

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA

CAMBIOS MORFO-FISIOLÓGICOS EN *Festuca arundinacea* Y *Dactylis glomerata*, CRECIENDO BAJO SOTOBOSQUE

por

Leandro RODRÍGUEZ FUENTES

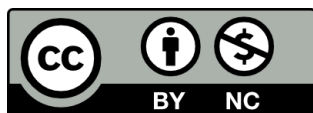
**Trabajo final de grado
presentado como uno de los
requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo**

MONTEVIDEO

URUGUAY

2025

Este Trabajo Final de Grado se distribuye bajo licencia
“Creative Commons **Reconocimiento – No Comercial**”.



Página de aprobación

Trabajo final de grado aprobado por:

Director:

Ing. Agr. (PhD) Jaime González

Codirector:

Zootec. (PhD) Jean Kássio Fedrigo

Tribunal:

Ing. For. (MSc) Franco Schinatto

Zootec. (PhD) Jean Kássio Fedrigo

Ing. Agr. (MSc) Carolina Munka

Fecha:

26/06/2025

Estudiante:

Leandro Rodríguez Fuentes

Dedico este trabajo a todos los maestros que pasaron por mi vida, por revelarme el verdadero sentido de ella. El más sincero reconocimiento, por ser un ejemplo para seguir, por sus valores, por sus legados, que mientras viva, llevaré consigo...

Agradecimientos

- Ing. Agr. MSc. Dr. Jaime González, director de tesis.
- Dr. Jean Fedrigo, co-director de tesis.
- Al personal de biblioteca por facilitar materiales y corrección de referencias.
- A todo el equipo docente de Facultad de Agronomía-Udelar.
- Al Ing. Agr. Claudio Hernández e Ing. Agr. Fabián del Giorgio, por acompañarme en la recolección de datos a campo.
- A la familia por su gran apoyo.
- Lumin S.A. por facilitar el predio para este trabajo.
- Al tribunal por sus aportes.

Tabla de Contenido

Página de aprobación	3
Agradecimientos	5
Lista de ecuaciones, tablas, figuras	9
Resumen	11
Abstract	12
1 INTRODUCCIÓN	13
1.1 SITUACION ACTUAL DE LOS SISTEMAS SILVOPASTORILES EN URUGUAY.....	13
1.2 OBJETIVOS DE LA INVESTIGACIÓN	15
1.3 HIPOTESIS DE TRABAJO	15
2 REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	16
2.1 COMPONENTES DE UN SISTEMA SILVOPASTORIL.....	16
2.2 INTERACCIONES EN SISTEMAS SILVOPASTORILES	17
2.3 VARIACION ESPACIAL DE LA PRODUCTIVIDAD EN UN SSP.....	20
2.4 CONSIDERACIONES PARA EL MANEJO DE PASTURAS Y ARBOLES EN UN SSP	21
2.5 FILOCRON Y DURACIÓN DE VIDA DE LA HOJA EN FORRAJERAS DE SSP	22
2.6 MICROCLIMA GENERADO POR LA PRESENCIA DE ARBOLES...	23
2.7 RENDIMIENTOS DE MATERIA SECA (MS) EN SSP	24
2.8 FISILOGIA Y MECANISMOS MORFO-FISIOLOGICOS ADOPTADAS POR PLANTAS EN CONDICIONES DE RESTRICCIÓN LUMINICA	26
2.8.1 Influencia de la sombra en la morfología, índice de área foliar y calidad de la pastura.....	26
2.8.2 Fluorescencia como herramienta para el estudio de la fisiología.....	29
2.8.2.1 Que es la Fluorescencia de la Clorofila	30

2.8.2.2 Determinación de la fluorescencia basal y variable, rendimiento cuántico.....	31
2.8.2.3 Obtención de Ft, Fm', ΔF , en condiciones de iluminación.....	32
2.8.2.4 Destinos alternativos de electrones	33
2.8.2.5 Curvas rápidas de respuesta de la ETR a la luz.....	34
2.8.2.6 Estrés, evitación y aclimatación	35
2.8.3 Relación entre parámetros de fluorescencia, estrés, protección y fotosíntesis.....	36
2.8.3.1 Fotoinhibición, fotoprotección, y fotoinactivación	36
2.8.3.2 Mecanismos de fotoprotección en situaciones de estrés	37
2.8.3.3 Ciclo de las xantofilas.....	38
2.9 INTERACCION ARBOL-RUMIANTE-SUELO	39
2.9.1 Efectos de árboles y animales sobre el suelo y sus propiedades	41
2.9.2 Efectos de los rumiantes sobre los árboles	41
2.10 MODIFICACIONES DE LOS SSP SOBRE EL SUELO	42
2.10.1 Reciclaje de nutrientes.....	42
2.10.2 Fijación de nitrógeno y fertilidad del suelo	42
2.10.3 Conservación y regulación del agua.....	42
2.10.4 Captación y secuestro de Carbono.....	43
2.10.5 Alimento para el ganado	43
2.10.6 Conservación de la biodiversidad.....	43
3 DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES	45
3.1 <i>Festuca arundinacea</i>	45
3.2 <i>Dactylis glomerata</i>	46
4 MATERIALES Y MÉTODOS.....	48
4.1 CONDICIONES GENERALES DEL EXPERIMENTO	48
4.1.1 Lugar y período experimental	48

4.1.2 Descripción del sitio experimental	48
4.1.3 Condiciones climáticas y de luz en el área experimental	48
4.1.4 Establecimiento del ensayo	50
4.1.4.1 Tratamientos	50
4.1.4.2 Diseño experimental	51
4.2 METODOLOGÍA EXPERIMENTAL.....	53
4.2.1 Variables evaluadas.....	53
4.2.1.1 F_m , F_o , F_v , IK , α , ETR_{max} , F_v/F_m	53
5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	55
5.1 PARAMETROS DE AJUSTE DE CURVAS ETR VS PAR	55
5.2 DETERMINACIONES MORFOLOGÍA.....	65
5.2.1 Filocrón.....	65
5.2.2 Tasa de aparición foliar.....	66
5.2.3 Tasa de expansión foliar	67
5.2.4 Tasa de senescencia	68
5.2.5 Numero de hojas vivas/macollo	69
5.2.6 Largo medio de hoja	71
6 CONCLUSIONES	73
7 BIBLIOGRAFÍA	74

Lista de ecuaciones, tablas, figuras

Ecuación 1 Modelo final de la función.....	34
Ecuación 2 α	35
Ecuación 3 IK	35
Ecuación 4 ETR _{máx.}	35
 Tabla 1 Producción de forraje según edad y estado de un bosque de <i>P. taeda</i>	26
Tabla 2 Descripción del componente forestal al comienzo de experimento.....	52
 Figura 1 Curva de respuesta fotosintética de especies cultivadas C4 y C3 en función de la irradiancia	18
Figura 2 Flujo de fotones (PPF) a lo largo de un día despejado, de verano, bajo <i>Pinus spp.</i>	19
Figura 3 Curvas fotosintéticas en <i>Dactylis glomerata</i> , de pleno sol, con diferentes periodos de sombreadamiento.	20
Figura 4 Competencia entre los rendimientos de la fluorescencia, de la disipación por calor y de la fotosíntesis.	30
Figura 5 Medición de fluorescencia de la Chl a usando método de pulso de luz saturante.....	31
Figura 6 Deducción de los valores de atenuación fotoquímica y no fotoquímica a partir de la fluorescencia.	33
Figura 7 PAR medio por hora en sotobosque en periodo experimental. Con cubierta arbórea	49
Figura 8 PAR medio para lugar y periodo experimental. Situación en ausencia de árboles.....	49
Figura 9 Croquis del ensayo	51
Figura 10 Croquis del testigo	52
Figura 11 F_0 , según especie	55
Figura 12 F_0 , según posición	56

Figura 13 Fv/Fm, según especie	57
Figura 14 Fv/Fm, según posición	57
Figura 15 Alfa según especie.....	58
Figura 16 Alfa, según posición.....	59
Figura 17 ETRmax., según especie	60
Figura 18 ETRmax., según posición	60
Figura 19 Fluorescencia variable (Fv), según especie.....	61
Figura 20 Fluorescencia variable (Fv), según posición.....	61
Figura 21 Luz de saturación (IK), según especie	62
Figura 22 Luz de saturación (Ik), según posición	62
Figura 23 Fluorescencia máxima (Fm) según especie	63
Figura 24 Fluorescencia máxima (Fm), según posición.....	64
Figura 25 Filocrón, según especie	65
Figura 26 Filocrón, según posición	65
Figura 27 Tasa de aparición foliar (TAF), según especie	66
Figura 28 Tasa de aparición foliar (TAF), según posición	67
Figura 29 Tasa de expansión foliar (TEF), según especie.....	67
Figura 30 Tasa de expansión foliar (TEF), según posición.....	68
Figura 31 Tasa de senescencia, según especie.....	68
Figura 32 Tasa de senescencia, según posición.....	69
Figura 33 Numero de hojas vivas/macollo (NHV), según especie	69
Figura 34 Numero de hojas vivas (NHV), según posición.....	70
Figura 35 Largo medio de hoja (LMH), según especie.....	71
Figura 36 Largo medio de hoja (LMH), según posición	71

Resumen

El experimento fue realizado en un predio privado ubicado a 18,5 Km de Fraile Muerto, Dpto. de Cerro Largo, Uruguay, durante la primavera del año 2019.

Se evaluó el efecto de los árboles sobre la fisiología, morfogénesis y estructura de *Dactylis glomerata* y *Festuca arundinacea*. Las evaluaciones se realizaron en filas simples N-S con distancia entre filas de árboles de 19 m en tres posiciones perpendiculares respecto a la fila (posición I: al medio de la entrefila, posición M: intermedio entre fila de árboles y el centro de la entrefila, posición Ar: cercana a fila de árboles), más un testigo a cielo abierto (C). El componente arbóreo estaba formado por clones del híbrido *Eucaliptus grandis* x *Eucaliptus camandulesis* de 12 años. El diseño experimental utilizado es de bloques completos al azar (DBCA) con parcelas divididas y el diseño de aplicación de los tratamientos a las unidades experimentales (UE) es de 3 réplicas dentro de parcelas. El área experimental comprende un total de 0.3 ha.

En relación con las variables morfológicas evaluadas, la posición respecto a los árboles no afectó al filocron, TAF (tasa de aparición foliar) y TEF (tasa de expansión foliar), para las especies evaluadas. Sin embargo, el NHV (número de hojas vivas por macollo) fue significativamente mayor en la posición Ar respecto al control, alcanzando 4.61 y 3.44 respectivamente. A su vez se encontró diferencia significativa entre especies para NHV promedio general, siendo 3.6 en *Festuca arundinacea* y 6.2 en *Dactylis glomerata*. Para LMH (largo medio de hoja, general) se encontró diferencias estadísticas significativas entre tratamientos y control, indicando valores mayores para hojas de plantas bajo algún efecto de sombreado. Para TS (tasa de senescencia) no se encontró diferencia entre tratamientos ni entre tratamientos y control. Para la comparación entre especies se tiene 0.22 y 0.35 para *F. arundinacea* y *D. glomerata* respectivamente, siendo estadísticamente significativa la diferencia.

Del estudio de curvas de respuesta ETR vs PAR, se obtiene que; para ETR_{máx.}, Fv/Fm e IK en *F. arundinacea* y *D. glomerata* no muestran diferencias estadísticas significativas. Para α (pendiente de la curva rápida), se encuentra diferencia estadística significativa entre especies, (p-valor 0,05), indicando que *D. glomerata* tiene una mayor eficiencia cuántica que *F. arundinacea*. De la comparación entre posiciones en entrefilas no hay diferencias estadísticas significativas entre las condiciones estudiadas.

Los resultados de este trabajo confirman la existencia de cambios en morfología y fisiología para las especies estudiadas. La eficiencia cuántica debajo de árboles se ve favorecida, así como las variables estructurales NHV por macollos y LMH a consecuencia de la presencia de sombreado. El aumento de NHV por macollo, se explica por menores tasas de senescencia, y el aumento de LMH como respuesta de aclimatación a sombra.

Palabras Claves: sistema silvopastoril, *Festuca arundinacea*, *Dactylis glomerata*, fluorescencia de la clorofila, morfología

Abstract

The experiment was conducted on a private property located 18.5 km from Fraile Muerto, Cerro Largo Department, Uruguay, during the spring of 2019.

The effect of trees on the physiology, morphogenesis, and structure of *Dactylis glomerata* and *Festuca arundinacea* was evaluated. Measurements were taken in single tree rows oriented north–south, with a 19 m spacing between rows, and in three perpendicular positions relative to the tree row: position I (center of the alley), position M (intermediate between tree row and center of the alley), and position Ar (near the tree row), plus an open-field control (C). The tree component consisted of 12-year-old clones of the hybrid *Eucalyptus grandis* × *Eucalyptus camaldulensis*. The experimental design was a randomized complete block design (RCBD) with split plots and three replicates within each plot. The total experimental area covered 0.3 hectares.

Regarding the morphological variables evaluated, the position relative to the trees had no effect on phyllochron, leaf appearance rate (LAR), or leaf expansion rate (LER) for either species. However, the number of live leaves per tiller (NLL) was significantly higher in position Ar compared to the control, with values of 4.61 and 3.44, respectively. A significant difference was also found between species in overall NLL, with 3.6 for *Festuca arundinacea* and 6.2 for *Dactylis glomerata*. For mean leaf length (MLL), statistically significant differences were found between shaded treatments and the control, with longer leaves observed in shaded conditions. No significant differences were found in leaf senescence rate (SR) between treatments or between treatments and the control. When comparing species, SR was 0.22 for *F. arundinacea* and 0.35 for *D. glomerata*, a statistically significant difference.

From the analysis of ETR vs. PAR response curves, no statistically significant differences were found in ETR_{max}, F_v/F_m, or IK between *F. arundinacea* and *D. glomerata*. However, a significant difference ($p = 0.05$) was found for α (slope of the rapid rise of the curve), indicating that *D. glomerata* has greater quantum efficiency than *F. arundinacea*. No statistically significant differences were found between positions in the alley.

The results of this study confirm that the presence of trees causes changes in morphology and physiology in the studied species. Quantum efficiency under trees is enhanced, as are the structural variables NLL per tiller and MLL, as a result of shading. The increase in NLL per tiller can be explained by lower senescence rates, and the increase in MLL as a shade acclimation response.

Keywords: silvopastoral system, *Festuca arundinacea*, *Dactylis glomerata*, chlorophyll fluorescence, morphology

1 INTRODUCCIÓN

1.1 SITUACION ACTUAL DE LOS SISTEMAS SILVOPASTORILES EN URUGUAY

Desde los primeros acuerdos de definición de los sistemas agroforestales, en la primera edición de “What is agroforestry” (1982), numerosas definiciones de esta antigua forma de uso del suelo se han discutido. Sin embargo, conceptos como la integración de leñosas, forrajeras y animales en una forma conjunta de manejo con el diseño deliberado para aprovechar las interacciones entre los componentes, se han mantenido. Así, Pezo e Ibrahim (1999) declaran que los sistemas silvopastoriles propiamente dichos consisten en la integración y explotación de los recursos naturales bajo equilibrio por parte de árboles, plantas forrajeras y rumiantes, bajo un sistema de manejo integral.

Más recientemente, Sancho et al. (2021) definen un sistema silvopastoril como un conjunto de interrelaciones entre árbol, pastura y animal para lograr a partir del mismo obtener productos primarios agroforestales como madera y pecuarios como carne, lana y hasta en algunos casos leche. Nair (1985) sugiere una clasificación donde se consideran los aspectos estructurales y funcionales para agruparlos en las siguientes categorías: los sistemas silvopastoriles (árboles asociados con ganadería), los sistemas agrosilvoculturales (árboles combinados con cultivos), sistemas agropastoriles (cultivos combinados con ganadería) y sistemas agrosilvopastoriles (árboles con cultivos y ganadería).

En los países de América Latina que adoptan sistemas silvopastoriles, se constata que son capaces de mejorar la productividad por unidad de área, disminuir el riesgo económico, promover la diversificación productiva y mejorar la sustentabilidad comparados con sistemas cuyos componentes son manejados por separado. A su vez, la combinación de componentes funcionalmente distintos genera complejidad en el sistema, y solamente manteniendo su equilibrio productivo pueden generarse interacciones beneficiosas según Bonino y da Rosa (2016).

Si bien en Uruguay este sistema no ha mostrado un alto nivel de adopción, hay situaciones similares que fueron promovidas por un cambio productivo que comenzó desde antes de la década de los 80 (Tamosiunas, 2015). Luego con la entrada en vigor de la Ley Forestal 15.939, se hizo frecuente la integración de la forestación con el pastoreo en áreas de plantaciones de alta densidad para producción de pulpa o madera para aserrío

(1200 a 1600 árboles/ha⁻¹) (Fedrigo et al., 2018). Esta forma de plantaciones forestales mantiene cortafuegos y áreas no aptas para la inclusión de árboles que son dedicadas al pastoreo cuya superficie promedia entre 25-30% del total afectado a la forestación en Uruguay y se pastorea alrededor del 5% del rodeo bovino nacional, con una carga de 0,4-0,5 UG/ha (Fedrigo et al., 2018).

Los sotobosques en plantaciones para pulpa de celulosa ofrecen forraje hasta los siete años de edad de forma variada según el sitio, arreglo espacial de los árboles y otros factores. En estas plantaciones para pulpa, la distribución espacial puede ser diseñada para permitir el desarrollo de un sistema silvopastoril. Se plantan los árboles en filas simples o dobles, dejando callejones de ancho variable que permiten el desarrollo de la pastura o la siembra de forrajeras. Se pueden practicar mejoramientos en los bajos, calles internas, bordes, cortafuegos y entrefilas, con Leguminosas y Gramíneas. Todo esto, hasta el momento, tiene un nivel bajo de adopción por parte de productores, según Tamosiunas (2015)

La combinación de la producción forestal con el pastoreo de ganado ha sido promovida a nivel estatal, aunque su adopción ha sido baja. El programa ganadero MGAP-BID y la Dirección General Forestal (MGAP) han definido de interés la integración de la forestación en predios ganaderos familiares, en carácter de plan piloto según Fedrigo et al. (2018). Con esto se pretende desarrollar sistemas silvopastoriles capaces de promover la permanencia y sostenibilidad de los productores ganaderos familiares.

Actualmente en Uruguay las experiencias han sido aisladas y la ausencia de predios demostrativos que sirvan como plataforma de investigación, docencia y extensión ha sido definida como una limitante (Gallo, 2006). A su vez, la investigación sobre especies forrajeras adaptadas a condiciones de sotobosque y edafoclimáticas del país es muy escasa a nivel nacional.

Las especies forrajeras adaptadas a la sombra juegan un papel crucial en los Sistemas Silvopastoriles (SSP), donde deben coexistir con la cobertura arbórea. La radiación solar influye directamente en su crecimiento y productividad, ya que una menor disponibilidad de luz reduce la fotosíntesis, afectando la acumulación de biomasa. Sin embargo, algunas forrajeras han desarrollado adaptaciones morfológicas y fisiológicas, como hojas más delgadas y mayor eficiencia en la captación de luz. Además, el microclima modificado por los árboles, con temperaturas más moderadas y mayor

humedad, puede beneficiar la calidad nutricional y persistencia de las especies forrajeras. Estudiar estas especies en SSP es esencial para seleccionar aquellas con mayor tolerancia a la sombra, optimizando la producción ganadera y mejorando la sostenibilidad del sistema (Fedrigo et al., 2018).

1.2 OBJETIVOS DE LA INVESTIGACIÓN

Objetivo general: El objetivo del estudio es valorar el comportamiento de dos especies de gramíneas invernales perennes en su respuesta al sotobosque de un sistema silvopastoril. En especial, estudiar el cambio en la morfogénesis y el aparato fotosintético fisiológico de *Dactylis glomerata* y *Festuca arundinacea* bajo diferentes posiciones en la entrefila de árboles de *Eucalyptus* y en una situación sin la presencia del componente arbóreo.

Objetivos específicos:

- Evaluar si hay diferencias para las distintas posiciones en el sistema silvopastoril y a sol pleno en los parámetros de Fluorescencia de la Clorofila y si existe relación con la fotosíntesis.
- Evaluar si existen diferencias en la morfogénesis, para las especies involucradas, en las distintas posiciones debajo del dosel arbóreo. Se estudia la tasa de aparición foliar (TAF), tasa de expansión foliar (TEF), Filocron, tasa de senescencia (TS). Además, se agregan 2 variables estructurales, que son; número de hojas vivas por macollo (NHV) y largo medio de hoja (LMH).

1.3 HIPOTESIS DE TRABAJO

Dactylis glomerata y *Festuca arundinacea*, son especies descriptas como tolerantes a sombreado. Presentan mejor comportamiento de la parte lumínica del aparato fotosintético, mostrando menores indicadores de estrés y mayores niveles de transporte de electrones a baja radiación. A su vez, estas especies muestran compensación entre los factores de aparición y senescencia de hojas, determinando mayor proporción de hojas vivas por macollo y de mayor tamaño, aspecto que es dependiente del genotipo forrajero utilizado también.

2 REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

Este trabajo se va a dedicar exclusivamente a estudiar cambios morfo-fisiológicos de especies forrajeras invernales en un sistema silvopastoril, se realiza un enfoque hacia el estado actual del arte en este sistema, los componentes, su manejo, las interacciones, los beneficios entre otros aspectos, para contextualizar el estudio.

A medida que avanza el Siglo XXI, se profundiza la necesidad del cambio de la forma de producir. En especial en la producción ganadera a nivel latinoamericano se hace referencia a conceptos como “reconversión ganadera” (Zapata Cadavid & Silva Tapasco, 2020). Este concepto busca modificar la producción tradicional basada únicamente en pasturas con sistemas que aumenten la eficiencia de producción, la sustentabilidad y sean más amigables con el medioambiente. En esa reconversión, los sistemas silvopastoriles juegan un rol importante, brindando alimento y protección a temperaturas extremas al ganado, dando mayores beneficios al productor y diversificando los productos.

Los sistemas silvopastoriles (SSP) constituyen una forma de sistema agroforestal que integra de manera equilibrada 3 componentes; forestal, forrajero y animal. Las razones fundamentales para que existan son; diversificación de ingresos, preservación del ambiente y ecosistema y un uso racional de los suelos (Viñoles et al., 2022).

2.1 COMPONENTES DE UN SISTEMA SILVOPASTORIL

El componente arbóreo puede ser plantado y ser monoespecífico o multiespecífico, como también sobre bosques nativos, según las condiciones del clima, suelo, situación social, cultural y legal de la zona. En este sentido, Uruguay definió inicialmente trabajar con especies del género *Eucalyptus*, por la experiencia y conocimiento que se ha adquirido desde que se introdujo al país (Viñoles et al., 2022).

El componente herbáceo o forrajero de los sistemas silvopastoriles (SSP) son pasturas naturales, pasturas artificiales, o una combinación de ambas, utilizando especies de ciclo anual, bianual o perenne. Dentro de las sembradas puede incluir especies nativas o introducidas, con mejoramiento genético y con buen comportamiento productivo (Zapata Cadavid & Silva Tapasco, 2020).

El componente animal puede ser variado. A nivel nacional lo más utilizado es ganado bovino, especialmente rodeos de cría y recria y en menor grado ovinos. También existen reportes de ganado lechero en otros países. En España es clásica la dehesa con pastoreo de porcinos bajo encinas y alcornoques. En todos los casos se necesitan estos 3

componentes con un manejo racional y optimizado sobre una misma área de suelo a los efectos de explotar todos los recursos de manera equilibrada y en sinergia.

El diseño de un SSP no significa la inclusión de árboles en sistemas ganaderos, sino que se requiere una adecuada planeación y manejo. Esto incluye seleccionar especies, densidades y arreglos apropiados, según el lugar y los objetivos. Implica utilizar manejos silviculturales de regeneración, control de su forma y desarrollo. La densidad de árboles, así como la administración o manejo que se hace sobre ellos es clave para regular la sombra y la disponibilidad de recursos para la pastura (Zapata Cadavid & Silva Tapasco, 2020).

Los productos forestales obtenidos en SSP pueden tener destino de madera sólida, pulpa y energía. Pero también pueden incluir productos no maderables como producción de alimentos para el ser humano (café, guayabo, etc.), ornamentales, melíferos, o de alimento animal en los cuales el mismo follaje del árbol es consumido por el ganado, como por ejemplo Leucaena y Boton de oro, en Colombia (Zapata Cadavid & Silva Tapasco, 2020).

2.2 INTERACCIONES EN SISTEMAS SILVOPASTORILES

Comprender las interacciones que existen entre los componentes de un Sistema Silvopastoril (SSP) es necesario a los efectos de lograr el éxito en la explotación del sistema o modalidad de producción, en su totalidad.

Según Varella (2012) para que un sistema SSP sea exitoso, debe tener tres elementos en cuenta antes y durante el emprendimiento;

- Un grupo de especies forrajeras adaptadas
- Manejo de la pastura a lo largo del tiempo
- Manejo del ambiente luminoso a lo largo del tiempo

El crecimiento de una forrajera está determinado por la actividad fotosintética neta diaria acumulada, regulada por la disponibilidad de luz, agua, nutrientes y temperatura. Cuando una planta es sometida al sombreado, la tasa de crecimiento diaria potencial es restringida en función de la limitante de energía para los procesos fotosintéticos (Varella, 2012).

Las especies C4 tropicales y C3 templadas presentan respuestas fotosintéticas bien distintas ante el sombreado. Mientras la asimilación neta de CO₂ de las especies forrajeras templadas C3 no aumenta cuando la radiación supera el 50% de la radiación incidente,

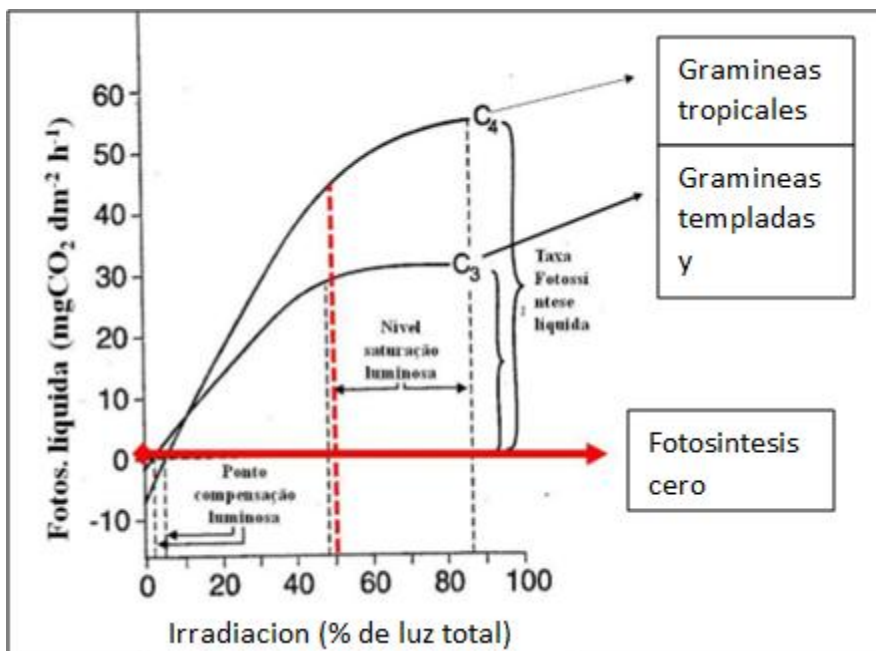
las tropicales C4 caen bruscamente cuando se las somete a sombreado (Fedrigo et al., 2018).

Las especies de ruta metabólica C4 presentan mayores tasas fotosintéticas debido a la presencia de un complejo sistema de especialización (anatomía Kranz) que mejora la asimilación de carbono (C) en situaciones de alta radiación y temperatura. Dicha característica, que tiene alto costo energético de mantenimiento, resulta en una menor plasticidad fenotípica para adaptarse a ambientes con restricción de luminosidad (Fedrigo et al., 2018). Sin embargo, algunas especies de gramíneas estivales presentan buena producción de biomasa con niveles de 40 a 60% de luz solar, siendo igual o superior a la producción bajo luz solar plena (Fedrigo et al., 2018).

El nivel máximo de actividad fotosintética de las especies templadas (obtenido por encima del 50% de la radiación disponible), es similar al alcanzado por las gramíneas tropicales cuando la radiación disponible es apenas al 30% de la radiación a pleno sol. Solamente a niveles muy bajos de luminosidad (menos del 10% de la radiación a pleno sol), la actividad fotosintética de las especies forrajeras C3 es superior a las C4 (Varella, 2012) (Figura 1).

Figura 1

Curva de respuesta fotosintética de especies cultivadas C4 y C3 en función de la irradiancia

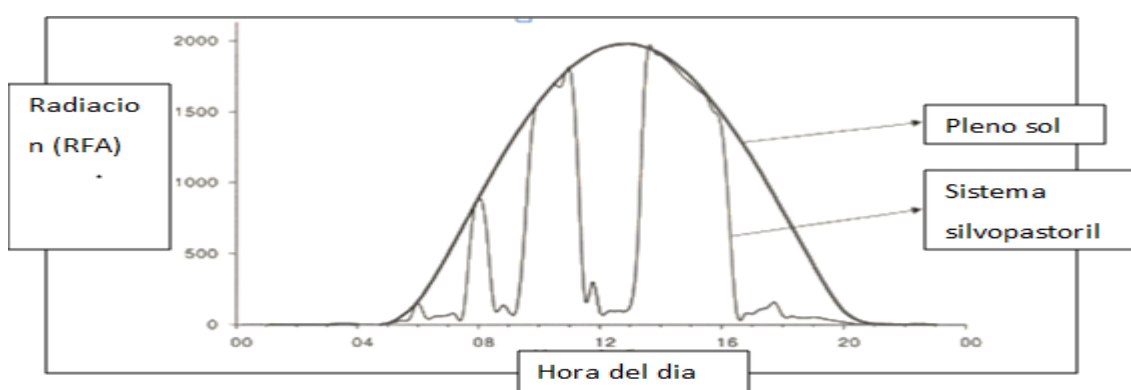


Nota. Adaptado de Varella (2012).

En un sistema agroforestal, las plantas no están expuestas en forma permanente al sombreado o a condiciones de irradiancia máxima a sol pleno en forma constante, sino que hay intermitencia a lo largo del día (Peri et al., 2003). La intermitencia lumínica hace que fluctúen las tasas fotosintéticas, según las variaciones de condiciones luz-sombra dadas a nivel de suelo en el bosque. La tasa fotosintética de una especie creciendo en el sotobosque cae drásticamente a medida que aumenta el tiempo de sombreado y especialmente para *Dactylis glomerata* (Varella, 2012) (Figura 2).

Figura 2

Flujo de fotones (PPF) a lo largo de un día despejado, de verano, bajo Pinus spp.

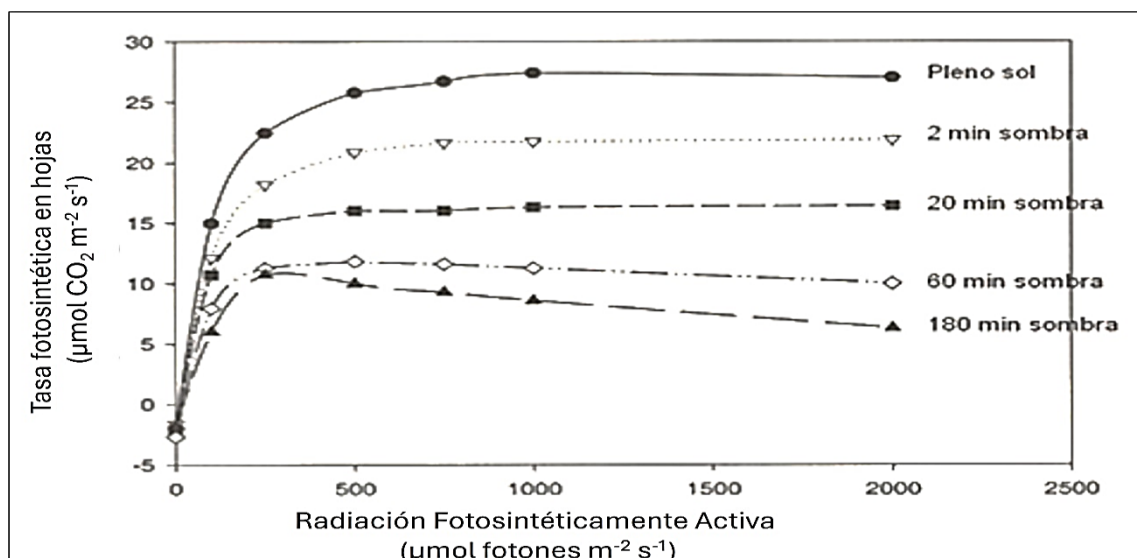


Nota. Adaptado de Varella (2012).

Plantas de *Dactylis glomerata* expuestas 20 minutos a sombra fueron suficientes para lograr una caída del 50% en la tasa fotosintética en sus hojas, con relación a las hojas a pleno sol (Varella, 2012) (Figura 2).

Figura 3

*Curvas fotosintéticas en *Dactylis glomerata*, de pleno sol, con diferentes periodos de sombreamiento.*



Nota. Adaptado de Varella (2012).

La duración de los periodos de luz-sombra bajo un dosel de copa, dependen del tamaño/edad de los árboles, forma y tamaño de las copas, densidad de plantación y las practicas silvícolas que sea hallan aplicado, según Peri et al. (2003).

Las hojas que son sometidas a sombreo, cierran gradualmente sus estomas, y disminuyen la actividad fotosintética de forma drástica, fenómeno conocido como “desactivación de la fotosíntesis” (Varella, 2012). Esto ocurre debido a una reducción de la conductancia estomática, y un incremento de las limitantes bioquímicas, según Pearcy et al. y Peri et al. como se citan en Peri et al., 2003). Con relación a esto para *D. glomerata* se encontró que, al aumentar el tiempo de sombreo, mayor es el período necesario para que las hojas retornen a la condición original fotosintética a pleno sol.

2.3 VARIACION ESPACIAL DE LA PRODUCTIVIDAD EN UN SSP

Existe una variación en la acumulación de forraje en el espacio, debido a la mayor o menor competencia entre plantas forrajeras y arboles por los recursos naturales (Varella, 2012). Esta se explica por la radiación que alcanza la pastura aunque en condiciones de agua o nutrientes limitantes la competencia por estos recursos puede ser el factor determinante (Peri et al., 2003).

El factor radiación varía de forma espacial según el espaciamiento y arreglo (filas simples, dobles, triples, etc.), plantío en curvas de nivel, características de la copa de los

árboles (densidad de hojas, arquitectura del árbol), altura de los árboles, orientación del plantío, inclinación o ángulo solar del lugar para un momento dado (Varella, 2012).

Según avances de investigación en estos sistemas para Uruguay, la radiación solar acumulada en el control (sol pleno, sin la interferencia de árboles) es mayor que en los SSP y la radiación solar acumulada en filas con orientación N-S es mayor que en filas con orientación E-O, salvo el periodo que queda comprendido entre los meses de octubre a enero donde E-O acumula mayor energía solar (Viñoles et al., 2022).

La especie elegida también se torna un factor importante a considerar, así como el arreglo espacial. A los 5 años de edad, la radiación disponible entre las filas de plantaciones comerciales con espaciamiento de 3 x 3 metros de *Eucalyptus* sp. y *Pinus elliotti* es de 10% y 60% respectivamente con relación a pleno sol (Fedrigo et al., 2018).

En otras situaciones de arreglo espacial, se encuentra una reducción de hasta un 40% en la PAR (radiación fotosintéticamente activa) en el sotobosque, según Pezzopane et al. (2015).

Partiendo del supuesto de que la transmisión de luz es cada vez menor con el avance de la edad de los árboles, y que los árboles se distribuyen homogéneamente en la superficie, solamente con la utilización de densidades menores es posible lograr el adecuado aporte lumínico al sotobosque (Fedrigo et al., 2018)

De acuerdo con experiencias regionales, el arreglo más efectivo para la entrada de luz es por medio de callejones, donde los árboles se plantan en filas (simples o triples) con un amplio espacio entre ellas (14 a 28 metros) según Varella et al. (2016, como se cita en Fedrigo et al., 2018). Este arreglo básico también se puede ajustar de acuerdo con el uso comercial de la madera (Fedrigo et al., 2018).

2.4 CONSIDERACIONES PARA EL MANEJO DE PASTURAS Y ARBOLES EN UN SSP

Las forrajeras creciendo que crecen bajo un dosel arbóreo, presentan menores niveles de reserva respecto de las que crecen a pleno sol (Varella, 2012). De esta manera, se debe considerar esta condición a la hora de pastorear, tratando de dejar una mayor área foliar remanente a los efectos de no comprometer la capacidad de rebrote (menor intensidad de pastoreo), y reduciendo la frecuencia de pastoreo.

Es necesario mantener los niveles de iluminación entre un 40-60% de la capacidad máxima, para mantener un equilibrio productivo pastura-arboles, niveles inferiores

tienden a favorecer el componente arbóreo, afectando la oferta de forraje o comprometiendo la persistencia de la pastura (Varella, 2012). Este nivel de iluminación se debe mantener haciendo tratamientos silvícolas al componente arbóreo, que pueden ser podas o raleos. En relación con eso, según estudios, la mayor densidad de masa foliar en la pastura ocurre en sombreado moderado. En sombreado por encima de 50% resulta en una reducción de la masa foliar (Pereira et al., 2018).

La fecha de siembra se constituye en un factor de manejo a considerar para afectar la producción y calidad forrajera de algunas gramíneas, así como la relación tallo/hoja. La fecha de siembra temprana para *D. glomerata* (en la primavera) en comparación con tardía (en el verano) debajo del dosel de *Quercus ssp*, obtuvieron diferencias en el peso (expresado en Kg de MS) y número de tallos. En siembras tempranas se encontró un mayor número de tallos con bajo peso. Por el contrario, en siembras tardías se encontró menor número de tallos, pero de mayor peso. También se encontró como constante que, independientemente de que la siembra se realizara en distintos sitios (al aire libre, bajo los árboles, y al borde de los árboles), siempre el peso de los tallos fue menor para siembras tempranas que para tardías (Bonino & da Rosa, 2016).

2.5 FILOCRON Y DURACIÓN DE VIDA DE LA HOJA EN FORRAJERAS DE SSP

En sistemas silvopastoriles (SSP), las condiciones de sombra generadas por los árboles modifican el ambiente lumínico y térmico, lo cual afecta significativamente parámetros fisiológicos como el filocrón y la duración de vida foliar en especies forrajeras. El filocrón, definido como el intervalo térmico entre la aparición de hojas sucesivas, tiende a incrementarse bajo condiciones de menor radiación, lo que implica un ritmo más lento de desarrollo foliar. Baldissera et al. (2014) observaron que en gramíneas C4 como *Brachiaria brizantha* y *Panicum maximum*, cultivadas bajo sombra, el filocron fue mayor en comparación con condiciones a pleno sol. A su vez, la duración de vida de la hoja también se ve influenciada: las hojas tienden a permanecer funcionales por más tiempo en ambientes sombreados, lo que puede modificar la dinámica del pastoreo y la calidad del forraje. Gobbi et al. (2010) reportaron un aumento en la longevidad foliar en *Brachiaria* sometida a distintos niveles de sombreado, mientras que Paciullo et al. (2011) destacaron que esta mayor duración se acompaña de una reducción en la tasa de aparición de nuevas hojas. Estas respuestas adaptativas son clave para entender y optimizar el manejo de forrajeras en sistemas silvopastoriles

2.6 MICROCLIMA GENERADO POR LA PRESENCIA DE ARBOLES

La presencia de árboles en los sistemas silvopastoriles modifica significativamente las condiciones microclimáticas del entorno, generando diferencias sustanciales respecto a áreas a cielo abierto. Estos cambios incluyen una reducción de la radiación solar directa, menor velocidad del viento, modificaciones en la temperatura del aire y del suelo, y un aumento en la humedad relativa y del suelo en ciertas condiciones (Kirchner et al., 2010; Lin et al., 2001). En particular, se ha observado que los árboles afectan la relación rojo/rojo lejano de la radiación incidente, lo cual impacta en la fisiología de las plantas herbáceas que crecen bajo su dosel. De esta manera, se establece un ambiente microclimático distintivo que influye en el crecimiento, productividad y estrés hídrico de las pasturas.

Uno de los efectos más destacados del dosel arbóreo es la reducción de la velocidad del viento, que puede disminuir hasta en un 47–58 % en comparación con parcelas sin árboles, dependiendo del espaciamiento y la especie forestal utilizada (Kirchner et al., 2010; Pezzopane et al., 2015). Esta reducción contribuye a una menor tasa de evapotranspiración, mitigando el estrés hídrico durante los períodos secos. Gutiérrez et al. (1996, como se cita en Bonino & da Rosa, 2016) reportan que las barreras vivas pueden reducir hasta un 20 % la evapotranspiración del suelo y la vegetación, y que el área de influencia de dicha protección puede extenderse hasta 30 veces la altura del dosel. Además, en estudios realizados en Brasil, se comprobó que los puntos cercanos a las filas de árboles registran menor temperatura máxima del aire en las horas de mayor calor (Baliscei et al., 2013, como se cita en Pezzopane et al., 2015).

La interacción entre árboles y pasturas también afecta el balance hídrico del suelo. Aunque en algunos casos se observa un incremento en la humedad del suelo —como en parcelas de *Pinus taeda* con espaciamientos de 15×3 m y 9×3 m, que mostraron aumentos del 5,7 % y 4,1 % respectivamente (Kirchner et al., 2010)—, existen también evidencias de una mayor extracción de agua en los puntos cercanos a las raíces de árboles con sistemas radicales profundos. Esto ha sido reportado para especies como *Anadenanthera colubrina*, *Peltophorum dubium*, y *Guazuma ulmifolia*, entre otras (Pezzopane et al., 2015). En contraposición, estudios como el de Rodríguez (2008) y Fedrigo et al. (2018) advierten que los árboles pueden disminuir la disponibilidad de agua subterránea debido a su influencia en procesos como la infiltración, escurrimiento y retención.

Silveira et al. (2006) dan a conocer un estudio de los efectos de las plantaciones forestales sobre el recurso agua en Uruguay que concluye que en la cuenca forestada los escurrimientos anuales tienden a disminuir entre un 8,2 % y 36,5 % dependiendo de la precipitación anual, pero si se observa a nivel estacional, la diferencia para el escurrimiento de aguas de lluvias es más marcada, llegando a una disminución de un rango de entre 25 %–38 % (verano) y 15 %–20 % (invierno). Se determinó que la plantación forestal produce una reducción del escurrimiento superficial del orden de un y 77,8% aproximadamente en caudales pico, que son aquellos que se originan tras la ocurrencia de lluvias intensas.

Finalmente, otro factor relevante en el microclima edáfico es la hidrofobicidad del suelo, un fenómeno que puede intensificarse bajo cobertura forestal. Rodríguez (2008) describe cómo los suelos bajo especies como *Eucalyptus sp.* y *Pinus taeda* presentan un mayor grado de repelencia al agua en comparación con suelos bajo pasturas naturales, lo cual afecta negativamente la capacidad de retención hídrica en los primeros centímetros del suelo. Este comportamiento estaría asociado a la acumulación de compuestos orgánicos hidrofóbicos —como ceras, ácidos grasos y fitoesteroles— en mayor proporción bajo vegetación forestal, generando implicancias importantes para la dinámica del agua y la sostenibilidad de los SSP en condiciones de déficit hídrico.

2.7 RENDIMIENTOS DE MATERIA SECA (MS) EN SSP

Varios trabajos relacionados a rendimiento de forraje bajo sombreado apoyan la idea de una interacción entre dosel arbóreo y producción de materia seca. Se ha demostrado que la presencia de árboles en sistemas silvopastoriles afecta la producción de biomasa de las especies forrajeras, principalmente por la modificación de la disponibilidad de luz. En general, se observa una reducción en la producción de materia seca (MS). En ambientes sombreados, *D. glomerata* reduce la producción de MS, entre 28 y 34%, respecto a ambiente sin restricción, aunque se desconoce el nivel de sombreado de ese experimento (Kirchner et al., 2010). Pereira et al. (2018), reportan que un nivel de sombreado por encima de 75% interfiere negativamente en la fisiología de las forrajeras.

Sobre plantaciones de *Pinus radiata*, la reducción en la cantidad de luz disponible para la pastura del sotobosque deja como consecuencia una reducción de un 13% la producción de MS para *D. glomerata* para el tratamiento a la sombra del listón (estructura similar a una parrilla de cama, que efectúa sombreado uniforme) respecto a la del aire

libre, una disminución de 22 % a la sombra del árbol y una reducción de 48 % debajo de los árboles + listones en comparación con las pasturas ubicadas a cielo abierto (Bonino & da Rosa, 2016).

Kirchner et al. (2010) obtuvieron una producción media de seis especies de gramíneas invernales de 6.095 Kg MS/ha⁻¹ en el tratamiento a cielo abierto, en tanto que en el espaciamiento de 15x3 m (30 % de restricción de radiación) fue de 2.595 Kg MS. ha⁻¹ y el de 9x3 m (60 % de restricción de radiación) fue de 1.150 Kg MS. ha⁻¹. Estos resultados confirman el efecto negativo en la restricción de la irradiancia, a pesar de las mejores condiciones de temperatura, humedad, vientos y otros indicadores que se dan bajo el dosel de los árboles.

Peri et al. (como se cita en Kirchner et al., 2010) concluyen que la producción de forraje de *D. glomerata* en condiciones de 100 % y 24 % de disponibilidad de radiación fotosintéticamente activa (RFA) diaria en una plantación de *Pinus radiata* con 10 años fue significativamente afectada por la restricción lumínica. Dichos autores observaron producciones de 8.200 Kg⁻¹ de MS ha⁻¹ a cielo abierto y de 3.800 Kg⁻¹ de MS ha⁻¹ bajo sombreado que corresponde a 46 % de rendimiento obtenido en cielo abierto.

Las consecuencias de restricción en la radiación en las plantas difieren entre especies forrajeras según Fassola et al. (2005) que con el fin de evaluar la producción de biomasa forrajera de *Axonopus jesuiticus* bajo dosel de *P. taeda* con diferentes intensidades de poda (0 %, 30 %, 50 %, 70 % de remoción de copa verde) constatan una correlación entre la producción de biomasa herbácea con el diámetro en la base de la copa verde. Estos resultados evidencian que la interacción entre árboles y forrajeras no solo depende del nivel de sombra, sino también de la arquitectura del dosel y de la especie herbácea utilizada.

Tabla 1*Producción de forraje según edad y estado de un bosque de P. taeda*

Edad (años)	Biomasa (kg MS.há ⁻¹)	G(m ² .há ⁻¹)	Gbcv(m ² .há ⁻¹)
5	2264	11.6	6.8
6	1934	12.2	6.3
7	2486	13.2	5.3
8	1666	16.1	8.7
9	1670	13.2	8
10	695	16.1	10.3

Nota. G: Área basal del monte; Gbcv: área basal en la base de la copa verde. Elaborado en base a Bonino y da Rosa (2016).

De acuerdo con la edad del rodal estas relaciones generan diferentes niveles de producción, de los cuales surge que, aproximadamente a partir de los 7 años, pequeñas variaciones en las condiciones del rodal afectan sustantivamente la producción forrajera. Por esta razón se debe prestar especial atención a las prácticas silvícolas si se pretende mantener altos niveles de biomasa en el estrato herbáceo según Bonino y da Rosa (2016).

2.8 FISILOGIA Y MECANISMOS MORFO-FISIOLOGICOS ADOPTADAS POR PLANTAS EN CONDICIONES DE RESTRICCIÓN LUMINICA

2.8.1 Influencia de la sombra en la morfología, índice de área foliar y calidad de la pastura

Una de las desventajas de asociar árboles con pasturas es que las copas de los árboles interfieren en el paso de la radiación lumínica hacia el estrato herbáceo, lo cual afecta el potencial de crecimiento de la pastura. Sin embargo, la naturaleza y magnitud de la interferencia es dinámica, tanto a lo largo del día como en función del diseño y arreglo espacial, la orientación de las filas y las especies utilizadas, la edad de la plantación o tamaño de la masa arbórea (Kirchner et al., 2010).

Las plantas adaptadas a la sombra suelen presentar modificaciones anatómicas en los tejidos. Varios autores coinciden en que las plantas adaptadas a un ambiente de restricción, lumínica aumentan la proporción de pared celular Deinum (1971, como se cita en Lin et al., 2001) y reducen los contenidos de carbohidratos solubles. También reportan la presencia de mayor contenido de agua en los tejidos, mayor volumen de

contenido citoplasmático celular, reducción en tejidos de sostén y conducción de nutrientes, menor cantidad de cloroplastos y aumento del tamaño individual, estomas más grandes, pero a menos densidad, respecto a plantas adaptadas al sol. Las hojas son más finas y estrechas, y con mayor área específica, que se saturan a baja irradiancia, según Berlyn y Cho (2000, como se cita en Kirchner et al., 2010).

El nivel de sombreado afecta la morfología de las herbáceas. Gobiet al. (2010, como se cita en Pereira et al., 2018), estudiaron las características morfológicas de *Lolium perenne* cv. Nui, *Dactylis glomerata* cv. vision y *Trifolium pratense* cv. Pawera, con distintos niveles de sombreado y de situaciones de exposición a la luz, durante 3 periodos de crecimiento. Los autores encuentran que las modificaciones morfológicas vistas en *D. glomerata*, son las que más se relacionan con la tolerancia al sombreado, y concluyen que en niveles de sombreado de entre 25 y 50_% puede ser considerada la condición de mayor aclimatación morfológica para forrajeras, donde es capaz de compensar la restricción lumínica. Este resultado es consistente con lo reportado por Pereira et al. (2018).

El aumento del área foliar es sin duda una de las principales adaptaciones morfológicas de las plantas para compensar reducciones de radiación incidente, que necesita ser ajustado para acumular suficientes reservas, y para mantener la población de plantas en el área (Pereira et al., 2018). Los niveles de radiación bajos, perjudican el acúmulo de carbohidratos a través de la reducción de la capacidad fotosintética, limitando esto, la expansión foliar. En relación con la reducción de la expansión foliar, Pereira et al. (2018), reportan modificaciones en hojas de *D. glomerata* en intenso sombreamiento, aumentando en un 33% la compresión foliar, y la longitud de la lámina foliar se reduce en un 22%. Es probable que para *D. glomerata*, el tamaño de las láminas de hojas sombreadas se mantiene o aumentan para maximizar la intercepción de la luz a expensas del espesor de la hoja, lo que resulta en hojas largas, más estrechas, y más delgadas que cuando se cultivan en condiciones de luz solar completa (Bonino & da Rosa, 2016).

El índice de área foliar depende de la tasa de aparición de hojas, del crecimiento o tasa de expansión, la senescencia de tallos y hojas individuales. Además, se ha informado que depende de la condición de temperatura, radiación, agua y calidad de la luz. Los cambios en la relación rojo – rojo lejano son percibidos por las plantas a través del fitocromo que puede cambiar los caracteres morfogenéticos de las plantas (Pereira et al., 2018). Pequeños cambios en la cantidad de luz que deriven en la disminución de la relación rojo - rojo lejano bajo los árboles pueden modificar el índice de área foliar (IAF),

dado que promueve y/o disminuye el macollaje y la ramificación, según Bonino y da Rosa (2016). Se ha señalado que un sombreado intenso en torno a 50 % puede reducir la tasa de aparición de macollos según Paciullo et al. (2008, como se cita en Pereira et al., 2018).

Lin et al. (2001) y Pezzopane et al. (2015) encuentran que aumenta la longitud de los espacios internodales para un grupo de especies de Gramíneas y Leguminosas, creciendo a la sombra respecto a las que están a sol pleno. También aumenta el área foliar Kirchner et al. (2010). Otra relación que encuentra Lin et al. (2001) es que, a mayor nivel de sombreado, mayor es la distancia internodal. En comparación al tratamiento de sol pleno, las Leguminosas muestran incrementos en la longitud internodal de entre 30-60% bajo un 50% de sombra y entre un 40-80% de incremento para un 80% de sombra.

La relación hoja/tallo, es importante como indicador estructural de forrajeras, debido a que, a mayor proporción de hojas, mayor es el valor nutritivo de la pastura (Kirchner et al., 2010). Se tienen datos de relación hoja/tallo que confirman que no hay cambios significativos para un grupo de especies de Leguminosas nativas e introducidas de estación cálida hasta un 50% de sombreado (Lin et al., 2001). Estas modificaciones mencionadas en la forma y estructura de las plantas tienen consecuencias directas en parámetros de calidad, así como digestibilidad y consumo. Desde el punto de vista de la calidad de la pastura se registra una leve tendencia a un mayor contenido de proteína en las pasturas mejoradas sembradas bajo los árboles; siendo los valores de 11,9 %, 12,5 % y 13,1 % para la pastura a cielo abierto, con menor densidad y mayor densidad de árboles respectivamente (Bonino & da Rosa, 2016).

Cruz (1997) y Bonino y da Rosa (2016), reportan una mayor concentración de Nitrógeno en las plantas que crecen bajo sombra y llegan a la conclusión de que esto es debido a la mayor absorción de Nitrógeno, que supera los requisitos metabólicos y un desequilibrio con la asimilación de Carbono. También Lin et al. (2001) observan un incremento en la concentración de nitrógeno de 31% para Gramíneas con un 63% de sombreado en comparación a plantas creciendo a sol pleno. Se ha reportado que un aumento del nitrógeno en la planta contribuye a un mayor contenido de proteína bruta (Ribaski et al., 1998, como se cita en Kirchner et al., 2010).

Cuando la sombra tiene efectos beneficiosos sobre el crecimiento de la pastura y la concentración de nitrógeno en planta, se sugiere que la mejora de la disponibilidad de Nitrógeno del suelo es una consecuencia de una tasa de mineralización más alta debido a

la temperatura ventajosa y regímenes de humedad en el suelo (Bonino & da Rosa, 2016; Cruz, 1997). En relación con lo anterior, existe una interacción entre la luz y la disponibilidad de Nitrógeno en la distribución de la biomasa en las pasturas (Bonino & da Rosa, 2016; Cruz, 1997). Estos autores han demostrado que, en el caso de *F. arundinacea*, la alta irradiación aumenta el porcentaje de materia seca radical, mientras que baja irradiación la disminuye. Además, informan que el efecto del estrés por falta de nitrógeno en el crecimiento diferencial de brotes y raíces depende de la cantidad de carbono suministrada por la planta.

Belesky (2006, como se cita en Bonino & da Rosa, 2016), concluye que el contenido de carbohidratos no estructurales en la base de la vaina varía en función del grado de disminución de la luz, pero esto no es así cuando se evalúa el contenido en las hojas, no obteniéndose diferencias significativas. Para el caso del contenido de Nitrógeno expresado como contenido de proteína cruda este fue menor para las plantas ubicadas a cielo abierto y mayor para las ubicadas bajo el dosel de árboles. Determinan que el rendimiento de *D. glomerata* y su valor nutritivo son aceptables cuando no presenta una disminución mayor a 45-50 % de atenuación de luz con relación al tratamiento de cielo abierto.

El efecto de la restricción lumínica no es el mismo para todas las especies, sobre el contenido de proteína cruda, sino que es mayor en las especies de Gramíneas que Leguminosas (Lin et al., 2001). En un estudio realizado por Burner y Belesky (2004, como se cita en Kirchner et al., 2010) con *D. glomerata* cultivado en un sistema silvopastoril, concluyen que en ambientes sombreados ocurre un incremento de la proteína bruta en la biomasa de 27 a 33 %; incrementa 1 % a 2 % la digestibilidad y se reduce entre 27 y 34 % el contenido de carbohidratos no estructurales. El aumento en la concentración de proteína se debe a la estrategia de las plantas en direccionar el Nitrógeno de raíces y tallos hacia las láminas foliares para aumentar su eficiencia fotosintética (Fedrigo et al., 2018).

2.8.2 Fluorescencia como herramienta para el estudio de la fisiología

La fluorescencia de la clorofila es una herramienta ampliamente utilizada en estudios fisiológicos vegetales para evaluar el impacto de factores de estrés sobre la fotosíntesis. Este método se destaca por ser no destructivo, sencillo, rápido y relativamente económico, lo que lo convierte en una técnica ideal para análisis comparativos de eficiencia fotosintética bajo diferentes condiciones ambientales (Vivas,

2013). Permite estimar indirectamente el contenido de clorofila en tejidos foliares sin necesidad de destrucción de las muestras, lo cual es particularmente útil en estudios de dinámica temporal o bajo tratamientos experimentales.

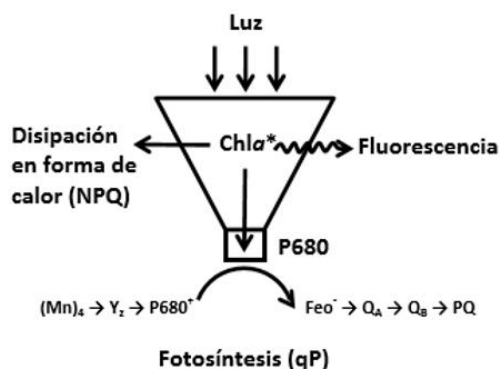
El análisis de la fluorescencia de la clorofila a permite evaluar diversos componentes del aparato fotosintético, en particular los procesos asociados al fotosistema II (PSII). A través de curvas de inducción de fluorescencia, es posible estudiar el funcionamiento de la cadena de transporte de electrones, la fotólisis del agua, la generación del gradiente de protones (ΔpH) en la membrana tilacoidal y la síntesis de ATP, así como las reacciones lumínicas y de fijación de CO_2 (Kalaji et al., 2014). Esta técnica permite identificar alteraciones en el estado energético del aparato fotosintético antes de que ocurran daños visibles en las plantas.

Los parámetros derivados de la cinética de fluorescencia ofrecen información sensible sobre el estado fisiológico de la planta ante condiciones de estrés ambiental, incluso antes de que se manifiesten síntomas como marchitez, clorosis o necrosis (Kalaji et al., 2014). Dado que solo una pequeña fracción de la energía solar absorbida se utiliza en la fotosíntesis, el resto se disipa como calor o se emite como fluorescencia. Estos dos procesos –la disipación fotoquímica (fluorescencia) y la disipación no fotoquímica (NPQ, por sus siglas en inglés)– son mecanismos competitivos que regulan el destino de la energía luminosa dentro de la hoja (Vivas, 2013), proporcionando un indicador confiable del balance energético bajo condiciones normales o de estrés.

2.8.2.1 Que es la Fluorescencia de la Clorofila

Figura 4

Competencia entre los rendimientos de la fluorescencia, de la disipación por calor y de la fotosíntesis



Nota. Tomado de Vivas (2013).

completamente, incapaz de disipar energía por la vía fotosintética, que es un proceso que requiere más tiempo. Además, la disipación por calor no está activa en muestras con previa adaptación a la oscuridad. Por tanto, en este momento se observa el máximo nivel de fluorescencia, denominado F_m (Vivas, 2013).

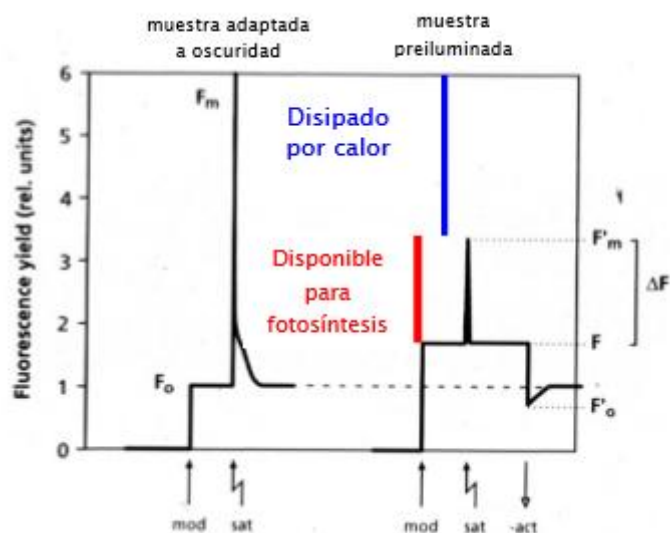
La diferencia que surge entre fluorescencia máxima (F_m) y fluorescencia basal (F_0) se define como fluorescencia variable, F_v ($F_v = F_m - F_0$) (Lu et al., 2019; Vivas, 2013). La importancia de conocer los parámetros anteriores está en que se puede calcular una relación F_v/F_m que resulta en una estimación del máximo rendimiento cuántico del FS II, es decir, la máxima reducción potencial que alcanza la plastoquinona QA (Vivas, 2013). En hojas sanas, la relación F_v/F_m se acerca normalmente al valor máximo teórico de 0,83. Valores más bajos se interpretan como indicador de daño del FSII, lo que provoca una transferencia de energía con menor eficiencia. Este daño puede deberse a luz intensa, se denomina fotoinhibición y normalmente es reversible, por ejemplo, durante la noche.

2.8.2.3 Obtención de F_t , F_m' , ΔF , en condiciones de iluminación

Para obtener un valor de fluorescencia basal (F_t), que es mayor que F_0 , en el momento posterior al pulso de luz de corta duración y alta intensidad, se aplica otro pulso de luz actínica, capaz de producir fotosíntesis y disipación de energía en forma de calor. Esto provoca un incremento transitorio de la fluorescencia hasta un valor máximo (F_m'). La diferencia entre F_t y F_m' es la fluorescencia variable en condiciones de iluminación, ΔF ($\Delta F = F_m' - F_t$), y es la atenuación fotoquímica (Vivas, 2013). Con los valores anteriormente calculados, se obtiene el rendimiento cuántico efectivo del FS II (Φ_{FSII}). Este rendimiento es una medida de la proporción de electrones absorbidos que son transportados a través del FSII y son inmovilizados en NADPH que se utilizará para la fijación de CO_2 (Vivas, 2013).

Figura 6

Deducción de los valores de atenuación fotoquímica y no fotoquímica a partir de la fluorescencia



Nota. Tomado de Vivas (2013).

Es posible obtener una medida del número de electrones que pasan a través del FS II, aplicando la siguiente fórmula; $ETR = [(F_m' - F_t) / F_m'] * PPFD$ ($\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), donde PPFD es la luz fotosintéticamente activa (PAR), en moles de fotones $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Al valor obtenido se lo denomina tasa relativa del transporte de electrones, porque la tasa real sólo se puede calcular conociendo la PPFD en el complejo antena del Cloroplasto (Vivas, 2013).

Teóricamente, debería existir una fuerte correlación entre la ETR y la tasa de fijación de CO_2 , ya que los electrones medidos por el Fluorómetro son aquéllos que se usarán para esta fijación. Si hay procesos consumidores de electrones, luego del paso por el FSII, de manera que no contribuyen a la fotosíntesis, esta forma de medir tasa de fijación, no es la más confiable. En plantas superiores uno de esos procesos es la fotorrespiración, que implica que la fotosíntesis de las plantas C_3 no está correctamente predicha por la ETR (Maxwell & Johnson, 2000; Vivas, 2013).

2.8.2.4 Destinos alternativos de electrones

Cuando existe reducción del consumo de ATP y NADPH por la asimilación de CO_2 , el poder reductor (electrones) generado en el transporte de electrones se acumula y debe ser consumido en otros procesos. Estos “sumideros” que funcionan como destinos alternativos de electrones son fundamentalmente la fotorrespiración (en plantas C_3),

transporte cíclico de electrones y la reducción univalente del oxígeno a nivel del fotosistema I (“reacción de Mehler”) (Alves, 2005; Tambussi, 2005).

La reacción de Mehler y el transporte cíclico de electrones, contribuyen a la acidificación de la luz de los tilacoides y generar activación de la violaxantina de-epoxidasa, de la cual depende el ciclo de oxidación de las xantofilas. También contribuye a la activación de la proteína Psbs, proteína de conmutación que envía señales al complejo captador de energía del fotosistema II y que la energía en gran parte se disipa en forma de calor, aumentando el coeficiente de "apagación" no fotoquímica del exceso de energía de excitación (Alves, 2005).

2.8.2.5 Curvas rápidas de respuesta de la ETR a la luz

Estas curvas proporcionan información sobre el estado actual de la fotosíntesis y no deben confundirse con la respuesta clásica a la luz fotosintética. Al graficar la tasa de transferencia relativa de electrones (ETR) frente a la radiación fotosintéticamente activa (RFA), las curvas rápidas de respuesta a la luz proporcionan los siguientes parámetros (Paez Altesor et al., 2021):

- α (alfa), electrones / fotones – es la pendiente inicial de RLC que está relacionada a la eficiencia cuántica de la fotosíntesis bajo condiciones limitantes de luz. (Ecuación 2)
- ETRmax, $\mu\text{mol electrones (m}^2\cdot\text{s}^{-1})$ – Es la tasa máxima de transporte de electrones que refleja la capacidad de saturación de la muestra. (Ecuación 3)
- IK, $\mu\text{mol de electrones / (m}^2\cdot\text{s}^{-1})$ – es la cantidad de luz a la cual se intercepta alfa con ETRmax. Está relacionado al comienzo de la saturación por PAR del sistema fotosintético (Ecuación 4).

Ecuación 1

Modelo final de la función

$$\text{ETR} = \frac{\text{RFA}}{a.\text{RFA}^2 + b.\text{RFA} + c}$$

Para describir los puntos de una curva de luz rápida, se hace fluctuar los tres parámetros libres (a, b y c) de la función del modelo final hasta lograr el mejor ajuste entre la función y los datos.

Con estimaciones para los parámetros libres, los puntos de las curvas de luz rápida se calculan de acuerdo con las siguientes ecuaciones:

Ecuación 2

α

$$\alpha = \frac{1}{c}$$

Ecuación 3

Ik

$$Ik = \frac{c}{b + 2 \cdot \sqrt{a \cdot c}}$$

Ecuación 4

$ETR_{\text{máx.}}$

$$ETR_{\text{max.}} = \frac{1}{b + 2 \cdot \sqrt{a \cdot c}}$$

2.8.2.6 Estrés, evitación y aclimatación

La definición de estrés abiótico en fisiología vegetal no ha sido claramente precisada. Nilsen y Orcutt (1996) lo relacionan a la magnitud de la presión ambiental que resulta en una respuesta fisiológica en la planta. Por otro lado, Levitt (1980) lo define en términos de beneficio para la planta, relacionándolo a factores ambientales que resultan potencialmente desfavorables. Otros autores definen al estrés como cualquier factor ambiental que reduce la tasa de algún proceso fisiológico (por ejemplo, crecimiento o fotosíntesis) por debajo de la tasa máxima respecto de la que podría alcanzar (Tambussi, 2005). Taiz y Zeiger (2006) lo definen como un factor externo que ejerce impacto negativo sobre una planta, de manera que la mayoría de las plantas estarían sometidas a algún tipo de estrés, ya que es poco probable la ausencia de algún factor limitante o que afecte negativamente la fisiología.

Cuando las plantas son tolerantes a estrés, se conocen 2 tipos de comportamiento que se describen con los conceptos aclimatación y adaptación. Si la tolerancia a un factor causante de estrés aumenta, luego de ser expuesta, se hace referencia a que la planta esta

aclimatada. Cuando se habla de adaptación, se hace referencia a una forma de resistencia o tolerancia pautada por la genética, que se ha obtenido tras ciclos recurrentes de selección, con el paso del tiempo (Taiz & Zeiger, 2006).

La aclimatación de plantas específicamente a la sombra se constata cuando hay modificaciones en la respuesta fotosintética a la luz basada principalmente en el aumento del contenido de clorofila (especialmente clorofila b) según Conforto et al. (2011, como se cita en Pereira et al., 2018). Otra respuesta es evitar el sombreado, aumentando la relación hoja/tallo y parte aérea/raíz. El sombreado conduce a una mayor eficiencia de uso de la radiación y las plantas bajo su efecto, son capaces de realizar ajustes fisiológicos para compensar la restricción lumínica (Pereira et al., 2018), con efecto directo en la reducción del crecimiento respecto a una situación de sol pleno.

2.8.3 Relación entre parámetros de fluorescencia, estrés, protección y fotosíntesis

2.8.3.1 Fotoinhibición, fotoprotección, y fotoinactivación

En condiciones de alta radiación los complejos captadores de luz están provistos de una cantidad excesiva de fotones que causan un exceso de estados excitados en el centro de reacción PSII. Esto conduce a la fotoinhibición de las reacciones fotosintéticas dependientes de la luz, que pueden detectarse mediante cambios en algunos parámetros medidos a través de la fluorescencia de clorofila (Kalaji et al., 2014). En un sentido general, fotoinhibición es la disminución de la tasa fotosintética, que se produce por daño del aparato fotosintético, cuando existe excesiva radiación. Específicamente fotoinhibición es la inactivación fotoquímica del centro de reacción PSII, el cual comienza a transformar energía de excitación en calor. Se conocen 2 tipos de fotoinhibición, la total y la transitoria. La fotoinhibición total es debida al daño causado por luz sobre el aparato fotosintético en plantas creciendo bajo luz tenue después de la exposición a fuerte luz, mientras que la transitoria está vinculada a la dispersión de energía (disipación) y se ve frecuentemente en plantas que crecen en condiciones de sol pleno (Kalaji et al., 2014). Se utiliza el término fotoinhibición para la caída de la eficiencia cuántica máxima del PSII (F_v/F_m) promovida por la disminución de la fluorescencia variable o F_v y no reversible en oscuridad (Tambussi, 2005).

La sobreexcitación del aparato fotosintético, en particular la clorofila tras exposición a intensa radiación y no poder pasar el electrón al siguiente aceptor, porque

no se encuentra disponible para aceptarlo, en lugar de regresar a su estado no excitado, permanecerá excitada con la consecuente formación de tripletes de clorofila en las antenas del fotosistema II. El triplete de clorofila reacciona con el oxígeno molecular para formar el singlete de oxígeno, una especie excitada de oxígeno que desintegra proteínas, lípidos y pigmentos. La especie singlete de oxígeno es responsable de la degradación de la proteína D1 en los complejos de pigmentos-Proteína del PSII (Alves, 2005). El daño causado por alta irradiancia sobre la proteína D1, y su función, crea aún más disfuncionalidad cuando el daño es más alto que la capacidad de resíntesis en los cloroplastos (Kalaji et al., 2014). Es una proteína altamente inestable, de vida media muy corta, y está en continuo recambio a través de resíntesis en los ribosomas (Tambussi, 2005).

La fotoprotección se define como una caída (dependiente de la luz y de carácter reversible) en la eficiencia en los procesos fotoquímicos, indicada por una disminución en la relación fluorescencia variable / fluorescencia máxima (F_v/F_m), acompañado de una caída de la señal de fluorescencia en la oscuridad (F_0) o un aumento en (F_0 en muestras adaptadas a oscuridad, que indican daño de fotoinhibición, en respuesta a altas temperaturas, bajas temperaturas o estrés hídrico. También aumenta el llamado ‘quenching no fotoquímico’ (q_N o NPQ), parámetros que indican la tasa de disipación térmica del exceso de energía a nivel del PSII (Tambussi, 2005).

La fotoprotección es útil a la hora de prevenir la fotoinactivación, disminuyendo la presión de excitación en los centros de reacción PSII. La Fotoinactivación, se refiere a un fenómeno dependiente de la luz en los procesos fotoquímicos primarios, que es reversible, pero lentamente y que normalmente es acompañado con un aumento de los valores de F_0 . También se observa una disminución en la cantidad de centros de reacción del PSII en condiciones de funcionar, de modo que un aumento de F_0 pone de manifiesto un aumento en la fluorescencia de la antena cuando los centros de reacción son inactivados durante la exposición a excesiva radiación (Tambussi, 2005).

2.8.3.2 Mecanismos de fotoprotección en situaciones de estrés

La radiación fotosintéticamente activa, que va desde los 400 a 700 nm, es el recurso más importante para las plantas. Sin embargo, una intensidad demasiado baja, o demasiado alta, termina siendo un factor estresante, causando fotoinhibición y disturbios

en las funciones del aparato fotosintético (Kalaji et al., 2014). Entre los mecanismos que protegen a la planta contra el exceso de luz, pueden distinguirse los siguientes: los que previenen la absorción de luz excesiva, los que disipan el exceso de energía absorbida y los que eliminan las especies tóxicas formadas por el exceso de energía.

Para prevenir la absorción excesiva de luz, son bien conocidos los movimientos foliares paraheliotrópicos y el desarrollo de estructuras reflectantes en la epidermis como pubescencia, ceras, sales. Otra respuesta fotoprotectiva son los movimientos fototáxicos de los cloroplastos, los cuales se ubican en forma paralela a los rayos solares cuando la irradiancia es alta, protegiendo al PSII de la fotoinactivación (Tambussi, 2005). También podría tener cierta importancia la existencia de compuestos “pantalla” (p.ej. Antocianos o Antocianinas) que reducen la cantidad de luz absorbida por la Clorofila, pero su rol fotoprotector no ha sido dilucidado aún (Tambussi, 2005) y finalmente, están los sistemas que disipan el exceso de energía como lo es el ciclo de las Xantofilas y los que eliminan las especies tóxicas (sistemas antioxidantes).

2.8.3.3 Ciclo de las xantofilas

El ciclo de las xantofilas es una secuencia de pasos bioquímicos regulados por luz y pH tilacoidal que provee una vía para la disipación térmica (no-radiativa) y básicamente, es la interconversión de tres Xantofilas (carotenoides oxigenados): Violaxantina, Antheraxantina y Zeaxantina. Es una reacción cíclica involucrando una secuencia de de-epoxidación del di-epóxido Violaxantina vía el mono-epóxido Antheraxantina para formar la Zeaxantina (sin grupos epóxidos). La reacción es revertida por una secuencia de epoxidación. Las reacciones son catalizadas por dos enzimas tilacoidales denominadas Violaxantina de-epoxidasa y Zeaxantina-epoxidasa. El ciclo está regulado por la luz, ya que la Violaxantina se de-epoxida a Antheraxantina y Zeaxantina a alta irradiancia o en situaciones de disminución de la fotosíntesis producida por estrés. Tanto en oscuridad como cuando cesa el efecto del factor de estrés, la Zeaxantina es epoxidada nuevamente a Violaxantina (Tambussi, 2005). Otro mecanismo de protección de las Xantofilas es la inmovilización de las especies reactivas de oxígeno, muy nocivas para la célula. Se ha demostrado que la cantidad total de moléculas del ciclo de la xantofila (VAZ: Violaxantina, Antheraxantina y Zeaxantina) aumenta en condiciones desfavorables por exceso de luz, bajas temperaturas y/o falta de nutrientes (Vivas, 2013).

2.9 INTERACCION ARBOL-RUMIANTE-SUELO

El efecto de la sombra de árboles sobre las pasturas está asociada a incrementos en la producción de leche y ganancia de peso entre el 13 y 28 %, según Ibrahim et al. (2006, como se cita en Bonino & da Rosa, 2016); lo cual se atribuye a la reducción del estrés calórico e incrementos en el consumo voluntario de los animales, según Bonino y da Rosa (2016). Saldanha et al. (2003 como cita Bonino & da Rosa, 2016) evaluaron el efecto del acceso a sombra natural (sin límite de agua) durante el verano, sobre el comportamiento de pastoreo de 12 vaquillonas Jersey y Holando, cuya zona de termoneutralidad está entre 5 y 20 °C. Los autores concluyen que los animales sin acceso a sombra toman más agua y en días de índices de temperatura y humedad elevados (principalmente en enero), reducen el tiempo destinado a pastorear. Por otro lado, la protección de las leñosas contra el viento, los excesos de temperatura y de radiación pueden ejercer también efectos sobre el crecimiento y la calidad de forraje cosechado por los animales en pastoreo según Ibrahim y Pezo (1998, como se cita en Bonino & da Rosa, 2016).

La presencia de árboles en sistemas ganaderos puede contribuir de manera directa a la productividad del sistema, regulando o contrarrestando la intensidad de factores climáticos adversos para el animal, e indirectamente creando un microclima que favorece el crecimiento y la calidad de las pasturas que los animales cosechan según Ibrahim y Pezo (1998, como se cita en Bonino & da Rosa, 2016). Además, los árboles interfieren parcialmente el paso de la radiación solar hacia la superficie del animal, aliviando su contribución potencial al incremento en la carga calórica del animal. Se dan también otros efectos, como ser la menor incidencia de cáncer de piel y desórdenes de fotosensibilidad según Ibrahim y Pezo (1998, como se cita en Bonino & da Rosa, 2016).

La reducción de temperatura corporal provista por la sombra de los árboles, aunque sea de 2 a 3 °C, es extremadamente importante cuando la temperatura sobrepasa el límite superior del “área de confort” o “zona de termoneutralidad”. Fuera de esos límites, fallan los mecanismos de pérdida o emisión de calor que poseen los animales homeotermos, resultando en una elevación de la temperatura corporal, con sus consecuencias sobre la productividad (Ibrahim y Pezo, 1998, como se cita en Bonino & da Rosa, 2016). La sombra provista por los árboles contribuye a reducir la temperatura ambiental, lo que tiene implicaciones directas sobre el comportamiento animal, su productividad, comportamiento reproductivo y sobrevivencia según Ibrahim y Pezo

(1998, como se cita en Bonino & da Rosa, 2016). Los animales expuestos a los rayos directos del sol, en las horas más cálidas del día, en verano sufren estrés calórico, el consumo de alimento se reduce, y se afecta la producción de carne, leche (Zapata Cadavid & Silva Tapasco, 2020).

Entre los efectos benéficos atribuidos a la sombra como reguladora del estrés térmico, sobre el comportamiento y productividad de los animales en pastoreo, se citan los siguientes, según Ibrahim y Pezo (1998, como se cita en Bonino & da Rosa, 2016):

- más tiempo dedicado a pastorear y rumiar
- mayor consumo de alimentos
- disminución en los requerimientos de agua de los animales
- incremento en la eficiencia de conversión alimenticia
- mejora en la ganancia de peso, en la producción de leche y en los rendimientos de lana (independientemente de la cantidad y calidad del alimento disponible).
- mejoras en el comportamiento reproductivo, debido a:
 - una pubertad más temprana (consecuencia de mejores tasas de crecimiento en animales jóvenes),
 - mayor fertilidad (más alta tasa de concepción), más y regularidad en el ciclo estral,
 - alargamiento de la vida útil reproductiva,
 - reducción en las pérdidas embrionarias y mejora en la libido.
- reducción en la tasa de mortalidad de animales jóvenes debido a mejor condición y mayor producción de leche de las madres, menores dificultades al parto, mejoras en el peso al nacimiento.

En general, la producción de ganado SSP es igual a la de pasturas a cielo abierto, durante los primeros años de crecimiento de los árboles. Sin embargo, una vez que el dosel de copas se cierra, se incrementa el sombreado y la producción de forraje disminuye y por lo tanto también lo hace la producción ganadera, sobre todo en sistemas silvopastoriles que incluyen *Pinus spp.*, según Kallenbach (2006, como se cita en Bonino & da Rosa, 2016).

2.9.1 Efectos de árboles y animales sobre el suelo y sus propiedades

La compactación del suelo es quizás una de las principales preocupaciones de los investigadores en los SAF, porque es la crítica más grande al SSP. Sin embargo, la compactación depende del número de animales por unidad de área (dotación o carga), de su edad y del tipo de suelo según Bonino y da Rosa (2016). Diversos trabajos señalan que la mayoría de las veces la compactación es dañina para los suelos del bosque y afecta su conservación, en perjuicio al crecimiento de los árboles. Uno de los impactos debido al tránsito de los animales es la disminución en la cantidad de macroporos, reduciendo esto la infiltración de agua y el crecimiento radicular, aumentando la actividad de los microorganismos desnitrificadores, y en consecuencia reduciendo la disponibilidad de nitrógeno. El resultado neto de todo esto es el efecto adverso sobre el crecimiento de los árboles, lo que dificulta el establecimiento de los sistemas agrosilvopastoriles (Bonino & da Rosa, 2016).

Para conocer más los efectos de los árboles sobre el suelo, trabajos nacionales realizados en plantaciones comerciales de *Eucalyptus* sp. de 10 años de edad, han constatado disminución del pH, aumento de la acidez intercambiable (Al^{+3}) y disminución del contenido de bases Ca, Mg y K de los suelos debido al cambio de uso de la tierra de pastoril a forestal, según Pérez-Bidegain et al. (2001, como se cita en Fedrigo et al., 2018). Otros trabajos describen que dichas alteraciones ocurren en distintas profundidades de muestreo (horizontes A y B) en plantaciones de *P. taeda* y principalmente con *E. grandis*, según Hernández (2010, como se cita en Fedrigo et al., 2018). Los autores describen un descenso del pH en el horizonte A de 4,9 a 4,4 en *E. grandis* y de 4,8 a 4,5 en *P. taeda*; y en el horizonte Bt de 4,8 a 4,5 en *E. grandis* y de 4,7 a 4,5 en *P. taeda*. Los cambios en la acidez, asociado a un mayor contenido de Aluminio intercambiable, pueden tener un efecto negativo en las especies forrajeras que crecen en el sotobosque. Sin embargo, se desconoce cómo ocurrirían dichos cambios en sistemas silvopastoriles, donde la distancia entre plantas/filas varía respecto a las manejadas en plantaciones comerciales (Fedrigo et al., 2018).

2.9.2 Efectos de los rumiantes sobre los árboles

Una de las principales preocupaciones de los productores al implantar un sistema silvopastoril es el posible daño mecánico provocado por los animales a los árboles (Fedrigo et al., 2018). En ese sentido, Varella y Saibro (1999, como se cita en Fedrigo et al., 2018) estudian distintas densidades de *Eucalyptus saligna* (204, 400 y 816 árboles ha⁻¹)

y verifican que independiente de la densidad, el daño fue severo solamente cuando las plantas tenían una altura inferior a 182 cm al inicio del pastoreo, lo que se evita realizando exclusión del área los primeros 18 meses. Lo anterior confirma la importancia de la selección de la especie arbórea en un sistema silvopastoril teniendo en cuenta la velocidad de crecimiento, arquitectura de la copa e interacciones con el resto de los componentes (por ejemplo: efectos alelopáticos) (Fedrigo et al., 2018).

2.10 MODIFICACIONES DE LOS SSP SOBRE EL SUELO

2.10.1 Reciclaje de nutrientes

Uno de los mayores cambios que ejercen los árboles sobre el suelo es a través de su capacidad de extraer nutrientes de las partes profundas y ponerlos sobre la superficie, a disposición de los pastos o de los cultivos asociados según Zapata Cadavid y Silva Tapasco (2020) y Beer et al. (2003, como se cita en Bonino & da Rosa, 2016). Además, colabora reduciendo las pérdidas por lixiviación (Fedrigo et al., 2018). El árbol toma los nutrientes para su crecimiento y desarrollo, nutrientes que pasan a la superficie del suelo, cuando las hojas senescentes caen, o cuando se hacen operaciones de poda y quedan las ramas en el suelo. Todo ese material que termina descomponiéndose en el suelo, hace su aporte de materia orgánica, y contribuye a mejorar la productividad del suelo, a través de las mejoras de sus propiedades (Zapata Cadavid & Silva Tapasco, 2020). Otro aporte o modificación a los suelos dado por los árboles es la amortiguación de la fuerza de las gotas de agua, a través de sus copas, impidiendo que las gotas golpeen con toda la intensidad el suelo, una de las principales causas de erosión del suelo, según Jiménez et al. (2001, como se cita en Bonino & da Rosa, 2016).

2.10.2 Fijación de nitrógeno y fertilidad del suelo

Muchas especies de árboles, particularmente las leguminosas cumplen con el papel de captar Nitrógeno atmosférico (N^2), y utilizarlo, dejando grandes cantidades en el suelo a disposición de otras plantas (Zapata Cadavid & Silva Tapasco, 2020).

2.10.3 Conservación y regulación del agua

Las raíces de los árboles en su búsqueda de soporte y nutrientes, exploran el suelo profundo, reducen la compactación, favoreciendo así la infiltración de agua y la capacidad del suelo para almacenar agua, así como la aireación, según Zapata Cadavid y Silva Tapasco (2020) y Jiménez et al. (2001, como se cita en Bonino & da Rosa, 2016).

El follaje de los árboles, y la hojarasca hacen una barrera a los rayos directos del sol, para que no den directo en suelo, lo que disminuye la pérdida de agua por evaporación. Así mismo los materiales orgánicos en descomposición en superficie, proporcionan materia orgánica para la mejor conservación de agua. Esto da una mayor capacidad de resistencia a eventos climáticos extremos, sequías e inundaciones, a los suelos con cobertura arbórea (Zapata Cadavid & Silva Tapasco, 2020).

2.10.4 Captación y secuestro de Carbono

Uno de los mayores aportes de la forestación a los sistemas ganaderos es el aumento de la captación y almacenamiento de carbono en el suelo. Esto, que colabora en las estrategias para mitigar la producción de gases de efecto invernadero, según Sharrow & Ismail (2004, como se cita en Fedrigo et al., 2018) y ayuda en cierta medida a contribuir con el mantenimiento y mejora de las propiedades físicas y químicas del suelo forestado.

La captación de Carbono ocurre por el proceso de fotosíntesis realizado por las plantas, que convierten el CO₂ inorgánico en Carbono orgánico, que posteriormente es depositado en el suelo debido a la descomposición de hojas muertas y raíces. Por otra parte, el Carbono captado por los árboles puede quedar por un largo tiempo almacenado en muebles, casas, encofrados o juguetes, según Alfaro (1997, como se cita en Fedrigo et al., 2018).

2.10.5 Alimento para el ganado

Tanto las hojas, como frutos, son consumidos por el ganado, y con mucha frecuencia el valor nutricional es superior al de los pastos, y se constituye en un gran complemento de estos (Zapata Cadavid & Silva Tapasco, 2020).

Durante periodos de seca prolongado, los árboles ofrecen alimento al ganado, si está al alcance, o sino a través de podas y mejoras de las copas, a fines de la estación lluviosa, se puede lograr una buena rebrotación con hojas que se podrán utilizar como alimento para la estación más seca, y utilizando alternativas de conservación de las ramas que se podan en la estación lluviosa (Zapata Cadavid & Silva Tapasco, 2020).

2.10.6 Conservación de la biodiversidad

Los árboles son parte de la biodiversidad, y a su vez proveen el ambiente adecuado para que muchas otras especies puedan vivir y multiplicarse. Son sitio de refugio, sombra, lugar para anidar, producen alimento. Los sistemas silvopastoriles ofrecen la posibilidad

de transformar el rubro ganadero en un gran aliado de la conservación de la biodiversidad (Zapata Cadavid & Silva Tapasco, 2020).

3 DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES

3.1 *Festuca arundinacea*

Los cultivares de festuca se pueden agrupar en dos grandes tipos, los mediterráneos o continentales. Los primeros tienen muy buen potencial de crecimiento invernal, pero reposan en verano (latencia estival), son de hojas finas y de hábito erecto. Los segundos tienen capacidad de crecer en todas las estaciones del año, son en general de hojas anchas y hábito de crecimiento intermedio, con rendimientos de forraje un 20% superior (Beraza Sánchez et al., 2017).

F. arundinacea es una gramínea perenne, invernal de hábito de crecimiento cespitoso a rizomatoso. Es adaptable a un amplio rango de suelos, aunque prospera mejor en suelos medios a pesados y tolera suelos ácidos y alcalinos. Crece bien en suelos húmedos, tiene una buena resistencia a la sequía y no es muy afectada por las heladas (Aldeta et al., 2017). Es indudablemente una de las especies más importantes utilizadas en la región y un componente esencial en la mayoría de las pasturas sembradas según Formoso (2010, como se cita en Aldeta et al., 2017). Su densidad de siembra en mezcla, el rango de esta es de 9-12 kg/ha y puro de 10-15 kg/ha según Carámbula (2002, como se cita en Aldeta et al., 2017). No se resiembra naturalmente.

En pastoreo dicha especie, exige un manejo estricto, de lo contrario se transforma en un forraje tosco y despreciable, según Carámbula (2002, como se cita en Aldeta et al., 2017). Esto determina que se adapte a defoliaciones intensas y relativamente frecuentes, debido a que no solo las sustancias de reserva se encuentran en las raíces y los rizomas cortos que forman las coronas de las plantas.

No tiene posibilidad de acumular grandes volúmenes de reservas por lo que evitando regímenes de pastoreo excesivamente intensos y proporcionándole ciertos períodos de descanso, se obtiene buena persistencia y rebrote según Carámbula (2007, como se cita en Aldeta et al., 2017) y Beraza Sánchez et al. (2017).

En lo que refiere a aptitud para pastoreo, es buena, pero con tendencia a endurecerse y perder digestibilidad y apetecibilidad si este se retrasa (Beraza Sánchez et al., 2017). Las mayores producciones de forraje ocurren en las estaciones de otoño y primavera (Beraza Sánchez et al., 2017).

3.2 *Dactylis glomerata*

D. glomerata una gramínea perenne invernifolia, cespitosa con macollos achatados. Las hojas son de color verde azulado, glabras presentan una nervadura central marcada, pero no tienen aurículas. La lígula es blanca y visible, glabra. Vulgarmente conocido como pasto azul o pasto ovillo, se caracteriza por formar matas individuales ya que no produce rizomas y estolones y forma un tapiz abierto con matas definidas (Aldeta et al., 2017).

Se adapta a una amplia variedad de suelos, desde arenosos a pesados. Su mejor desempeño se obtiene en suelos de texturas medias y permeables. Es poco tolerante a excesos hídricos por lo que no debe utilizarse en suelos húmedos mal drenados y tiene menores requerimientos de fertilidad que festuca según Ayala et al. (2010, como se cita en Aldeta et al., 2017). Tolera muy bien la acidez, la sombra y tiene buen vigor inicial lo cual es una ventaja comparándolo con otras gramíneas de ciclo similar (Aldeta et al., 2017).

Se destaca por su resistencia a la sequía y crecimiento durante el verano, aunque posee un peor comportamiento que la festuca, ya que presenta un sistema radicular superficial por lo que deberá promoverse su expansión antes y durante el verano, a través del mantenimiento de áreas foliares remanentes (Aldeta et al., 2017).

La densidad de siembra pura es de 10-15kg/ha y en mezcla de 8-10 kg/ha. No presenta resiembra natural o es escasa con ciertas dificultades. Produce un aumento rápido en el número de macollos, lo que propicia una buena implantación y generalmente un mayor rendimiento que festuca en el año de siembra según Aldeta et al. (2017).

Tiene mayor digestibilidad y apetecibilidad que festuca, si se mantiene corto el tapiz. Es la gramínea perenne que mejor controla la gramilla. Es más susceptible que festuca a daño por pisoteo. Se asocia bien con todas las leguminosas.

La producción total y estacional de esta especie depende de la intensidad del manejo del pastoreo. En un estudio se evaluó el rendimiento de *D. glomerata* en una pastura mezcla con distintas estrategias de pastoreo. Cuando fue pastoreada de continuo la pastura alcanzó una altura de 7,5 cm, y produjo 706 kg/ha/año de MS, en cambio el pastoreo aliviado resultó en 3228 kg/ha/año de MS. Cuando fue sometida a un pastoreo intenso y luego aliviada, el más perjudicial fue el realizado durante verano, pero cuando se consumió intensamente en el otoño *Dactylis* se vio favorecido, ya que disminuyó la

competencia de las restantes especies en la mezcla. Por lo tanto, esta especie, sometida a un pastoreo rotativo y aliviado, produce mejor durante el verano y el otoño, pero esta característica no tiene la oportunidad de manifestarse si se practica un pastoreo intenso según Langer (1981, como se cita en Aldeta et al., 2017).

En ensayos de simulación de pastoreo se ha detectado que en situación de 7 cortes/año se logra un 23% más de producción de materia seca respecto a la situación de 15 cortes/año. Tras 3 años consecutivos de ensayo, se observó que, al cuarto año, estos tratamientos no presentaron diferencias en el stand de plantas entre sí, demostrando la buena versatilidad de la especie para adoptar hábitos de crecimiento distintos, volviéndose más postrado ante manejos más frecuentes (Aldeta et al., 2017).

4 MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 CONDICIONES GENERALES DEL EXPERIMENTO

4.1.1 Lugar y período experimental

El experimento se desarrolla sobre un predio privado, propiedad de LUMIN a 18,5 Km hacia el sur de la población de Fraile Muerto, Dpto. de Cerro Largo, en la latitud 32°37'11,2''S y Longitud 54°28'8,9''W y a 175 msnm, sobre el padrón 11249.

El periodo experimental abarca toda la primavera de 2019.

4.1.2 Descripción del sitio experimental

Según la Carta Geológica del Uruguay (Bossi et al., 1998), el área experimental se encuentra sobre Fm Tres islas, que la describe como una constitución de Psamitas, Pelitas y Psefitas, de tonalidades grises claras, y areniscas de tonalidades castañas amarillas, purpuras o grises muy claros. Según la Carta de reconocimientos de suelos del Uruguay (Altamirano et al., 1976), escala 1:1.000.000, el área experimental se encuentra sobre la unidad Sierra de Polanco. La unidad Sierra de Polanco, según Altamirano et al. (1976), que forma parte de la zona 2 de CIDE, la describe como una unidad con suelos dominantes Brunosoles Subeutricos Haplicos, de textura arenoso franco, francos y arenoso-franco-gravilloso. También aparecen Brunosoles Subeutricos Tipicos de texturas franco, superficiales y moderadamente profundos. Como asociados, el mismo autor describe la ocurrencia de suelos Litosoles Subeutricos Melanicos de textura Arenoso-Franco-Gravillosa, muy superficiales, pedregosos, y Brunosoles Subeutricos Luvicos de textura Franco, y Arenoso-Franco, moderadamente profundos.

Según CONEAT (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca [MGAP], 2020), el suelo de la zona pertenece al grupo 2.14 que se describe como suelos de sierras no rocosas, de relieve ondulado fuerte a quebrado o escarpado con afloramientos rocosos y pendientes entre 3 y 12%. El material generador de estos suelos está constituido por areniscas a veces silicificadas y tillitas de la formación San Gregorio y Tres Islas o mantos de alteración profundos de rocas cristalinas. El uso actual pastoril con un índice de Productividad de 61.

4.1.3 Condiciones climáticas y de luz en el área experimental

El experimento se encuentra cultivado desde el 2007 con un cultivar híbrido de *E. grandis* x *camandulensis*, destinado a madera de calidad, con una poda, con un marco de

plantación de 7m entre plantas y 9,75m entre filas simples que posteriormente se les retira una para generar callejones de 19,5 simulando una situación de arreglo apta para un componente forrajero, típica de un SSP. Tanto las filas de árboles como los callejones quedan determinados con una orientación N-S. Las áreas de entrefila se encuentran cubiertas de un tapiz compuesto por especies de campo natural, hasta el comienzo de la instalación del experimento.

Figura 7

PAR medio por hora en sotobosque en periodo experimental. Con cubierta arbórea

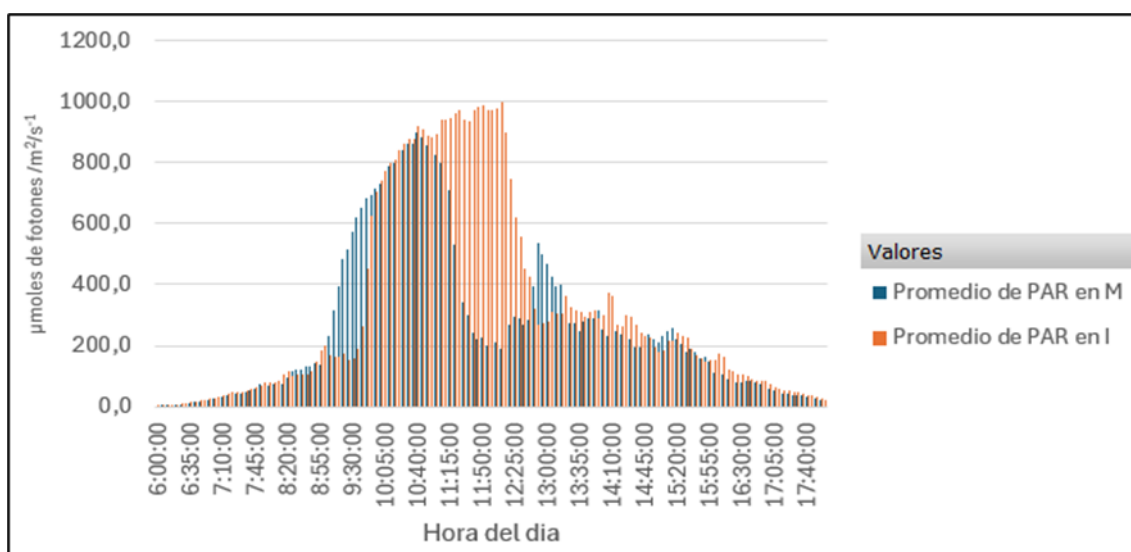
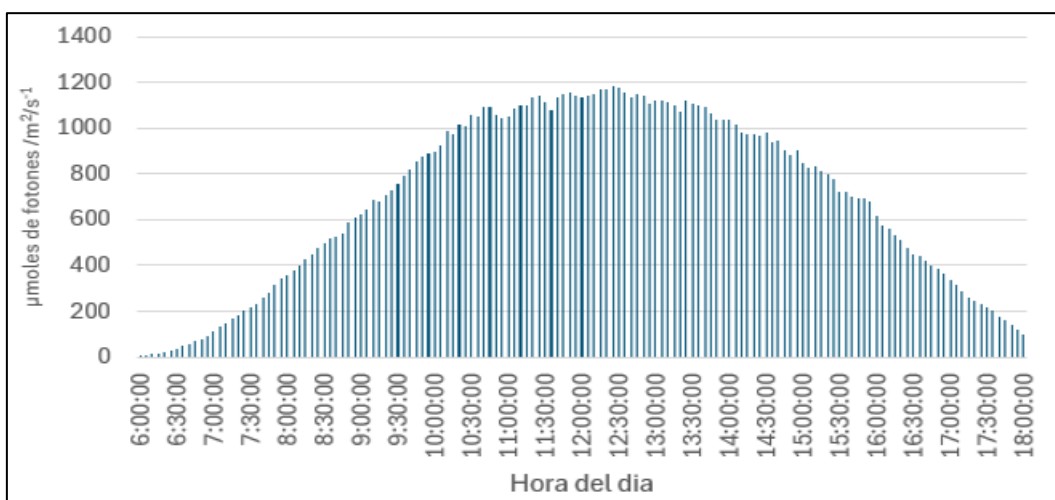


Figura 8

PAR medio para lugar y periodo experimental. Situación en ausencia de árboles



Descripción climática para Melo; presenta un clima subtropical húmedo con características continentales moderadas. Según la caracterización agroclimática de Uruguay elaborada por Castaño et al. (2011), la temperatura media anual alcanza los 17,7 °C, con veranos cálidos e inviernos frescos, en los que se registran frecuentes heladas entre mayo y octubre. La mínima histórica se ubica en -11 °C y se registró el 14 junio de 1967 y las máximas se dan en enero entre 29 y 30 °C. Las precipitaciones están relativamente bien distribuidas durante el año, con un promedio anual cercano a los 1.200 mm, aunque se identifican déficits hídricos estivales y excesos invernales. La humedad relativa oscila entre el 70 % y el 78 %, y la heliofanía media se aproxima a las 7 horas diarias.

4.1.4 Establecimiento del ensayo

Se aplica glifosato el 23 de enero del 2019 y la segunda el 1 de Marzo del 2019 a razón de 6 lts⁻¹/há⁻¹. Se usa siembra directa, donde se pone la semilla en contacto con la tierra y se aplica 100kg⁻¹/ha⁻¹ de fertilizante 7-40-40-0, en la misma intervención el día 19 de Marzo de 2019.

La dosis de semilla usada según la especie/cultivar es;

Festuca arundinacea cv. Rizar IGP12; 14 Kg⁻¹/há⁻¹

Dactylis glomerata cv. Inia LE Oberón; 12 Kg⁻¹/há⁻¹

Dactylis glomerata 84% de germinación y PMG 0,86 grs.

Festuca arundinacea 84% de germinación y PMG 1,75 grs.

De acuerdo con el análisis de suelo realizado inmediatamente antes de la implantación del experimento (marzo de 2019), el suelo presenta: textura franco arcillosa (43% de arena, 29% de limo y 28% de arcilla), fósforo (ppm) = 7, pH (H₂O)= 4,9, % carbono orgánico= 2,76 y % materia orgánica= 4,77.

4.1.4.1 Tratamientos

Los tratamientos se corresponden con las especies utilizadas y un testigo, que no incluye el componente arbóreo, en un sitio a campo abierto, y aledaño al ensayo de especies en callejones. Se incluye sub-parcela para evaluar efecto de posición respecto a las filas de árboles.

4.1.4.2 Diseño experimental

El diseño es DBCA (Bloques completos al azar) con 3 repeticiones. Se aleatoriza la ubicación de las especies dentro de los bloques. Hay una parcela que funciona como testigo, con 3 bloques y 3 repeticiones (sin arboles).

Figura 9

Croquis del ensayo

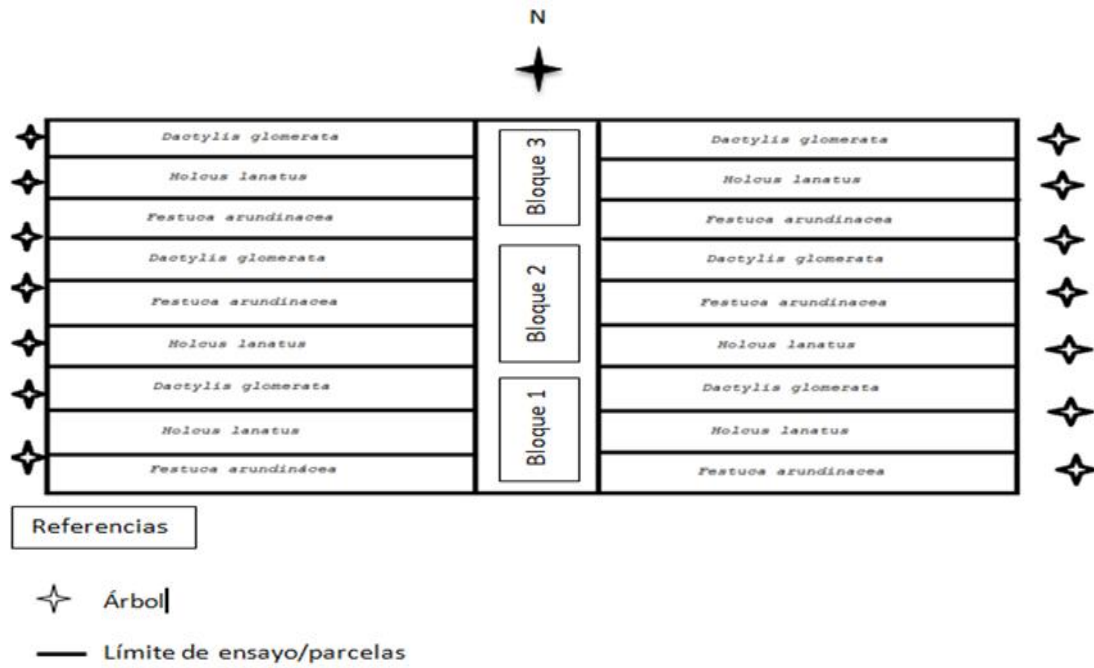
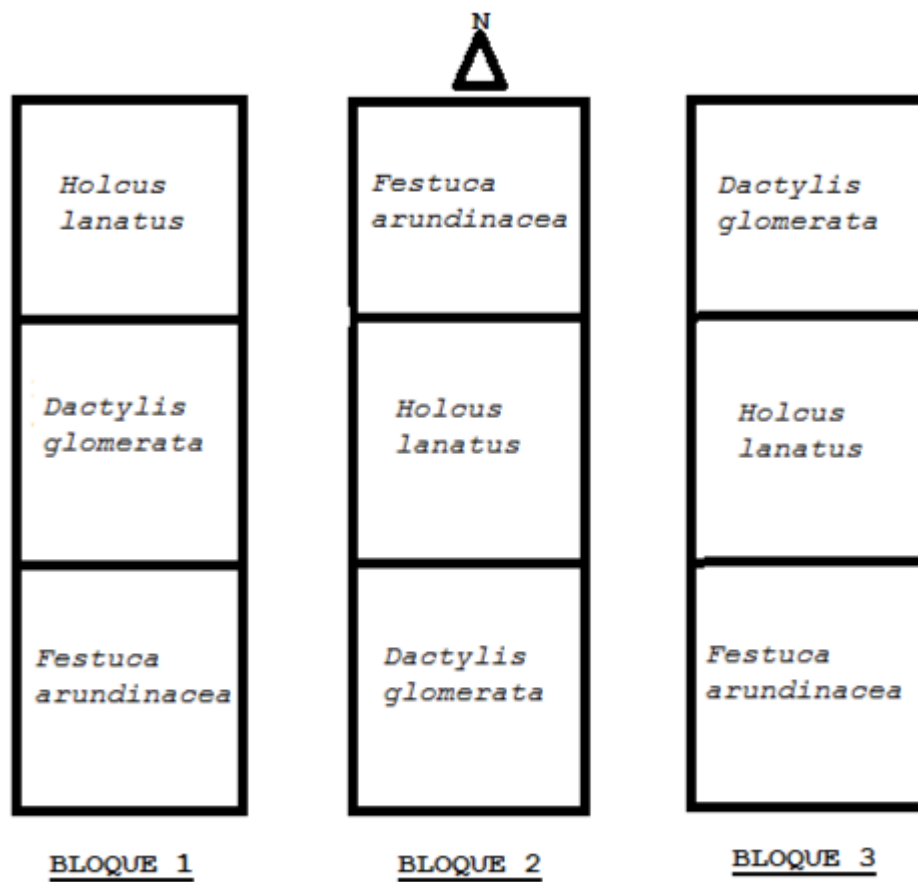


Figura 10*Croquis del testigo***Tabla 2***Descripción del componente forestal al comienzo de experimento*

Variable	20mN-S
DAP (cm)	28.1
Altura (m)	30.1
Altura de poda (m)	9.9
Longitud copa (m)	20.2

4.2 METODOLOGÍA EXPERIMENTAL

4.2.1 Variables evaluadas

4.2.1.1 F_m , F_o , F_v , IK , α , $ETR_{max.}$, F_v/F_m

Se realiza el estudio de la fluorescencia in situ de la Clorofila, por medio del pulso de la fluorimetría con amplitud modulada para entender cómo las plantas responden a diferentes intensidades lumínicas. Estas curvas representan la relación entre la tasa de fotosíntesis y la densidad de flujo fotónico (DFF) incidente sobre las hojas. Las mediciones fueron realizadas en una hoja joven completamente expandida en cada una de las 3 posiciones predefinidas de las parcelas (centro y bordes del callejón), con un Fluorómetro portátil marca PAM 2500 cuyo fabricante es Heinz Walz GmbH, Alemania. La primera medición con Fluorómetro se hizo el 6 de Noviembre. La segunda medición se hizo el 10 y 11 de Noviembre.

Las variables determinadas para estudiar morfología son; filocron, tasa de expansión foliar, tasa de aparición foliar, tasa de senescencia, N° de hojas vivas por macollo, y largo medio de hoja. Finalmente se presenta la producción de materia seca para la primavera. Las variables anteriormente mencionadas se miden con regla, sobre 10 macollos marcados con alambres de colores, sobre una transecta, ubicadas en las tres posiciones de muestreo por parcela.

4.2.2 Análisis estadístico

Las variables medidas se analizan con el apoyo del software estadístico INFOSTAT® a través de las funciones de análisis de varianza y en el caso de existir diferencias entre tratamientos se estudia las mismas mediante pruebas de comparación múltiple de medias (x) a través de LSD Fisher (DMS) o Tukey con una significancia de 95%. Las variables para curvas de respuesta de ETR vs PAR son trabajadas vía no paramétrica, (prueba Friedman), tras constatar que no cumplen con los supuestos de ANAVA. La variable tasa de senescencia (TS), número de hojas vivas (NHV), y largo medio de hojas (LMH), dado que cumplen con los supuestos requeridos, se analizan vía ANAVA. Tasa de aparición foliar (TAF), Tasa de expansión foliar (TEF) y Filocrón fueron analizadas con prueba de Friedman.

Modelo estadístico

$$Y_{ij} = \mu + \beta_j + t_i + t_k + \varepsilon_{ij}$$

Dónde:

Y = corresponde a la variable de interés.

μ = es la media general.

β_j = es el efecto del j-ésimo bloque (B1; B2; B3).

t_i = es el efecto del i-ésimo tratamiento (especie).

$i = 1; 2; 3$; (especies)

$j = 1; 2; 3$ (bloques).

t_k = efecto de la k-ésima transecta.

$k = A; B; C$ (transectas/posiciones).

ε_{ij} = error experimental.

Hipótesis estadísticas

$H_0: T_1 = T_2 = T_3$

$H_a: \text{Al menos un } T_i \neq$

H_0 : las variables estudiadas son iguales para las 2 especies y tratamientos

H_a : existe diferencia entre especies al menos para una de las variables y/o tratamientos

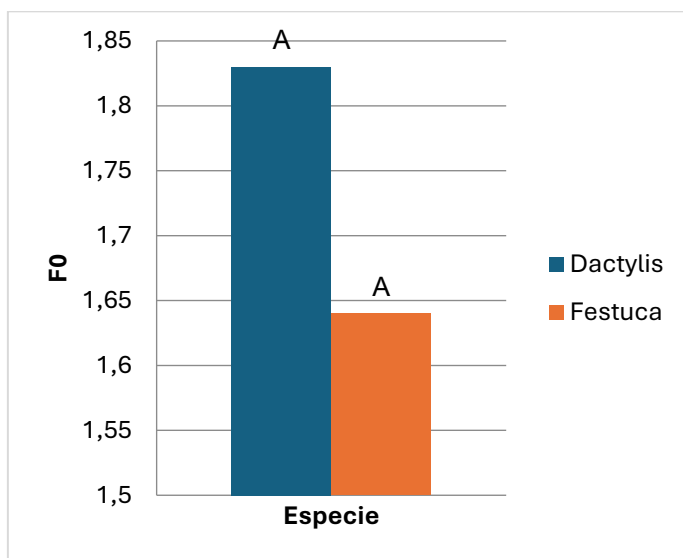
5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se presentan los resultados obtenidos primero para los parámetros de la fluorescencia y posteriormente los resultados de morfología. Se utilizan gráficos a los efectos de poder visualizar mejor las diferencias y se complementan con una descripción breve que explicita las diferencias o no entre especies o tratamientos según corresponda. No se presentan resultados para las interacciones posición x especie porque no fueron significativas.

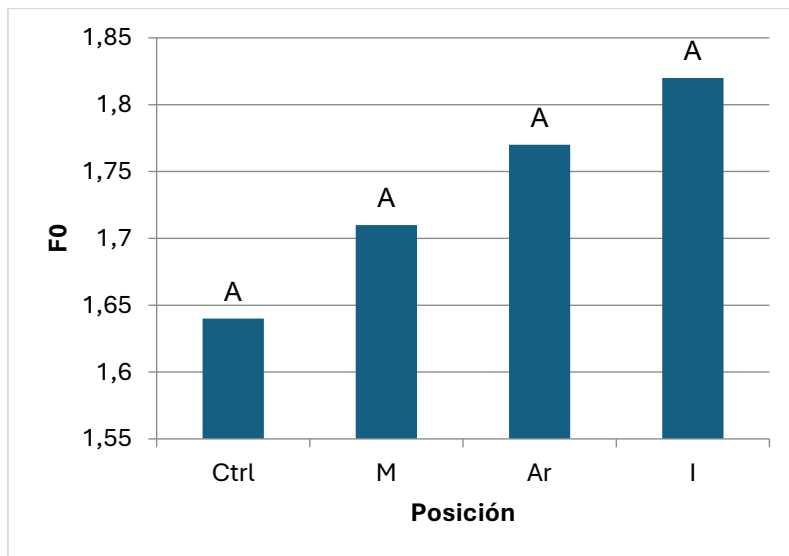
5.1 PARAMETROS DE AJUSTE DE CURVAS ETR VS PAR

Figura 11

F₀, según especie



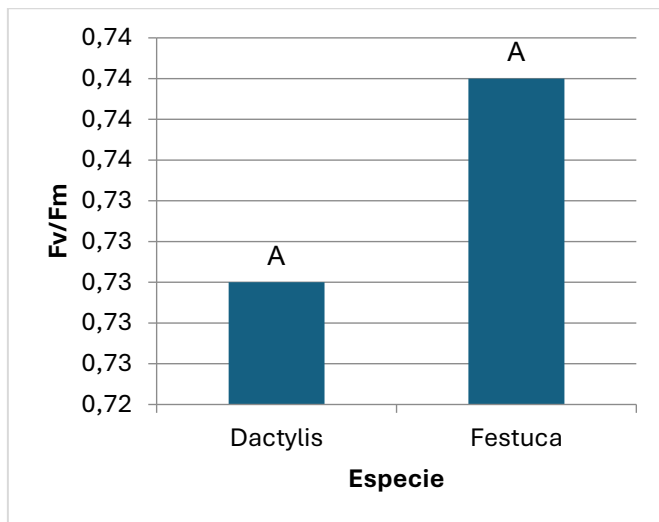
Nota. Nivel mínimo de fluorescencia de la clorofila (F₀) para las especies *D. glomerata* y *F. arundinacea*. Letras iguales sobre columnas, indican que no hay diferencia estadística significativa. P-valor 0.05

Figura 12*F₀, según posición*

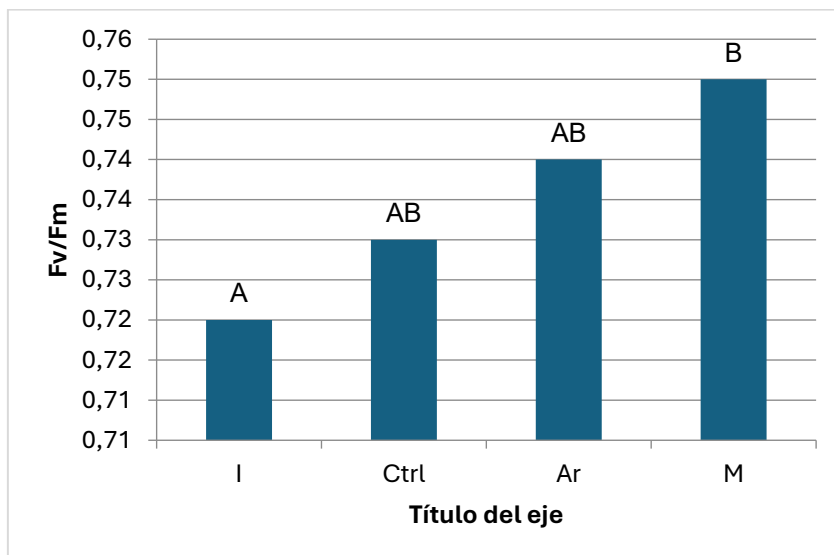
Nota. Fluorescencia basal para las posiciones Control (Ctrl), Medio de entrefila de árboles (M), Debajo de copas de árboles (Ar) y posición intermedia (I). Medias con letras iguales, no difieren estadísticamente.

El nivel mínimo de fluorescencia (F_0) no muestra diferencias estadísticas significativas entre especies (Figura 1) ni entre posiciones dentro del sotobosque. El aumento de F_0 se ha asociado a daños oxidativos y pérdidas de centros de reacción del PSII (Baker, 2008). Estos resultados indican que bajo las condiciones del ensayo no se produjeron procesos de daños en las membranas que determinen inactivación de centros de reacción.

Las diferencias obtenidas en las comparaciones por posición surgen de los requisitos de aclimatación a la oscuridad que dependen de si la hoja es de sol o de sombra, de modo que las hojas de pleno sol, las del testigo (Ctrl en la gráfica), emiten relativamente menos fluorescencia debido a la mayor cantidad de centros de reacción abiertos a baja intensidad lumínica. La posición intermedia (I) demuestra fotosistemas relativamente más sensibles a baja intensidad lumínica.

Figura 13*Fv/Fm, según especie*

Nota. Letras iguales sobre columnas indican que no se detectan diferencias estadísticas significativas entre las especies para Fv/Fm.

Figura 14*Fv/Fm, según posición*

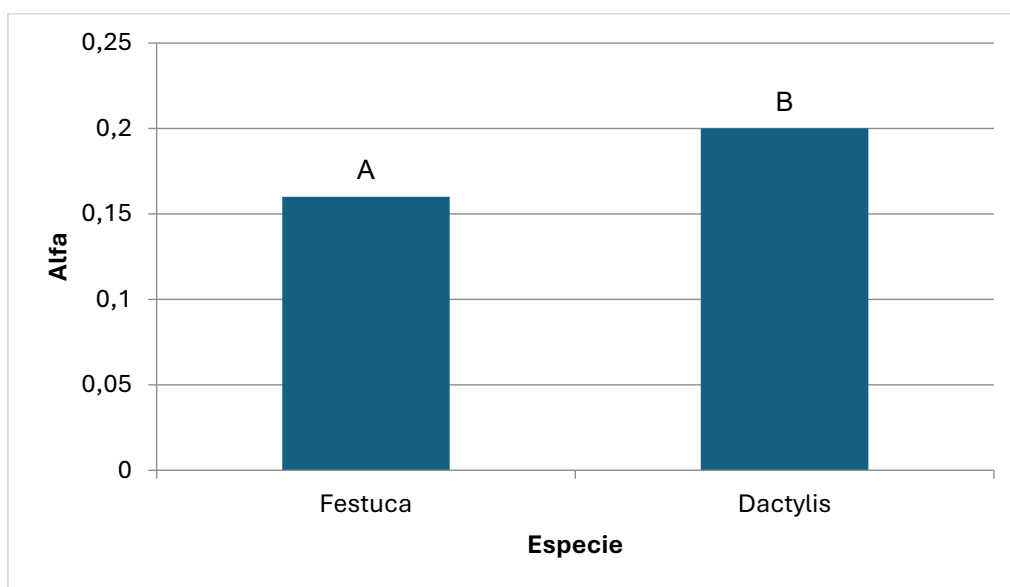
Nota. Medias con letras iguales, no difieren estadísticamente (p-valor 0,05). Control (Ctrl), Medio de entrefila de árboles (M), Debajo de copas de árboles (Ar) y posición intermedia (I). Medias con letras iguales, no difieren estadísticamente.

Para el máximo rendimiento cuántico fotoquímico del PSII (Fv/Fm) no se manifestaron diferencias entre las especies. Sin embargo, las gramíneas ubicadas en la

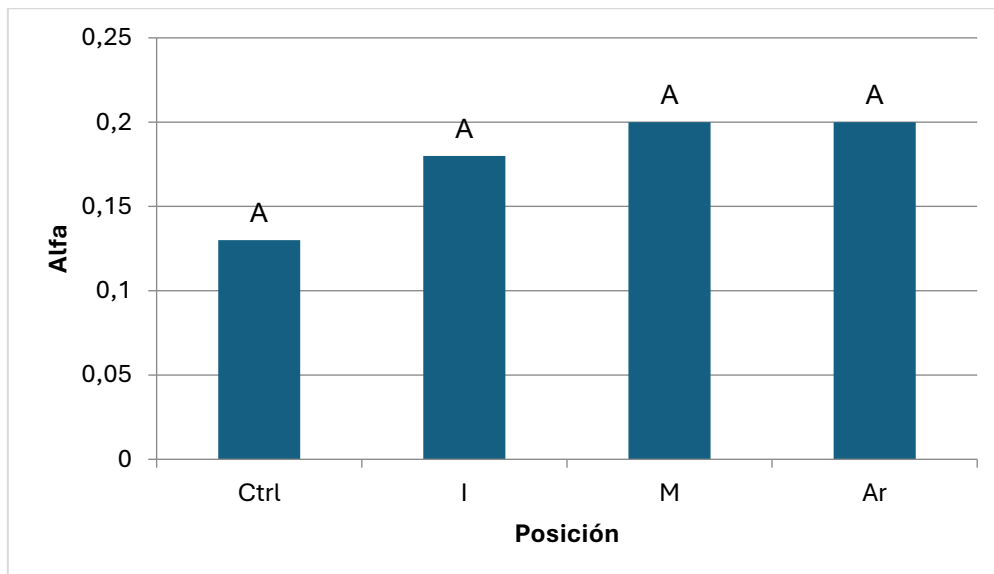
posición M mostraron mayor F_v/F_m respecto a las que se encuentran en posición intermedia (I). Esto indicaría que el máximo rendimiento cuántico del PSII es mayor en M promediando 0.75, que en I que alcanza 0.72. Todas las situaciones son inferiores a los 0.83 que alcanzan hojas sin estrés (Baker, 2008).

Figura 15

Alfa según especie



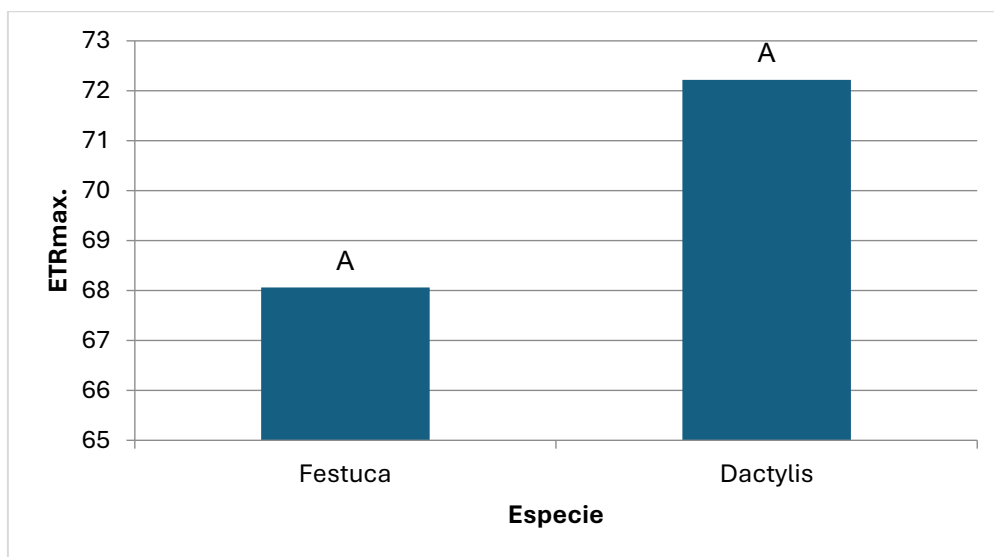
Nota. Letras diferentes sobre columnas indican diferencia estadística significativa entre especies.

Figura 16*Alfa, según posición*

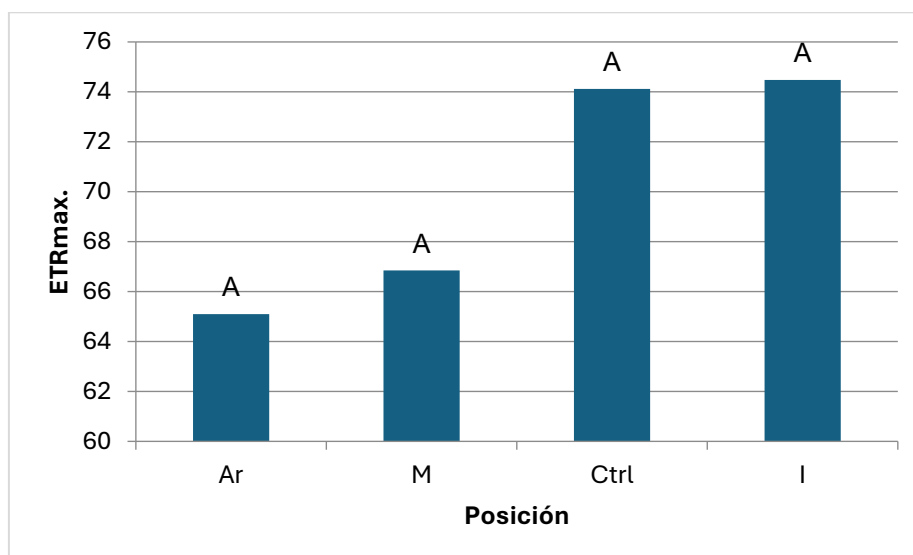
Nota. Medias con letras iguales, no difieren estadísticamente (p-valor 0,05). Control (Ctrl), Medio de entrefila de árboles (M), Debajo de copas de árboles (Ar) y posición intermedia (I).

Para la pendiente de la curva de respuesta de ETR a luz, se encontró diferencia estadística significativa entre especies, (p-valor 0,05), indicando que *D. glomerata* tiene una mayor eficiencia cuántica que *F. arundinacea*.

De la comparación entre posiciones se encontró un mayor α en las tres posiciones (I, M, Ar) bajo el dosel arbóreo respecto al control del experimento no existiendo diferencias estadísticas significativas.

Figura 17*ETRmax., según especie*

Nota. Letras iguales sobre columnas indican que no difieren estadísticamente las especies para Tasa relativa de transporte de electrones máxima (ETRmax.).

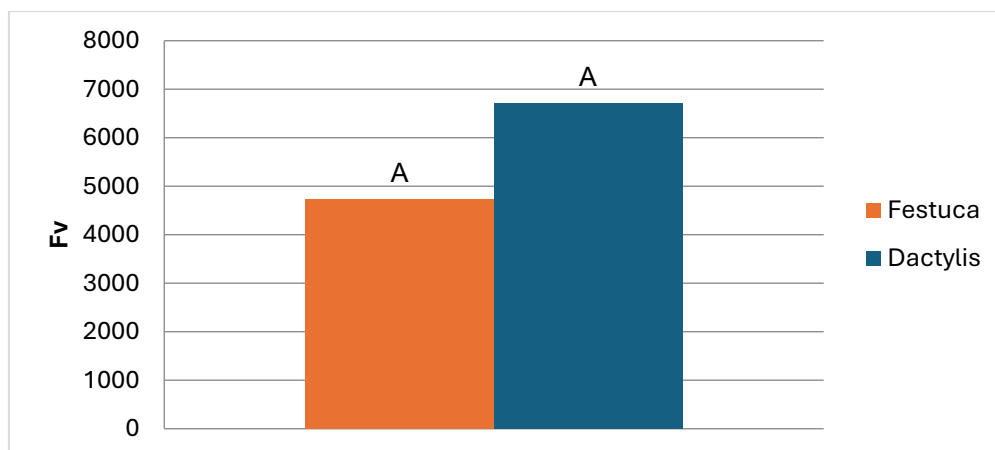
Figura 18*ETRmax., según posición*

Nota. Medias con letras iguales, no difieren estadísticamente (p-valor 0,05). Control (Ctrl), Medio de entrefila de árboles (M), Debajo de copas de árboles (Ar) y posición intermedia (I).

Para tasa relativa máxima de transporte de electrones (ETR Max.), no se encontraron diferencias estadísticas significativas entre *F. arundinacea* y *D. glomerata*. De igual manera en la comparación entre posiciones, tanto el control como la posición I, no difieren estadísticamente del resto como muestra la Figura 8.

Figura 19

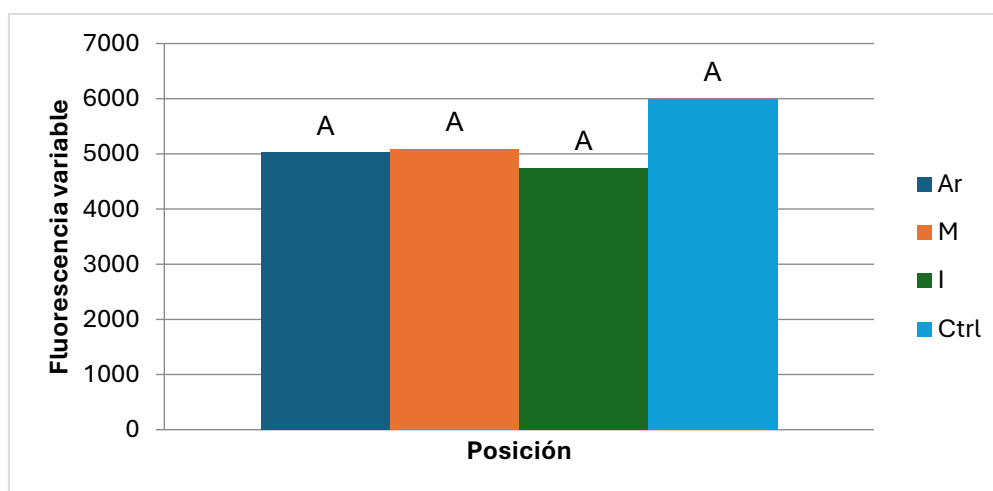
Fluorescencia variable (Fv), según especie



Nota. Letras iguales sobre columnas indican que no hay diferencia estadística significativa entre especies para fluorescencia variable (Fv).

Figura 20

Fluorescencia variable (Fv), según posición.

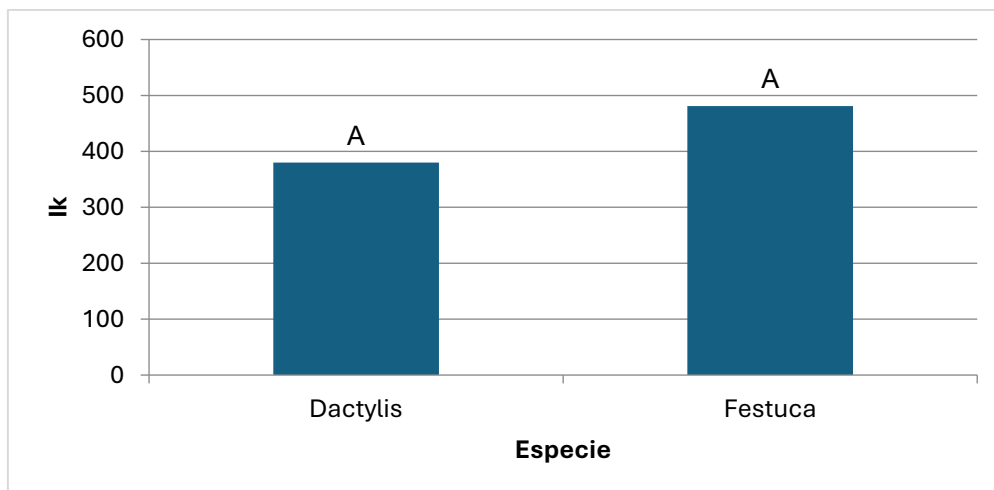


Nota. Letras iguales sobre columnas indican que no difieren estadísticamente las posiciones para Fluorescencia variable (p-valor 0,05). Control (Ctrl), Medio de entrefila de árboles (M), Debajo de copas de árboles (Ar) y posición intermedia (I).

Fluorescencia variable se calcula a partir de fluorescencia mínima y máxima con muestras previamente aclimatadas a oscuridad. No se encuentran diferencias estadísticas significativas entre especies, ni tampoco entre niveles de cobertura (p-valor 0,05).

Figura 21

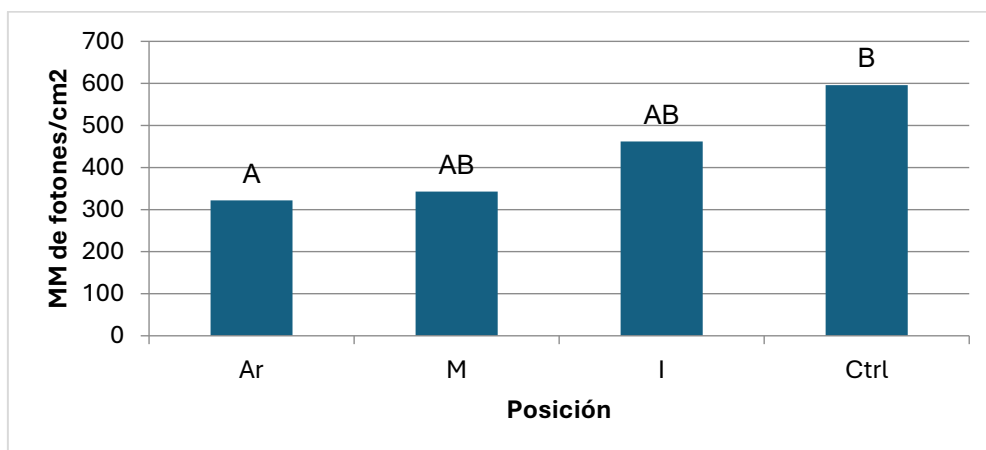
Luz de saturación (Ik), según especie



Nota. Letras iguales sobre columnas indican que no se encuentran diferencias estadísticas significativas entre especies para luz de saturación (Ik).

Figura 22

Luz de saturación (Ik), según posición



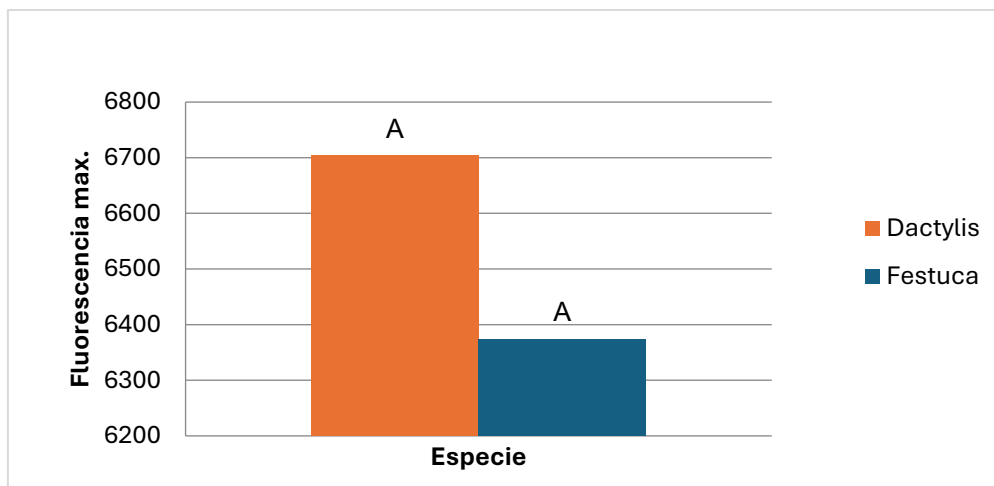
Nota. Medias con letras iguales, no difieren estadísticamente (p-valor 0,05). Control (Ctrl), Medio de entrefila de árboles (M), Debajo de copas de árboles (Ar) y posición intermedia (I).

Para luz de saturación se encuentra que no hay diferencias estadísticas significativas entre *D. glomerata* y *F. arundinacea*. Se encuentran diferencias estadísticas significativas (p-valor 0,05) para luz de saturación si se compara la posición Ar y Ctrl (control).

Estos resultados sobre mayor eficiencia cuántica en *D. glomerata* coinciden con lo citado por Kirchner et al. (2010), donde encontró una mayor adaptación fotosintética bajo sombra. Esta diferencia refleja una mayor plasticidad fisiológica de la especie frente a condiciones lumínicas limitantes.

Figura 23

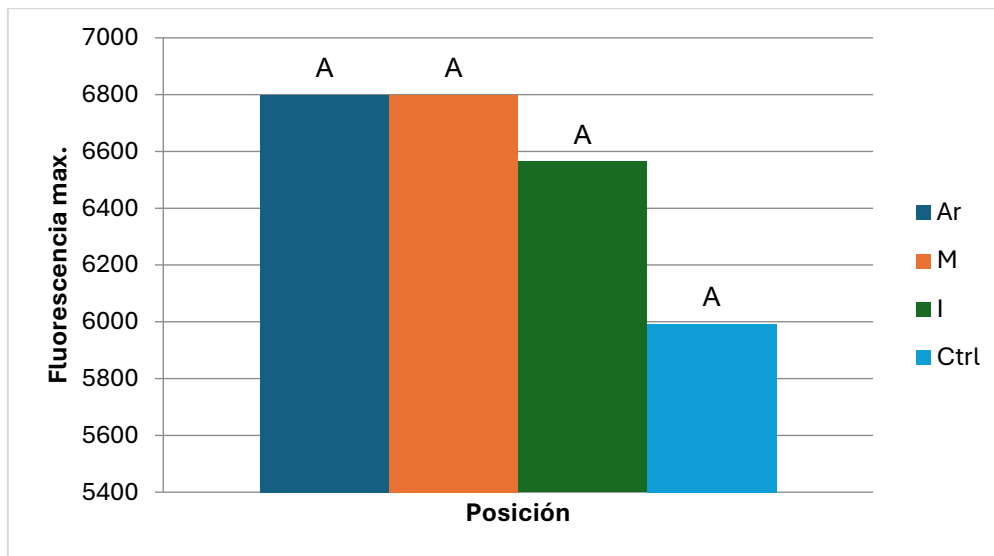
Fluorescencia máxima (Fm) según especie



Nota. Medias con letras iguales, no difieren estadísticamente (p-valor 0,05).

Figura 24

Fluorescencia máxima (Fm), según posición



Nota. Medias con letras iguales, no difieren estadísticamente (p-valor 0,05). Control (Ctrl), Medio de entrefila de árboles (M), Debajo de copas de árboles (Ar) y posición intermedia (I).

Para nivel máximo de fluorescencia (Fm) provocado por un fuerte pulso de luz que cierra todos los centros de reacción del PSII, se observó una relativa mayor capacidad de *F. arundinácea* a tener un mayor número de fotosistemas abiertos a altas irradiancias, aunque para este parámetro, no se encuentran diferencias estadísticas significativas entre especies.

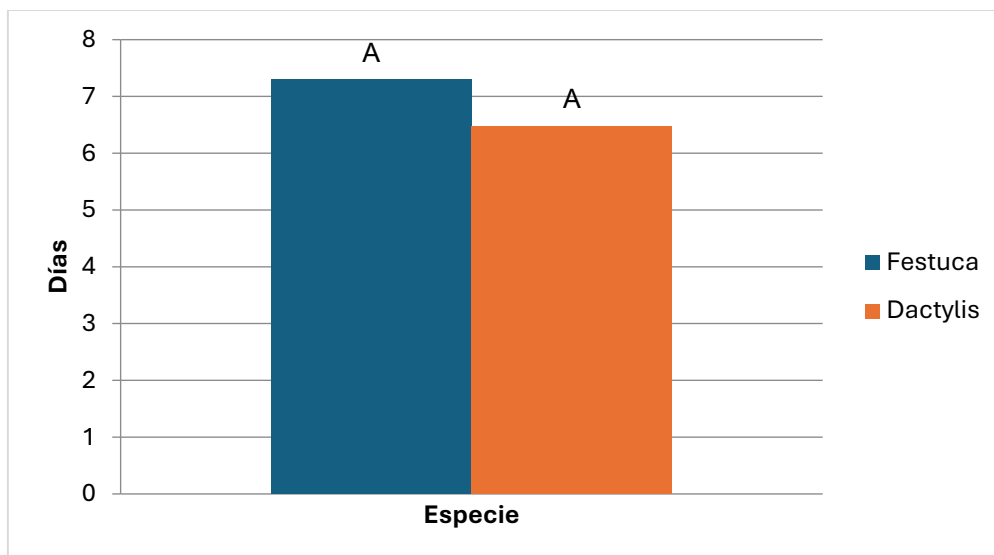
De la comparación de medias por posición (Figura 14) resulta una mayor emisión de fluorescencia máxima para la posición Ar (aledaña a árboles) y M (media) y la menor emisión es para Ctrl (el control). No hay diferencias estadísticas entre medias por posición (p-valor 0,05).

5.2 DETERMINACIONES MORFOLOGÍA

5.2.1 Filocrón

Figura 25

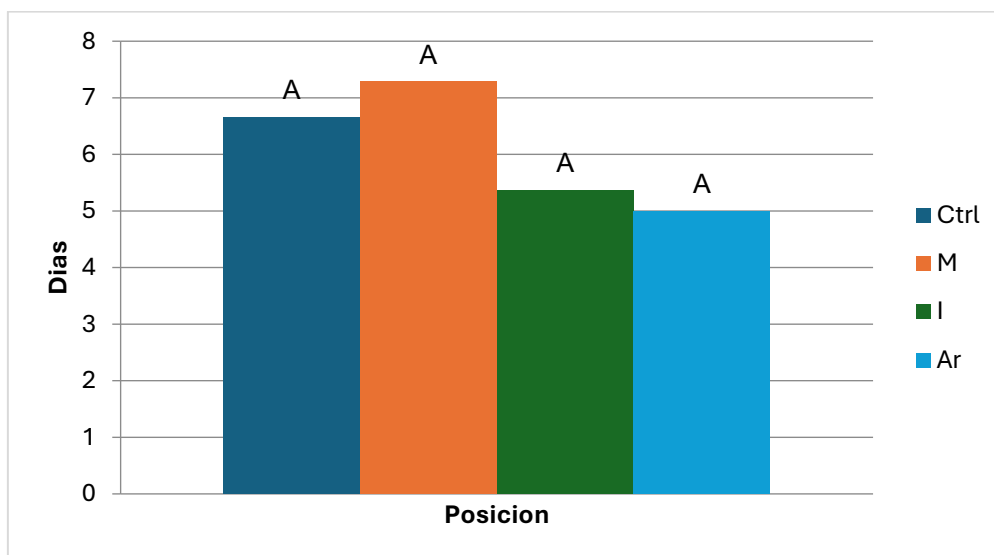
Filocrón, según especie



Nota. Medias con letras iguales, no difieren estadísticamente (p-valor 0,05).

Figura 26

Filocrón, según posición



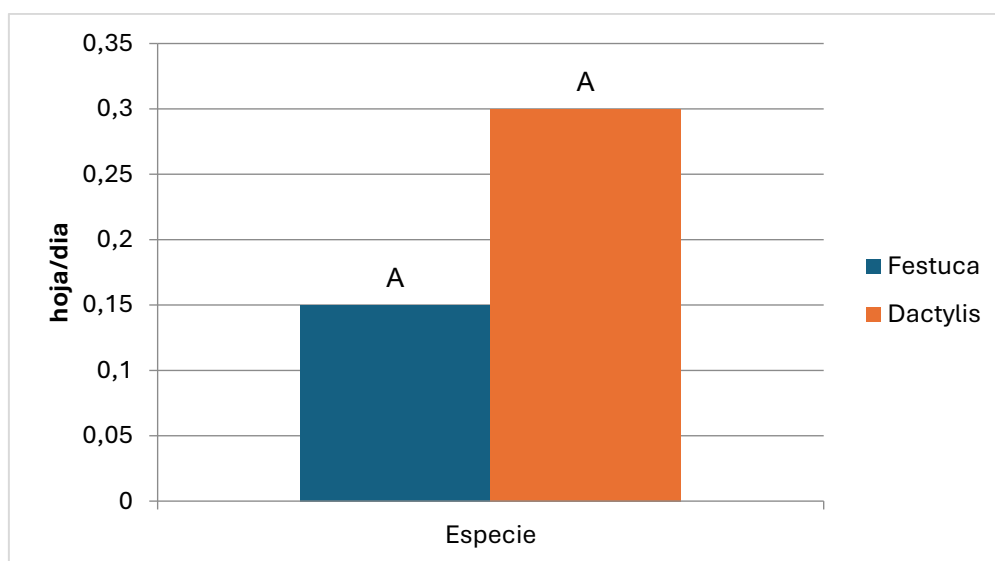
Nota. Medias con letras iguales, no difieren estadísticamente (p-valor 0,05). Control (Ctrl), Medio de entrefila de árboles (M), Debajo de copas de árboles (Ar) y posición intermedia (I).

No se encontraron diferencias estadísticas significativas entre especies ni entre niveles de cobertura, aunque se aprecia un incremento relativo de filocrón para la posición media (M) respecto del control, estos resultados no son coincidentes con los reportados en Brasil donde el filocrón aumenta para las especies creciendo con régimen de sombreado respecto de las plantas creciendo a pleno sol (Baldiissera et al., 2014).

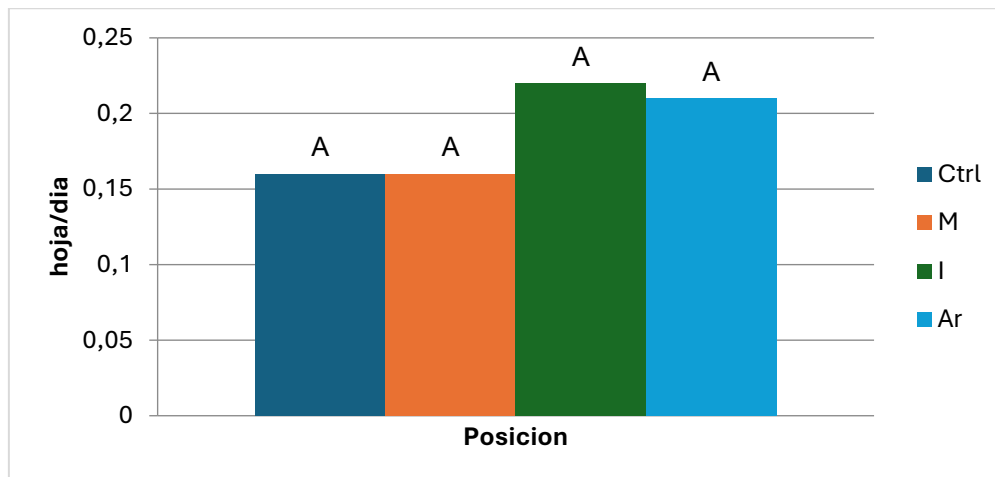
5.2.2 Tasa de aparición foliar

Figura 27

Tasa de aparición foliar (TAF), según especie



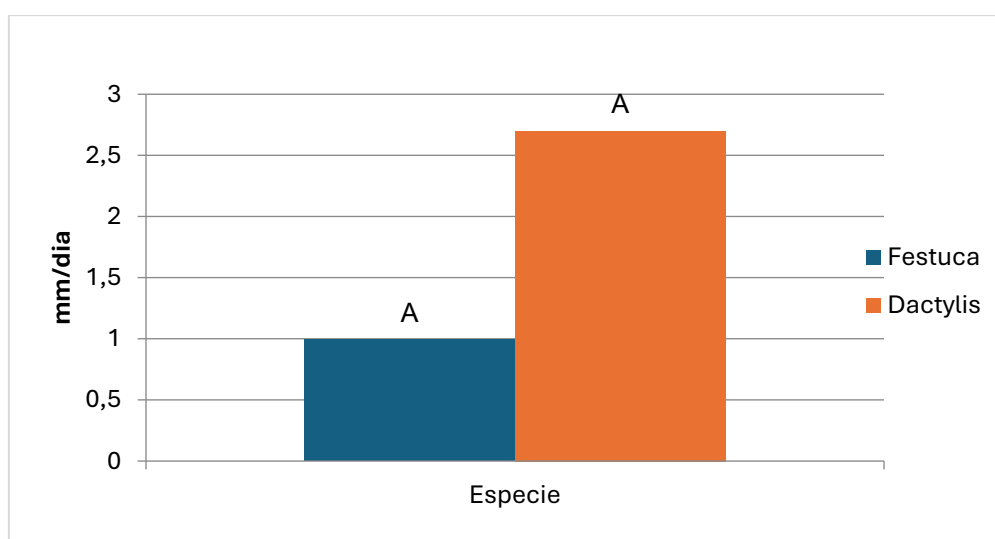
Nota. Medias con letras iguales, no difieren estadísticamente (p-valor 0,05).

Figura 28*Tasa de aparición foliar (TAF), según posición*

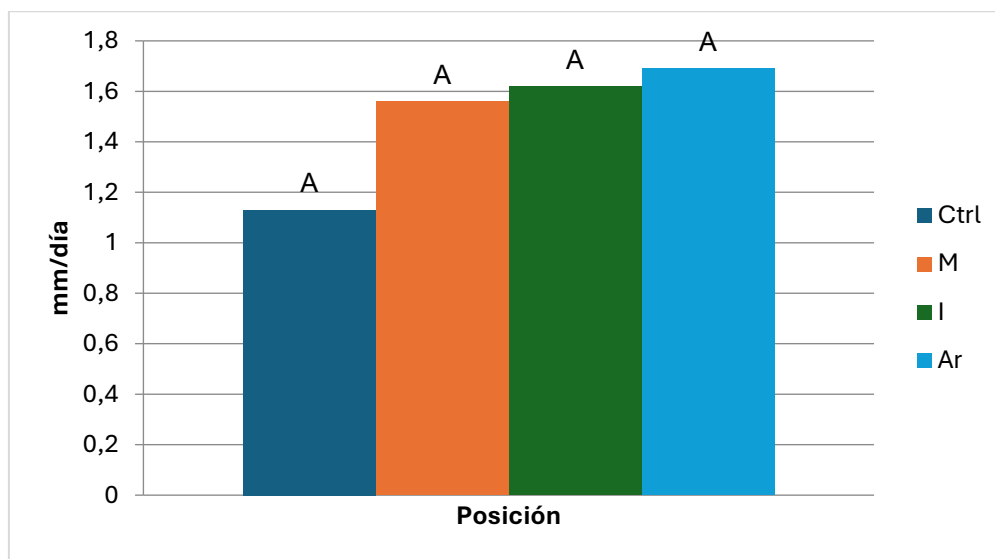
Nota. Medias con letras iguales, no difieren estadísticamente (p-valor 0,05). Control (Ctrl), Medio de entrefila de árboles (M), Debajo de copas de árboles (Ar) y posición intermedia (I).

No se encuentran diferencias estadísticas significativas para tasa de aparición foliar en el periodo relevado tanto para especies como para niveles de cobertura ($p > 0,05$).

5.2.3 Tasa de expansión foliar

Figura 29*Tasa de expansión foliar (TEF), según especie*

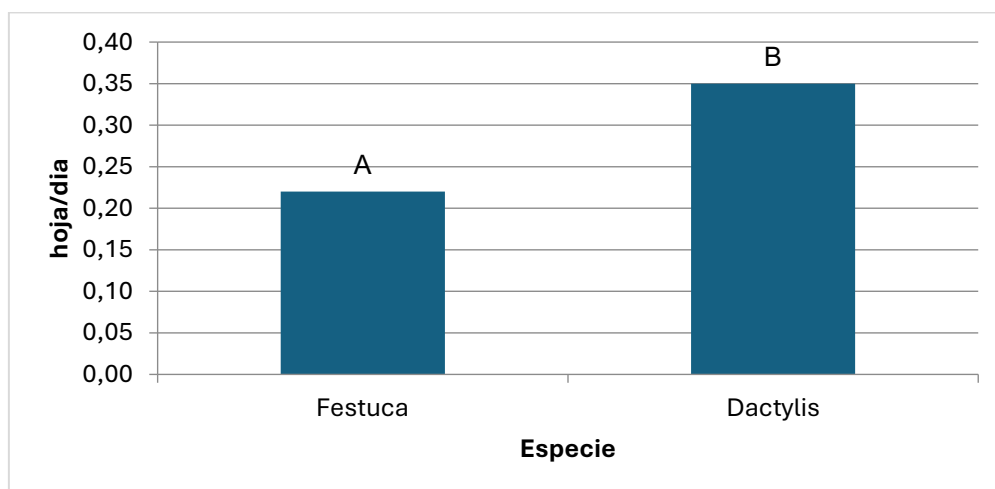
Nota. Medias con letras iguales, no difieren estadísticamente (p-valor 0,05).

Figura 30*Tasa de expansión foliar (TEF), según posición*

Nota. Medias con letras iguales, no difieren estadísticamente (p -valor 0,05). Control (Ctrl), Medio de entrefila de árboles (M), Debajo de copas de árboles (Ar) y posición intermedia (I).

No se encontraron diferencias estadísticas significativas para tasa de expansión foliar en el periodo relevado tanto para especies como para niveles de cobertura ($p > 0,05$).

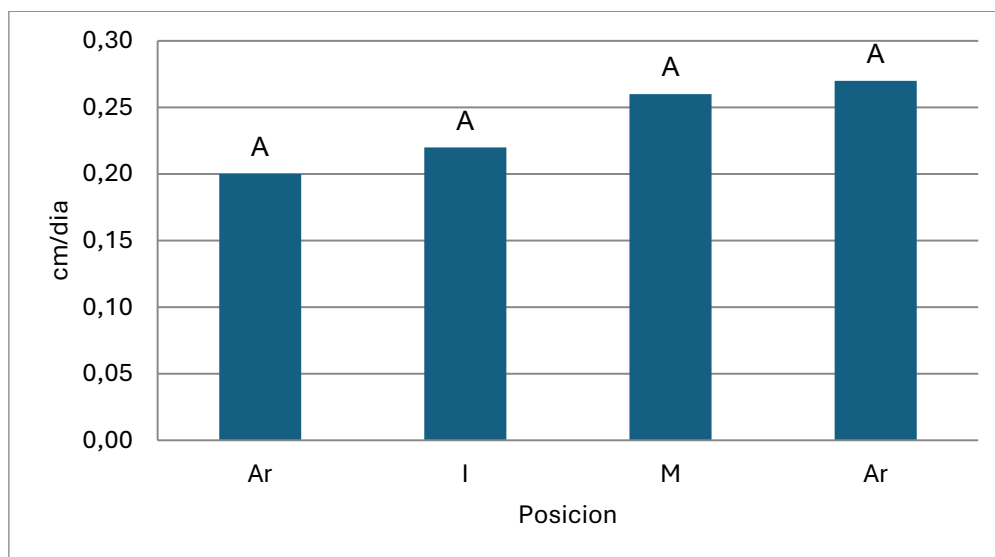
5.2.4 Tasa de senescencia

Figura 31*Tasa de senescencia, según especie.*

Nota. Medias con una letra en común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Figura 32

Tasa de senescencia, según posición.



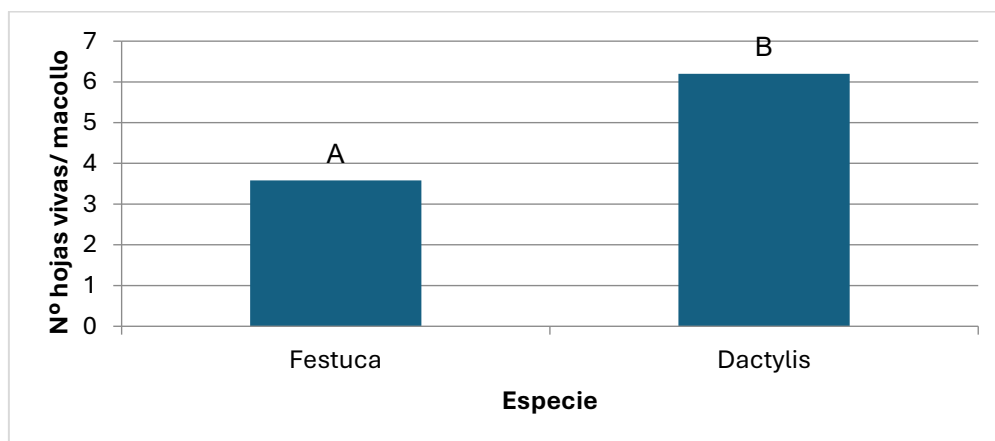
Nota. Medias con una letra en común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$). Control (Ctrl), Medio de entrefila de árboles (M), Debajo de copas de árboles (Ar) y posición intermedia (I).

Hay diferencia estadística significativa para tasa de senescencia entre especies, siendo mayor en *D. glomerata*. No hay diferencias estadísticas significativas entre posiciones comparadas.

5.2.5 Numero de hojas vivas/macollo

Figura 33

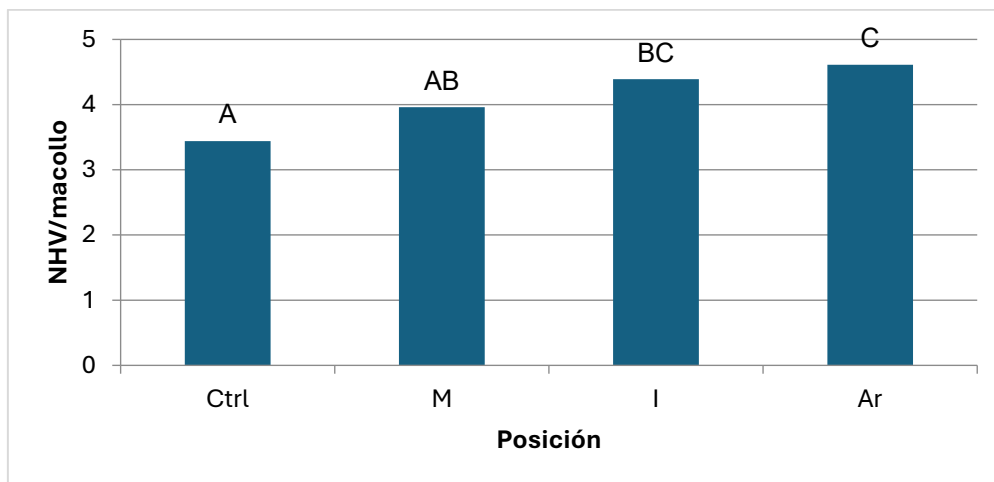
Numero de hojas vivas/macollo (NHV), según especie



Nota. Medias con una letra en común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Figura 34

Numero de hojas vivas (NHV), según posición



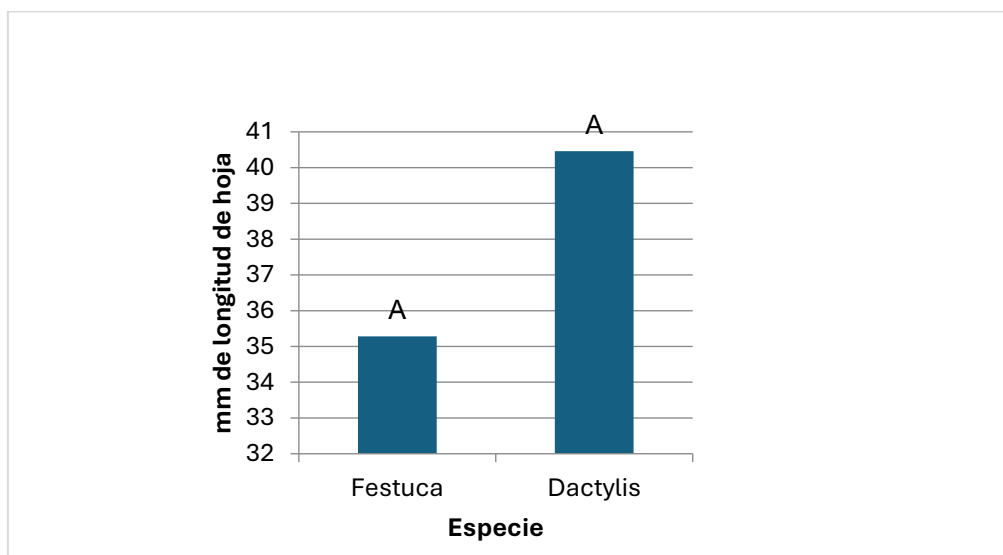
Nota. Medias con una letra en común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$). Control (Ctrl), Medio de entrefila de árboles (M), Debajo de copas de árboles (Ar) y posición intermedia (I).

Hay diferencias significativas entre especies, mostrando un mayor número de hojas vivas/macollo *D. glomerata*. También se encontró una diferencia significativa entre posiciones para número de hojas vivas, siendo la posición Ar (zona aledaña a árboles), la que mayor número de hojas viva tiene, siendo el control (experimento a pleno sol), quien muestra el menor número de hojas vivas para la primavera. El aumento en el número de hojas vivas en *D. glomerata* en este estudio coincide con Gobbi et al. (2010) y Varella (2012), quienes señalaron que esta especie compensa las condiciones de sombra mediante una mayor tasa de aparición y longevidad foliar. Esto podría explicar su mejor desempeño relativo en comparación con *F. arundinacea*.

5.2.6 Largo medio de hoja

Figura 35

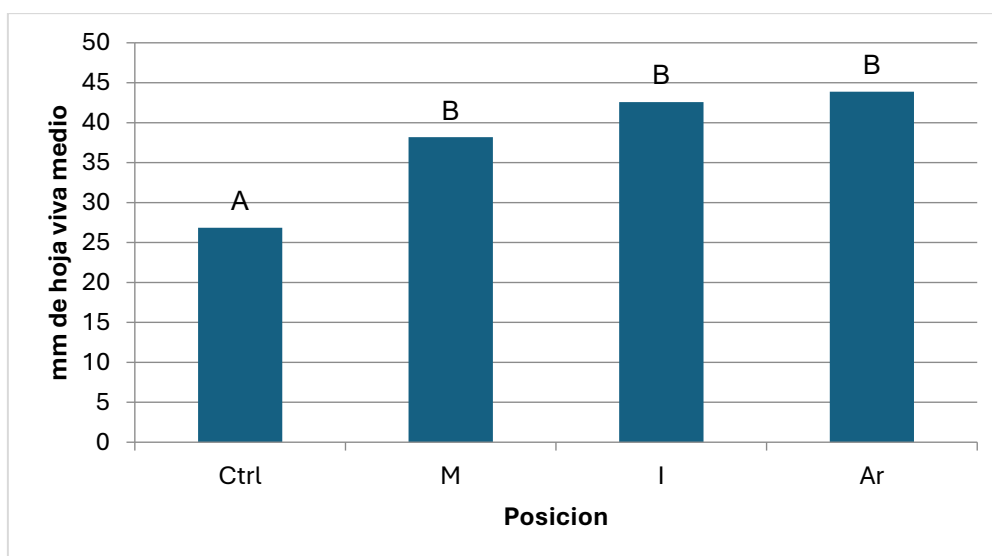
Largo medio de hoja (LMH), según especie



Nota. Medias con una letra en común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Figura 36

Largo medio de hoja (LMH), según posición



Nota. Medias con una letra en común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$). Control (Ctrl), Medio de entrefila de árboles (M), Debajo de copas de árboles (Ar) y posición intermedia (I).

Para la variable Largo medio de hoja, no hubo diferencia estadística significativa entre especies, tampoco entre posiciones. Si se compara el control con el experimento, aparecen diferencias significativas a favor de posición I, M, Ar demostrando la capacidad de elongación de hoja para ambas gramíneas ante la presencia de árboles.

Según posición y especie se reportó que *F. arundinacea* en posición Ar (bajo cubierta arbórea) elongó más hoja que en posición I y M. *D. glomerata* en posición I y Ar (pleno sol y bajo cubierta arbórea respectivamente) demostraron mayores largos de hoja respecto a la posición M (posición media), con diferencias estadísticas significativas. Estas diferencias entre posiciones se le podrían atribuir a factores locales no controlados, o a la distribución espacio temporal variable de radiación solar.

En el control se encontró diferencia estadística significativa entre especies, mostrando mayor largo promedio de hoja la especie *D. glomerata*.

Comparando experimento vs control se encontró diferencias estadísticas significativas a favor del experimento, con largos promedio de hojas mayor. Se observó una reducción de un 35% en la longitud de hojas creciendo a pleno sol respecto a hojas con algún grado de cobertura. Estas diferencias podrían ser explicadas por la presencia de árboles y el microclima que generan a nivel de suelo para el crecimiento y desarrollo de estas gramíneas. En concordancia con lo anterior, Pereira et al. (2018), reportaron modificaciones en hojas de *D. glomerata* en intenso sombreado y la longitud de la lámina foliar se reduce en un 22%, mientras que en esta investigación se observó una reducción de 37% en la longitud de hojas para *D. glomerata* a pleno sol respecto de hojas en cobertura. Las diferencias encontradas son atribuidas mayormente a diferencias en las condiciones de sombreado.

La elongación foliar observada en este experimento también coincide con Lin et al. (2001) que demostró que *D. glomerata* aumenta su longitud foliar en respuesta al sombreado. Este fenómeno refleja una adaptación morfológica para mejorar la eficiencia en la captación de luz bajo condiciones de baja radiación.

6 CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en este estudio confirman que la presencia del componente arbóreo en sistemas silvopastoriles genera modificaciones significativas en ciertas variables morfológicas y fisiológicas de *Festuca arundinacea* y *Dactylis glomerata*. Se observó un incremento en el número de hojas vivas por macollo (NHV) y en el largo medio de hoja (LMH) en posiciones influenciadas por el sombreado, lo cual evidencia mecanismos de aclimatación de las especies forrajeras a condiciones de menor disponibilidad lumínica. Asimismo, se detectaron diferencias interespecíficas en eficiencia cuántica, con *D. glomerata* mostrando una mayor α , lo que sugiere un mejor desempeño fotosintético bajo sombra.

Además, el análisis de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) reveló una marcada reducción en el sotobosque en comparación con el ambiente a cielo abierto, con patrones temporales distintos según la posición relativa a las filas de árboles. Esta dinámica microclimática, aunque no fue el foco central del trabajo, proporciona una base para explicar en parte las respuestas observadas en las especies evaluadas. La integración de mediciones fisiológicas con variables microambientales aporta evidencia del potencial adaptativo de las forrajeras en sistemas mixtos.

La implementación de sistemas silvopastoriles bien diseñados, que contemplen el espaciamiento adecuado entre árboles y un manejo integrado de componentes, representa una estrategia viable para diversificar la producción, mejorar el uso del suelo y mitigar riesgos productivos. La sinergia entre el componente arbóreo y las pasturas puede traducirse en beneficios ecológicos y económicos, siempre que se profundice en el conocimiento de las interacciones entre sombra, microclima y respuesta de las especies forrajeras. Este estudio constituye un primer aporte en esa dirección, y destaca la necesidad de investigaciones a largo plazo que permitan comprender la evolución de estos sistemas complejos en condiciones reales de producción.

7 BIBLIOGRAFÍA

- Aldeta, A., Dutra da Silveira, L., & Ramos, B. (2017). *Productividad invierno-primaveral de praderas mezclas de Festuca arundinacea y Dactylis glomerata en su segundo año de vida* [Trabajo final de grado]. Universidad de la República.
- Altamirano, A., Da Silva, H., Durán, A., Echevarría, A., Panario, D., & Puentes, R. (1976). *Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay: Vol. 1. Clasificación de suelos del Uruguay*. MAP.
- Alves, M. I. (2005). *Efeitos a posteriori dos défices hídricos sobre a actividade fotossintética: Mecanismos de fotoproteção e sistema enzimático antioxidante* [Disertación doctoral, Universidade do Algarve]. UAlg.
<http://hdl.handle.net/10400.1/3326>
- Baker, N. R. (2008). Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 89-113.
- Baldissera, T. C., Pontes, L. D. A. S., Barro, R. S., Giostri, A. F., Guera, K. C. S., Michetti, M., da Silva, V. P., & de Carvalho, P. C. F. (2014). Phyllochron and leaf lifespan of four C4 forage grasses cultivated in association with trees. *Tropical Grasslands*, 2, 12-14.
- Beraza Sánchez, S., Guerisoli Pereira, G., & Rodríguez Echenique, E. (2017). *Morfogénesis en Festuca arundinacea y Dactylis glomerata* [Trabajo final de grado]. Universidad de la República.
- Bonino, L., & da Rosa, E. (2016). *Evaluación de la producción de tres mezclas forrajeras bajo un dosel arbóreo de Pinus taeda* [Trabajo final de grado]. Universidad de la República.
- Bossi, J., Ferrando, L., Montaña, J., Campal, N., Morales, H., Gancio, F., Schipilov, A., Piñeiro, D., & Sprechman, P. (1998). *Carta geológica del Uruguay escala 1/500.000*. Universidad de la República.
- Castaño, J. P., Giménez, A., Ceroni, M., Furest, J., & Aunchayna, R. (2011). *Caracterización agroclimática del Uruguay 1980–2009*. INIA.
<https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/2538/1/18429021211104157.pdf>
- Cruz, P. (1997). Effect of shade on the carbon and nitrogen allocation in a perennial tropical grass: *Dichanthium aristatum*. *Journal of Experimental Botany*, 48(1), 15-24.
- Fassola, H. E., Lacorte, S. M., Pachas, A. N., & Pezzuti, R. (2005). Factores que influncian la producción de biomasa forrajera de *Axonopus jesuiticus* bajo dosel de *Pinus taeda* L., en el noreste de Corrientes. RIA. *Revista de Investigación Agropecuaria*, 34, 21-38.
<https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=86434302>

- Fedrico, J. K., Benítez, V., Cruz, R. S., Posse, J. P., Barro, R. S., Hernández, J., Mantero, C., Morales Olmos, V., Silveira, E. D., & Viñoles, C. (2018). Oportunidades y desafíos para los sistemas silvopastoriles en Uruguay. *Veterinaria (Montevideo)*, 54(209), 20-30.
- Gallo, L. (2006). Sistemas silvopastoriles. *Revista del Plan Agropecuario*, (119), 30-32. https://www.planagropecuario.org.uy/publicaciones/revista/R119/R119_30.pdf
- Gobbi, K. F., García, R., Garcez Neto, A. F., Pereira, O. G., & Rocha, G. C. (2010). Valor nutritivo do capim-braquiária e do amendoim forrageiro submetidos ao sombreamento. *Archivos de Zootecnia*, 59(227), 379-390. <https://scielo.isciii.es/pdf/azoo/v59n227/art6.pdf>
- González Moreno, S., Perales Vela, H., & Salcedo Álvarez, M. O. (2008). La fluorescencia de la clorofila *a* como herramienta en la investigación de efectos tóxicos en el aparato fotosintético de plantas y algas. *Revista de Educación Bioquímica*, 27(4), 119-129. <https://www.redalyc.org/pdf/490/49011464003.pdf>
- Kalaji, H. M., Jajoo, A., Oukarroum, A., Brestic, M., Zivcak, M., Samborska, I. A., Cetner, M. D., Łukasik, I., Goltsev, V., Ladle, R. J., Dąbrowski, P., & Ahmad, P. (2014). The use of chlorophyll fluorescence kinetics analysis to study the performance of photosynthetic machinery in plants. En P. Ahmad & S. Rasool (Eds.), *Emerging technologies and management of crop stress tolerance* (Vol. 2, pp. 347-384). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800875-1.00015-6>
- Kirchner, R., Soares, A. B., Sartor, L. R., Adami, P. F., Migliorini, F., & Fonseca, L. (2010). Desempenho de forrageiras hibernais sob distintos níveis de luminosidade. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 39(11), 2371-2379. <https://doi.org/10.1590/S1516-35982010001100009>
- Levitt, J. (1980). *Responses of plants to environmental stresses*. Academic Press.
- Lin, C. H., McGraw, M. L., George, M. F., & Garrett, H. E. (2001). Nutritive quality and morphological development under partial shade of some forage species with agroforestry potential. *Agroforestry Systems*, 53(3), 269-281. <https://doi.org/10.1023/A:1013323409839>
- Lu, T., Yu, H., Li, Q., Chai, L., & Jiang, W. (2019). Improving plant growth and alleviating photosynthetic inhibition and oxidative stress from low-light stress with exogenous GR24 in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) seedlings. *Frontiers in Plant Science*, 10, Artículo e490. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00490>
- Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence: A practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(345), 659-668. <https://doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659>

- Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. (2020). *Descripción de grupos CONEAT*. https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/2020-03/Descripci%C3%B3n%20de%20Grupos%20de%20suelos%20CONEAT_0.pdf
- Nair, P. K. R. (1985). Classification of agroforestry systems. *Agroforestry Systems*, 3, 97-128. <https://doi.org/10.1007/BF00122638>
- Nilsen, E. T., & Orcutt, D. M. (1996). *The physiology of plants under stress: Abiotic factors*. Wiley.
- Paciullo, D. S. C., Fernandes, P. B., Gomide, C. A. de M., de Castro, C. R. T., de Souza Sobrinho, F., & de Carvalho, C. A. B. (2011). The growth dynamics in *Brachiaria* species according to nitrogen dose and shade. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 40(2), 270-276. <https://doi.org/10.1590/S1516-35982011000200006>
- Paez Altesor, F., Salvo Vera, J., & Zaballa Lotito, M. (2021). *Caracterización microclimática y desempeño forrajero de Lolium multiflorum en un sistema silvopastoril de Eucalyptus dunni* [Trabajo final de grado]. Universidad de la República.
- Pereira, K. A., Anésio, A. H. C., Lobo, U. G. M., de Oliveira, A. R., & Campos, J. C. D. (2018). Parâmetros anatômicos, morfológicos e fisiológicos de forrageiras cultivadas em sistema agrossilvipastoril: Uma revisão. *Revista Em Agronegócio e Meio Ambiente*, 11(4), 1333-1355. <https://doi.org/10.17765/2176-9168.2018v11n4p1333-1355>
- Peri, P. L., Moot, D. J., & McNeil, D. L. (2003). An integrated model for predicting maximum net photosynthetic rate of cocksfoot (*Dactylis glomerata*) leaves in silvopastoral systems. *Agroforestry Systems*, 58(3), 173-183. <https://doi.org/10.1023/A:1026032721425>
- Pezo, D., & Ibrahim, M. (1999). *Sistemas silvopastoriles*. CATIE.
- Pezzopane, J. R. M., Bosi, C., Nicodemo, M. L. F., Santos, P. M., da Cruz, P. G., & Parmejiani, R. S. (2015). Microclimate and soil moisture in a silvopastoral system in southeastern Brazil. *Bragantia*, 74(1), 110-119. <https://doi.org/10.1590/1678-4499.0334>
- Rodríguez, J. (2008). *Caracterización del proceso de hidrofobicidad en suelos afectados a la forestación con Eucalyptus sp. y Pinus sp: Primera aproximación* [Trabajo final de grado]. Universidad de la República.

- Sancho, L., Arocena, I., & Ordeig, L. (2021). *Definición, caracterización y cuantificación del área bajo sistemas silvopastoriles, para el seguimiento de las contribuciones establecidas en la contribución determinada a nivel nacional de Uruguay*. MGAP. https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/2021-04/informe_final.pdf
- Silveira, L., Alonso, J., & Martínez, L. (2006). Efecto de las plantaciones forestales sobre el recurso agua en el Uruguay. *Agrociencia (Uruguay)*, 10(2), 75-93. <https://doi.org/10.31285/AGRO.10.931>
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2006). *Fisiología vegetal* (4ª ed.). Ariel.
- Tambussi, E. A. (2005). *Fotosíntesis, fotoprotección, productividad y estrés abiótico: Algunos casos de estudio* [Disertación de doctorado, Universitat de Barcelona]. TDX. <http://www.tdx.cat/TDX-0620106-111859>
- Tamosiunas, M. (2015). La integración productiva de árboles y ganado en predios familiares: La visión del productor. *Agrociencia (Uruguay)*, 19(1), 150-157. <https://doi.org/10.31285/AGRO.19.367>
- Varella, A. C. (2012). Características do ambiente luminoso em sistemas silvipastoris e recomendações para o manejo do componente forrageiro nas condições do sul do Brasil. En *Congresso Florestal Estadual do Rio Grande do Sul: Florestas e a sustentabilidade: Anais*. Prefeitura Municipal. <https://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/bitstream/doc/934925/1/7ALEXANDRECOSTAVARELLAPAINEL.pdf>
- Viñoles, C., Fedrigo, J. K., Benítez González, V., García, L., & Báez, F. (2022). Avances en el conocimiento sobre Sistemas Silvopastoriles en Uruguay. *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal*, 30(Supl. 1), 43-53. <https://doi.org/10.53588/alpa.300505>
- Vivas, M. (2013). *Adaptación y tolerancia de los líquenes a condiciones adversas a través de gradientes ambientales* [Disertación doctoral, Universidad Complutense de Madrid]. Docta. <https://hdl.handle.net/20.500.14352/37400>
- What is agroforestry? (1982). [Editorial]. *Agroforestry Systems*, 1(1), 7-12. <https://doi.org/10.1007/BF00044325>
- Zapata Cadavid, A., & Silva Tapasco, B. E. (2020). *Sistemas silvopastoriles: Aspectos teóricos y prácticos* (2ª ed.). CARDER; CIP.