo plazo. En cambio, a niveles de IRS más altos, incrementan las GAI y se resta estabilidad productiva.

Este estudio permitió conocer la trayectoria temporal de los TFP y cambios en la comunidad herbácea, con consecuencias en la distribución estacional de la producción y calidad de la biomasa. Por otro lado, el aumento de la participación de GAI disminuiría la relación perenne/anuales, lo que generaría un incremento del disturbio en comunidades netamente perennes como el CN con una reducción en la estabilidad del tapiz por un aumento de espacios libres (suelo descubierto) desde finales de primavera y hasta mediados de otoño que podrían ser nichos para el aumento de especies de menor valor bromatológico o el ingreso de especies foráneas no deseadas, lo cual coincide con lo mencionado por Rosengurtt (1943).

#### **4.4. EFECTO DEL NIVEL DE SOMBRA SOBRE LA PRODUCCIÓN ESTACIONAL Y ANUAL DE BIOMASA**

La producción de biomasa está condicionada por la cantidad y calidad de luz que llega a la comunidad herbácea: bajo especies con una alta

intercepción de luz se compromete el desarrollo de una comunidad herbácea (capítulo 2). La luz es el único factor donde la competencia ocurre sin interacción recíproca, es decir, la comunidad herbácea de sotobosque dispone de la luz que deja pasar la copa de los árboles con efectos sobre la CV, la TFP, las especies C<sub>4</sub>, C<sub>3</sub> y sus relaciones, como fue mencionado (capítulo 2 y 3) sumándose también efectos sobre la producción de biomasa anual y su distribución estacional (capítulo 3).

Este estudio contribuye a comprender los efectos de la reducción de la intensidad de la RFA sobre la producción y distribución estacional de la biomasa de un CN, independiente de las interacciones bióticas generadas por la presencia de los árboles.

En el capítulo 3 se estudió la respuesta al incremento de los niveles de IRS y del tiempo de aplicación de dicha restricción sobre la distribución estacional y producción anual de biomasa de un CN. El incremento del nivel de IRS para el otoño determinó un aumento de la producción, que se maximizó en el nivel más alto de intercepción, sin modificarse esas respuestas a través del tiempo. Este incremento en la producción otoñal podría ser explicado por las mejoras en las condiciones que se producen bajo sombra, lo que favorece el rebrote más temprano de las GPI y a que las GPE prolongan su ciclo de crecimiento manteniéndose por más tiempo su CV.

El incremento de la producción otoñal mostró un efecto año con aumentos del 43 % en el tercer año respecto al primero. Bajo sombra se produjeron aumentos en el contenido de humedad del suelo; menores temperaturas del aire y suelo (datos no publicados) podrían ser los factores que generarían esta respuesta del CN, lo cual coincide por lo reportado por Dodd et al. (2005).

Similar a lo ocurrido en el otoño, la producción de biomasa invernal se incrementó con los niveles de IRS sin modificarse con el transcurrir de los años. Se detectó un efecto año que determinó aumentos respecto al primer año del 60 % y del 193 % en el segundo y tercer año.

La producción de biomasa invernal se asocia a los aumentos de la CV de GPI y GAI. El incremento de la CV logrado por las GPI es un aspecto relevante, ya que proporciona una mayor estabilidad productiva del CN bajo sombra, sumado a que desde el primer invierno aumentan su CV. Por otro lado, se produjo un aumento continuo de la CV de GAI que pasó, en promedio, de 0,6% a 27,4 % en 65 % de IRS en el tercer año, lo que indica que dicha situación podría conducir a disturbios del tapiz del CN que interfiera con su productividad en el largo plazo.

En nuestras condiciones y para las respuestas promedio anuales, a partir de IRS de 35 % aumenta la producción de biomasa, por encima del CN a PS y no fue diferente a niveles crecientes de IRS.

En la primavera la productividad del CN presentó un efecto año con descenso de la producción promedio con los años, que llegó a un 50 % de la producción en el tercer año respecto al año inicial, consecuencia de marcadas diferencias en el régimen de precipitaciones.

La producción de biomasa en primavera se diferenció entre el CN a PS y los niveles de IRS, sin diferencias entre estos. Esto se asocia a una reducción de la CV de las GPE (principalmente en los niveles altos de IRS (65 % y 80 %), lo cual fue consecuencia de la competencia por espacio con las GPI y GAI), a un retardo en los rebrotes primaverales y a un cambio en los tipos vegetativos, disminuyendo las especies estoloníferas y rizomatosas con aumento de las cespitosas (datos no publicados). Estos resultados sugieren una estabilización de la producción de biomasa bajo sombra sin detectarse diferencias entre los niveles de IRS, consecuencia del cambio observado en los TFP, principalmente una prolongación del ciclo de las GPI hasta inicios de verano, lo que genera una mayor competencia a las GPE, cuyo CV baja con los mayores niveles de IRS. Este comportamiento de la comunidad herbácea proporciona nueva información acerca de cómo la sombra puede extender las condiciones de crecimiento de las GPI, con la consecuencia previsible sobre la pérdida del potencial de producción de biomasa. Por otro lado, podría verse

favorecida la calidad del forraje con implicancias positivas sobre el consumo y ganancia de peso animal asociada.

En la producción de biomasa estival se detectó una interacción significativa entre los niveles de IRS y los años evaluados. La producción estival de biomasa de CN a PS no fue diferente entre años, en tanto que el primer año se dio una respuesta creciente con los niveles de IRS que fue atenuándose hasta el tercer año, cuando no se detectaron diferencias entre tratamientos, asemejándose a la productividad del CN a PS.

En el primer verano se observó un incremento de la producción de biomasa, producto de una primavera lluviosa que determinó una vegetación con un alto potencial de producción, sumado al efecto de la sombra que permitiría conservar agua en el suelo y mantener temperaturas menos extremas (datos no publicados). Este comportamiento de la producción no se mantuvo en los siguientes veranos y se observó una caída de la producción promedio de biomasa a medida que pasaron los años (58,3 %), pero el mayor descenso fue observado en el nivel más alto de IRS (70,7 %). La reducción de la productividad en los tratamientos con IRS mayor a 50 % fue provocado por el descenso de la CV de GPE como consecuencia de su menor habilidad competitiva en ambientes de sombra (Sage y McKown, 2006). Ese descenso de la producción no se logró revertir con el crecimiento de la CV de GPI en los tratamientos bajo sombra.

En síntesis, la producción de biomasa disminuyó como consecuencia del tiempo en que la sombra permaneció interfiriendo sobre la comunidad de CN, información novedosa para nuestras condiciones.

La producción anual de biomasa mostró una disminución gradual a través de los años, significando una pérdida en la productividad de 14 % (1089,6 kg ha<sup>-1</sup>) entre el primer y el tercer año. Este resultado es una consecuencia de la disminución de la CV de GPE observada en todas las estaciones y para todos los niveles de IRS, pero particularmente en primavera y verano (capítulo 3), donde este TFP explica la producción del CN. Sumado a esto se produjo un cambio en los tipos vegetativos de las GPE, con una

reducción de la CV de especies estoloníferas y rizomatosas (datos no publicados) y un aumento de las cespitosas, que no logran compensar las pérdidas. También se observó un incremento de la CV de GPI y GAI, principalmente en otoño e invierno (capítulo 3), que determinaron un aumento de la producción en esas estaciones con los años, pero que no lograron compensar las pérdidas primavera-estivales.

Por otro lado, la producción anual de CN a PS no presentó reducción a través de los años, consistente con la estabilidad de la CV de las GPE.

La respuesta al incremento de los niveles de IRS y, en promedio, de los tres años de evaluación fue creciente en la productividad respecto al PS. Esta respuesta está explicada por el aumento de la producción en los dos primeros años de estudio que supera la reducción experimentada en la primavera y el verano del tercer año a medida que se incrementaban los IRS. Asimismo las mejores condiciones ambientales potenciaron la producción de biomasa estival de los dos primeros años bajo sombra acorde con una mayor conservación del agua en el suelo y temperaturas más amenas que a PS.

Sería necesario un período mayor de evaluación para constatar la tendencia decreciente de la productividad estival, asociada a los cambios en la composición florística que conducirían a la caída de la producción de biomasa del CN ante aumentos en los niveles de IRS.

#### **4.5. IMPLICANCIAS DEL TRABAJO**

El presente estudio ha detallado aspectos positivos y negativos de la sombra sobre la cobertura vegetal, la composición botánica, la proporción de los metabolismos fotosintéticos y la producción de biomasa.

El efecto de sombra modificó la entrega estacional de forraje, lo que suavizó la curva de producción de biomasa. Si los incrementos de producción otoño-invernal se dan a partir de especies invernales perennes, eso representaría una mejora de la oferta forrajera para el ganado en esa estación, sin desestabilizar la estructura perenne del campo natural. Los cambios observados hacia un incremento de la cobertura vegetal de especies C<sub>3</sub> finas

y tiernas se relacionan con una mejora en la calidad del forraje ofrecido a los animales.

Dentro de los aspectos negativos podemos citar que la sombra redujo la competitividad de las gramíneas C<sub>4</sub>, las cuales redujeron su cobertura, con consecuencias sobre la producción primavera-estival en el tercer año de evaluación. También el aumento de la cobertura de especies anuales invernales en los mayores niveles de sombra representa una amenaza a la estabilidad del campo natural y a su capacidad de resistencia a la invasión, lo que la hace más susceptible al ingreso de especies foráneas.

En resumen, a partir de este trabajo demostramos la capacidad de respuesta y/o adaptación del campo natural a modificaciones del ambiente lumínico, lo que resulta en un importante aporte en un contexto de búsqueda de sistemas de producción más amigables con el medio ambiente frente al cambio climático.

Nuestros resultados también aportan información para la presupuestación forrajera y estimación de la capacidad de carga en ambientes con sombra.

#### **4.6. PERSPECTIVAS A FUTURO**

El presente trabajo muestra la importancia del tema y expone interrogantes a ser respondidas en futuros estudios que aborden de forma integral los factores que intervienen y modifican la respuesta de las comunidades de campo natural frente a la sombra.

¿Cómo afecta la sombra las características bromatológicas de las especies nativas C<sub>4</sub> y C<sub>3</sub>?

¿Cómo afecta la sombra la partición de la materia seca en un entorno donde se modifica la dinámica del agua?

¿Cuál es el nivel de sombra que permite mantener la composición botánica similar a la del campo natural a pleno sol maximizando sus efectos positivos?

#### **4.7. CONCLUSIONES**

La relación  $C_4/C_3$  se modifica con el ambiente lumínico: se incrementa a medida que aumenta la radiación fotosintéticamente activa incidente.

La sombra modifica la composición botánica, lo que incrementa la cobertura de GPI y GAI y reduce GPE.

El nivel de sombra modifica la distribución estacional de forraje, lo que suaviza la curva de producción anual.

El incremento de los niveles de sombra determina la sustitución de especies perennes por anuales, lo que fragiliza la estabilidad del campo natural.

#### 4.8. BIBLIOGRAFÍA

- Allen VG, Batello C, Berretta EJ, Hodgson J, Kothmann M, Li X, Mclvor J, Milne, J, Morris C, Peeters A, Sanderson, M. 2011. An international terminology for grazing lands and grazing animals. *Grass and Forage Science*. 66: 2-28. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2010.00780.x>
- Andrade, H., Ibrahim, M. 2001. Tree-pasture interaction in silvopastoral systems: effect of trees on light transmission and forage productivity. *International Symposium on Silvopastoral Systems. 2<sup>nd</sup> Congress on Agroforestry and Livestock Production in Latin America. Costa Rica*. 170 p.
- Andrade, B.O., Marchesi, E., Burkart, S., Setubal, R.B., Lezama, F., Perelman, S., Schneider, A.A.; Trevisan, R., Overbeck, G.E., Boldrini, I.I. 2018. Vascular plant species richness and distribution in the Río de la Plata grasslands. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 188: 250-256. [doi.org/10.1093/botlinnean/boy063](https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy063)
- Azcón-Bieto, J., Fleco, I., Aranda, X., Gómez-Casanovas, N. 2008. Fotosíntesis, factores ambientales y cambio climático. In: Azcón-Bieto, J.; Talón, M. eds. *Fundamentos de fisiología vegetal*. 2.<sup>a</sup> ed. Madrid, McGraw-Hill. pp. 247-263.
- Baeza, S. 2016. *Uso/Cobertura del suelo en Uruguay y los Pastizales del Río de la Plata: caracterización, análisis de sus cambios a lo largo del tiempo e impactos sobre el funcionamiento ecosistémico*. Tesis de doctorado. PEDECIBA. Montevideo, Uruguay. 250 p.
- Barro, R.S., 2011. *Resposta morfofisiológica e produtiva de genótipos forrageiros nativos em diferentes condições de luminosidade*. Tesis Dr. en Zootecnia. Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 178 p.
- Beaudet, M., Harvey, B.D., Messier, C., Coates, K.D., Poulin, J., Kneeshaw, D.D., Brais, S., Bergeron, Y. 2011. *Managing understory light conditions*

in boreal mixed woods through variation in the intensity and spatial pattern of harvest: a modelling approach. *Forest Ecology and Management*, 261, 84-94. doi:10.1016/j.foreco.2010.09.033

Berreta, E. J., Risso, D. F., Montossi, F., Pigurina, G. 2000. Problems of animal production related to pastures in South America: Uruguay. In: Lemaire, G., Hodgson, J., de Moraes, A., Nabinger, C., Carvalho, P. (Eds.). *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*. Cambridge, United Kingdom: University Press. p. 377-394.

Boggiano, P. 2003. Manejo y Conservación de la Diversidad Biológica. En: Subcomponente manejo integrado de pradera: Proyecto Combinado GEF/IBRD Manejo integrado de Ecosistemas y Recursos Naturales en Uruguay. Montevideo, s. e. 71 p.

Burner, D.M., Ashworth, A.J., Laughlin, K.F., Boyer, M.E. 2018. Using SketchUp to Simulate Tree Row Azimuth Effects on Alley Shading. *Agronomy Journal* 110(1), 425-430. <https://doi.org/10.2134/agronj2017.04.0224>

Carrilho, P.H.M., Alonso, J., Santos, L.D.T., Sampaio, R.A. 2012. Comportamiento vegetativo y reproductivo de *Brachiaria decumbens* vc. *Basilisk* bajo diferentes niveles de sombra. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola*, 46 (1), 85-90.

Chen, J.M.P., Blanken T.A., Black M., Guilbeault, M., Chen S. 1997. Radiation regime and canopy architecture of a boreal aspen forest. *Agricultural and Forest Meteorology*. 86:107-125. [https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(96\)02402-1](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(96)02402-1)

Colabelli, M.R., Agnusdei, M.G., Durand, J.L. 2011. Grupos funcionales de plantas, producción de forraje y eficiencia de uso de radiación de pastizales naturales en condiciones potenciales y limitadas de agua y nitrógeno. *Revista RIA-INTA Vol. 37, (1):62-74*.

- Coomes, D.A., Grubb, P.J. 2000. Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs*. 70: 171–207. <https://doi.org/10.2307/2657174>
- Crestani, S. 2015. Respostas morfogênicas e dinâmica da população de perfilhos e touceiras em *Brachiaria brizantha* cv Piatã submetida a regimes de sombra em área de integração lavoura-pecuária - floresta. Tesis de doctorado, Universidad de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Cruz, P., Sierra, J., Wilson, J.R., Dulormne, M., Tournebize, R. 1999. Effects of shade on the growth and mineral nutrition of tropical grasses in silvopastoral systems. *Annals of Arid Zone* 38(3-4), 335-361.
- Dixon, A.P., Faber-Langendoen, D., Josse, C., Morrison, J., Loucks, C.J. 2014. Distribution mapping of world grassland types. *Journal of Biogeography*, 41(11): 2003-2019. [doi.org/10.1111/jbi.12381](https://doi.org/10.1111/jbi.12381)
- Dodd, M.B., McGowan, A.W., Power, I.L., Thorrold, B.S. 2005. Effects of variation in shade level, shade duration and light quality on perennial pastures. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 48(4):531-543. <http://doi.org/10.1080/00288233.2005.9513686>
- Feldhake, C. M., Neel, J. P. S., Belesky, D. P., 2010. Establishment and production from thinned mature deciduous-forest silvopastures in Appalachia. *Agroforestry Systems*, 79, 31–37. <https://doi.org/10.1007/s10457-010-9289-8>
- Fernández, G.; Texeira, M., Altesor, A. 2014. The small scale spatial pattern of C3 and C4 grasses depends on shrub distribution. *Austral Ecology* 39: 532-539. doi: 10.1111/aec.12113
- Gallinal, J., Bergalli, L., Campal, E., Aragone, L., Rosengurtt, B. 1938. Estudios sobre praderas naturales del Uruguay: primera contribución. Montevideo, Imprenta Germano Uruguaya. 208 p.
- Gossner, M.M., Lewinsohn, T.M., Kahl, T., Grassein, F., Boch, S., Prati, D., Birkhofer, K., Renner, S.C., Sikorski, J., Wubet, T., Arndt, H.,

Baumgartner, V., Blaser, S., Blüthgen, C., Buscot, F., Diekötter T, Jorge, L.R., Jung, K., Keyel, A.C., Klein, A.M., Klemmer, S., Krauss, J., Lange, M., Müller, J., Overmann, J., Pašali, E., Penone, C., Perovic, D.J., Purschke, O., Schall, P., Socher, S.A., Sonnemann, I., Tschapka, M., Tschardtke, T., Türke, M., Venter, P.C., Weiner, C.N., Werner, M., Wolters, V., Wurst, S., Westphal, C., Fischer, M., Weisser, W.W., Allan, E. 2016. Land-use intensification causes multitrophic homogenization of grassland communities. *Nature*, 540(7632): 266-269. doi.org/10.1038/nature20575.

Hernández, J., Del Pino, A., Salvo, L., Arrarte, G. 2009. Nutrient export and harvest residue decomposition patterns of a *Eucalyptus dunnii* Maiden plantation in temperate climate of Uruguay. *Forest Ecology and Management*, 258: 92-99.

Jaurena, M., Durante, M., Devincenzi, T., Savian, J.V., Quadros, F.L.F., Pizzio, R., Nabinger, C., Carvalho, P.C.F. 2021. Native Grasslands at the Core: A New Paradigm of Intensification for the Campos of Southern South America to Increase Economic and Environmental Sustainability. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 5: 1-15. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.547834>

Jaurena, M., Bentancur, O., Ayala, W., Rivas, M. 2011. Especies Indicadoras y Estructura de Pastizales Naturales en Suelos Basálticos con Carga Ovina Contrastante. *Agrociencia Uruguay*, 15 (1), 103-114. <https://doi.org/10.31285/AGRO.15.616>

Jose, S., Holzmueller, E.J., Garrett, H.E., Gillespie, A.R. 2009. Tree crop interactions in temperate agroforestry. En: Garrett, H.E. (Ed.), *North American agroforestry: an integrated science and practice*. 2<sup>nd</sup> ed. American Society for Agronomy, Madison, Wisconsin, USA. pp. 57-73. <https://doi.org/10.2134/2009.northamericanagroforestry.2ed.c4>

- Larcher, W. 2003. *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and stress physiology of functional groups*. 4<sup>th</sup> Ed. Springer, Verlag, Berlin Heidelberg, Nueva York. 513 p.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., Wardle, D.A. 2001. Ecology: Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, 294(5543): 804-808. doi.org/10.1126/science.1064088
- Ludlow, M. 1978. Light relations of pasture plants. In *Plants relations in pastures*. Ed. Wilson, J. CSIRO. pp. 35-49.
- McPherson, G.R. 1997. *Ecology and management of North American Savannas*. University of Arizona Press, Tucson, U.S.A. 208 p.
- Millot, J.C., Risso, D., Methol, R. 1987. Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. MGAP-IPA. 199 p.
- Montero, M.J., Moreno, G.; Bertomeu, M. 2008. Light distribution in scattered-trees open woodlands in Western Spain. *Agroforestry Systems* 73: 233-244. <https://doi.org/10.1007/s10457-008-9143-4>
- Neel, J. P. S., Belesky, D. P., 2015. Herbage production, nutritive value, and animal productivity within hardwood silvopasture, open and mixed pasture systems in Appalachia, United States. *Grass and Forage Science*, 72, 137-153. <https://doi.org/10.1111/gfs.12211>
- Neel, J. P. S., Feldhake, C. M., Belesky, D. P. 2008. Influence of solar radiation on the productivity and nutritive value of herbage of cool-season species of an understorey sward in a mature conifer woodland. *Grass and Forage Science*, 63, 38-47. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2007.00612.x>
- Nobel, P.S. 2009. *Physicochemical and environmental plant physiology*. Fourth Ed. Academic Press. Elsevier Inc. San Diego. 604 p.

- Ong, C. K., Black, C.R., Marshall, F.M., Corlett, J.E. 1996. Principles of resource capture and utilization of light and water. In: Ong, C.K. and Huxley, P.A. (eds.) *Tree-Crop Interactions: A Physiological Approach*. Wallingford, UK. CAB International, pp. 73-158.
- Piastrri, S. 2022. Estructura y composición del banco de semillas del suelo en campo natural y áreas forestadas. Tesis de maestría. Facultad de Agronomía. Universidad de la República, Montevideo, Uruguay. 92 p.
- Pillar, V., Boldrini, I., Lange, O. 2002. Padrões de distribuição espacial de comunidades campestres sob plantio de eucalipto. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* 37(6), 753-761. doi.org/10.1590/S0100-204X2002000600003
- Rosengurtt, B. 1943. Estudios sobre praderas naturales del Uruguay: 3.<sup>a</sup> contribución. Montevideo, Barreiro. 281 p.
- Sage, R.F., McKown, A.D. 2006. Is C<sub>4</sub> photosynthesis less phenotypically plastic than C<sub>3</sub> photosynthesis? *Journal of Experimental Botany*. 57: 303-317. https://doi.org/10.1093/jxb/erj040
- Sampsons, D.A., Lee Allen, H. 1998. Light attenuation in a 14 year old loblolly pine stand as influence by fertilization and irrigation. *Tree*, 13: 80-87. doi.org/10.1007/s004680050190
- Silveira, E.D., Cadenazzi, M., Zanoniani, R., Boggiano, P. 2019. Diferencias en cobertura y valor pastoral de la vegetación en condiciones silvopastoriles y campo natural. *Agrociencia Uruguay*, 23 (2): 1-12. https://doi.org/10.31285/AGRO.23.103
- Silveira, E.D., Cadenazzi, M., Zanoniani, R., Boggiano, P. 2018. Estructura de las comunidades herbáceas en áreas de plantaciones forestales. *Agrociencia Uruguay*, 22 (1): 1-12. https://doi.org/10.31285/AGRO.22.1.1
- Silveira, E.D. 2015. Estudio comparativo de la vegetación y cobertura del suelo bajo plantaciones forestales y campo natural. Tesis de maestría.

Facultad de Agronomía. Universidad de la República, Montevideo, Uruguay. 84 p.

Soriano, A. 1991. Rio de la Plata Grasslands. In "Ecosystems of the World: Natural Grasslands", Vol. 8A. Elsevier, Amsterdam. Van Auken y Bush 1997. pp. 367-408.

Varella, A.C., Moot, D.J., Pollock, K.M., Peri P.L., Lucas, R.J. 2011. Do light and alfalfa responses to cloth and slatted shade represent those measured under an agroforestry system? *Agroforestry Systems* 81:157-173.

Wilson, J.B., Peet, R.K., Dengler, J., Pärtel, M. 2012. Plant species richness: The world records. *Journal of Vegetation Science*, 23(4): 796-802. [doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01400.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01400.x)