



Influencia del ambiente lumínico sobre la cobertura vegetal y metabolismos fotosintéticos en comunidades de sotobosque

Influence of the light environment on plant cover and photosynthetic metabolisms in understory communities

Silveira, D.^a, Cadenazzi, M.^b, Nabinger, C.^c, Boggiano, P.^d

^a Depto. de Producción Animal y Pasturas, Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Estación Experimental Prof. Bernardo Rosengurt, Ruta 26, km 408, Cerro Largo, Uruguay.

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

^c Depto. de Plantas Forrajeras y Agrometeorología, Facultad de Agronomía, Universidad Federal de Rio Grande del Sur. Porto Alegre, Rio Grande del Sur, Brasil.

^d Depto. de Producción Animal y Pasturas, Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Estación Experimental Mario A. Cassinoni, Ruta 3, km 363, Paysandú, Uruguay.

ARTICLE INFO

Article history:

Received 01.11.2021

Accepted 13.04.2022

Keywords:

Natural grassland

Land cover

Native communities

Original Article Research,
Sustainable Agriculture

*Corresponding author:

David Silveira

E-mail address:

pasturasg2@gmail.com

ABSTRACT

The characteristics of forest plantations condition the dynamics of photosynthetically active radiation under the tree canopy and its area of influence, determining the development of understory communities. The purpose of this work was to study the relationships between the lighting environment and vegetation cover (%), the existing species and their photosynthetic metabolism. The study was performed in commercial forest plantations, along nine transects in a North-to-South direction that were located between rows, in alleys and natural grasslands, by placing 15 frames of 0.25 square meters every two meters in each one of them. The photosynthetically active radiation (PAR) value for each environment was recorded between 11 a.m. and 1 p.m. *P. taeda* and *E. grandis* displayed similar light interception while *E. globulus* provided a greater passage of PAR transmission into the forest floor, with favourable consequences to the development of the herbaceous structure community of the underbrush. C_4 species increased their coverage when faced with elevated PAR levels. On the contrary, C_3 species achieved greater coverage during intermediate levels of light interception. Higher levels of light interception indicate a lower coverage of the underbrush community, and the species with C_4 metabolic pathways were the most affected.

RESUMEN

Las características de las plantaciones forestales condicionan la dinámica de la radiación fotosintéticamente activa bajo el dosel arbóreo y su área de influencia, determinando el desarrollo de comunidades de sotobosque. El objetivo del trabajo fue estudiar las relaciones entre el ambiente lumínico y la cobertura vegetal (%), las especies presentes y sus metabolismos fotosintéticos. El estudio se realizó en plantaciones forestales comerciales, en nueve transectos con dirección N – S ubicados en la entre fila, callejones y campo natural, localizando 15 marcos de 0,25 m² a cada dos metros en cada una. Se determinó la radiación fotosintéticamente activa (RFA) en cada uno de los ambientes en el horario de 11:00 a 13:00 hrs. *P. taeda* y *E. grandis* mostraron un régimen de interceptación luminosa similar, en cambio *E. globulus* determina un mayor pasaje de RFA transmitida (RFAt) hacia el piso forestal, con la consecuencia favorable sobre el desarrollo de la comunidad herbácea de sotobosque. Especies C_4 aumentan su cobertura frente a incrementos en los niveles de RFA, en tanto, especies C_3 logran la mayor cobertura en niveles intermedios de interceptación luminosa. Altos niveles de interceptación luminosa determinan una baja cobertura de la comunidad de sotobosque, y las especies con vía metabólica C_4 fueron las más afectadas.

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

INTRODUCCIÓN

El desarrollo de la vegetación de sotobosque está vinculada a las características ambientales impuestas, lo cual hace necesario comprender las relaciones ambiente - vegetación, en particular las especies arbóreas, su arreglo espacial y densidad afectan el flujo de radia-

ción solar transmitida hacia el interior del bosque condicionando las características de la cobertura vegetal del sotobosque y en las áreas adyacentes a los rodales (Pillar *et al.*, 2002; Silveira *et al.*, 2019). Para comprender cómo funcionan las comunidades del sotobosque se requiere cuantificar las variables del ambiente en tales condiciones y como éstas explican los posibles cambios

en el funcionamiento de las comunidades. Uno de los factores abióticos más determinantes en el desarrollo de la comunidad de sotobosque es la radiación solar, en particular su calidad e intensidad lumínica. En este sentido cuantificar la radiación fotosintéticamente activa (RFA) incidente y su influencia en procesos fisiológicos es fundamental para establecer la expectativa de producción vegetal (Leite *et al.*, 1997; Geiger *et al.*, 2003).

La RFA transmitida (RFAt) a nivel de la vegetación de sotobosque disminuye al aumentar la cobertura del dosel arbóreo, la cual cambia dependiendo del tipo de cobertura (arbórea o matorral), las especies y la edad del rodal (Fassola *et al.*, 2005; Castaño *et al.*, 2013). La disponibilidad RFA se expresa como flujo de fotones, que es la forma más adecuada, debido a la estrecha relación existente entre el número de fotones absorbidos y la cantidad de CO₂ absorbido por la comunidad vegetal (Nygren, 1993; Grant, 1997; Knowles *et al.*, 1999) y la RFA es el factor determinante de la producción de pasturas en sistemas agroforestales (Varela *et al.*, 2011).

Conocer la dinámica de la RFA bajo plantaciones forestales juega un importante papel en el estudio del desarrollo de la vegetación de sotobosque ya que las variaciones temporales en la intensidad de la radiación solar tienen consecuencias ecológicas sobre las plantas (Kimmins, 1987; Andrade y Ibrahim, 2001), alterando patrones de regeneración, germinación, establecimiento, crecimiento y supervivencia (Grant, 1997). Además, las características del dosel arbóreo modifican simultáneamente la intensidad y la calidad de la radiación solar, la intercepción de las precipitaciones y la exposición al viento, transformando la cobertura y estructura de la vegetación de sotobosque (Klinka *et al.*, 1996; Cruz *et al.*, 1999; Burner *et al.*, 2018; Silveira *et al.*, 2018, 2019). Las comunidades de sotobosque son esenciales para el ciclo de los nutrientes, además de ser el hábitat o fuente de alimento para numerosos vertebrados e invertebrados (Gilliam, 2007).

En zonas templadas sotobosques desarrollados en ambientes con mayor interferencia del dosel arbóreo presentan un menor número de especies, riqueza específica y diversidad, donde herbáceas y arbustos presentaron mayor frecuencia (Antos, 2017; Silveira *et al.*, 2018). Ambientes que reciben un menor flujo de radiación muestran un aumento de la equidad, donde la composición botánica es dominada por especies con metabolismo fotosintético C₃, (gramíneas y hierbas planófilas) que presentan una mayor habilidad para captar los pulsos de radiación que pasan a través del dosel arbóreo, (Silva, 1998; Sage *et al.*, 1999; Pillar *et al.*, 2002; Silveira *et al.*, 2018). En general en una comunidad multiestrato el efecto principal de los árboles es múltiple e inevitable, modifica la composición botánica, la estructura de la comunidad herbácea y la proporción de especies de diferentes rutas metabólicas (Pillar *et al.*, 2002; Silveira *et al.*, 2018, 2019). Las especies C₄

presentan mayor eficiencia en la asimilación de carbono en condiciones de alta radiación y temperatura debido al sistema de especialización, que se logra mediante el mecanismo bioquímico de concentración de CO₂, especialización tanto morfológica como bioquímica del aparato fotosintético, requiriendo un mayor costo energético (Moser *et al.*, 2004; Furbank *et al.*, 2009; Furbank, 2011). El resultado es concentraciones de hasta 10 veces los niveles atmosféricos, en células especializadas de la hoja donde se encuentra la Rubisco, la enzima principal de la fotosíntesis (Moser *et al.*, 2004; Furbank, 2011). Estas características de las C₄ resultan en una menor capacidad para adaptarse a ambientes más sombríos (Sage y McKown, 2006). Las especies C₃ a medida que aumentan los niveles de RFAt disponible se generan condiciones que aumentan su ineficiencia fotosintética, explicado por un aumento de los niveles de fotorrespiración, a un cambio en la relación CO₂/O₂, y en estos ambientes crecientes en RFAt y temperatura aumenta la competitividad de las especies C₄ (Moser *et al.*, 2004; Furbank *et al.*, 2009; Furbank, 2011).

El objetivo de este trabajo fue estudiar la asociación entre la radiación fotosintéticamente activa (RFA) la cobertura verde, la cobertura de especies C₄ y C₃ en el sotobosque y la relación entre metabolismos fotosintéticos (C₄/C₃) en ambientes contrastantes respecto al régimen de radiación solar incidente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Características generales y del componente forestal

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

En cada rodal se midió la densidad de árboles y las características dasométricas utilizándose un hipsómetro (Vértex laser, modelo VL400, Haglöf Inc., Madison 39110, USA), una cinta diamétrica milimetrada y una cinta graduada convencional, resultados que se presentan en el siguiente cuadro (Cuadro 1).

Cuadro 1. Promedios de las variables dasométricas error estándar y límites de los intervalos de confianza (95%) según especie forestal. Altura total (AT), altura de la inserción de la última rama verde (AURV), largo de copa verde (LCV), diámetro basal de copa (DBC), diámetro a la altura del pecho (DAP) y Volumen de copa (VC).

Table 1. Averages of the dasometric variables standard error and confidence limit intervals (95%) according to forest species. Total height (TA), height of the insertion of the last green branch (AURV), green crown length (LCV), basal crown diameter (DBC), diameter at breast height (DBH) and crown volume (VC).

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

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

Recopilación de datos

La estructura de la vegetación en cada rodal, callejón y campo natural se describió a través de quince cuadros de $0,25$ m² distribuidos cada dos metros sobre

cada uno de los nueve transectos. Bajo los rodales los cuadros se dispusieron en el sentido de la entre fila de los árboles en la orientación N–S, en el centro de los callejones corta fuego y el campo natural los transectos mantuvieron la misma orientación. En cada cuadro se determinó la cobertura en porcentaje de las diferentes fracciones (Brown, 1954), cobertura verde (CV) de cada especie presente, suelo descubierto (SD), mantillo + heces (M+H) y restos forestales (RF) (Silveira *et al.*, 2018, 2019).

Para caracterizar el ambiente lumínico en los ambientes bajo rodales, callejones cortafuego y campos naturales, se determinó la RFA, la cual fue medida con un ceptómetro de barras integradoras del flujo de fotones de 0,8 metros de longitud (AccuPAR® modelo LP 80, Decagon Devices, Inc. Pullman, Washington 99163, USA). Se realizaron 15 lecturas de RFA por transecta, con sentido paralelo a la línea de plantación, las cuales fueron realizadas a 1,10 metros sobre la superficie

del suelo y en el horario comprendido entre las 11:00 y 13:00 h en ausencia de nubosidad.

Los relevamientos florísticos, mediciones de RFA y determinaciones dasométricas se realizaron por única vez durante febrero del 2010.

Análisis de datos

Los resultados de cobertura verde, cobertura de especies C_4 , C_3 y la relación C_4/C_3 se analizaron a través de análisis de regresión e intervalos de confianza (95%). A escala regional se realizaron análisis de regresión logarítmica y regresión lineal simple, los cuales consideraron los 9 sitios de muestreo (especies forestales y ambiente lumínico), tomando como variable independiente a la RFAt. Para estudiar los resultados obtenidos en el ambiente lumínico sotobosque los análisis de regresión lineal se realizaron tomando 15 unidades de muestreo. Para los análisis se utilizó el paquete estadístico Infostat (Di Rienzo et al., 2013).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Caracterización del ambiente lumínico

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

La RFAt en las condiciones de bosque de *P. taeda* registro los menores valores promedios de $91,5 \pm 34,1 \mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$, que representan el 6% de la RFAi dis-

ponible a pleno sol (Cuadro 2). Ese resultado muestra la interferencia ocasionada por el dosel de esta especie, siendo las características estructurales de la especie arbórea las responsables de la modificación de la reflexión, la trasmisión y la absorción de la radiación solar (Kimmins, 1987; Grant, 1997; Bonhomme, 1993, 2000; Geiger et al., 2003).

En este mismo sentido Castaño et al. (2013) afirman que las características biofísicas de las especies arbóreas como el índice de área foliar (IAF), la arquitectura del dosel, principalmente la forma de la copa influye directamente en la intercepción de la radiación solar, además menciona que la estructura del dosel está vinculada a la cantidad y distribución espacial de ramas, hojas y frutos (conos). Estas características de la especie actúan repercutiendo en los niveles de RFA disponible observados bajo el dosel de *P. taeda*.

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

En *E. globulus* en cambio, se observaron valores promedio de RFAt de $637,3 \pm 88,7 \mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ en el ambiente bosque, valor que no estuvo comprendido en el mismo intervalo de confianza (95%) que *P. taeda* y *E. grandis*, lo cual podría deberse a diferencias en las características dasométricas LCV, DBC y VC (cuadro 1), siendo reportado que la LCV es predictor del nivel de sombramiento (Sibbald et al., 1994; Fassola et al., 2005), así como características estructurales respecto

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

Table 2. Mean, standard error and limits of the confidence intervals (95%) for the PAR in full sun, transmitted under stands and alleys of *P. taeda*, *E. grandis* and *E. globulus*.

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

a las especies antes mencionadas. Entre las características más importantes destacamos la disposición de hojas alterna, pecioladas y falcadas, así como los ángulos de inserción de las mismas, aspectos que podrían determinar un mayor pasaje de la RFA hacia el piso forestal, con la consecuencia favorable sobre el desarrollo y productividad de la comunidad herbácea de sotobosque (Sibbald *et al.*, 1994; Balmelli, 1995).

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

Los valores de RFAt obtenidos en callejones de *P. taeda* y *E. grandis* se diferenciaron de los registrados en callejones de *E. globulus*, donde se registraron valores de $767,6 \pm 110,4 \mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$, debido a que este valor no pertenecía al intervalo de confianza (95%). Estos resultados indican que la convivencia de áreas forestadas y no forestadas determina un gradiente de intervención desde la sustitución de la vegetación residente por especies forestales hasta la interferencia en el ambiente lumínico de las áreas no forestadas.

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

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

RFAt. Este aumento de la cobertura verde a tasas decrecientes se da desde ambientes con más interferencia lumínica hacia ambientes a pleno sol. Se observó que los ambientes donde es mayor la intercepción de la radiación, como son los rodales de *P. taeda* y *E. grandis*, presentaron los menores valores de cobertura vegetal (para *P. taeda* $5,5 \pm 3,8\%$ y $6,8 \pm 5,5\%$ para *E. grandis*), mientras que los rodales de *E. globulus* presentaron un comportamiento intermedio ($61,0 \pm 16,5\%$), asemejándose a ambientes más iluminados como los callejones cortafuego de las plantaciones de *P. taeda* y *E. grandis* (cobertura verde de $51,3 \pm 28,1\%$ para callejones de *P. taeda* y $64,3 \pm 15,9\%$ para callejones de *E. grandis*). Por otra parte, se distinguen de esos anteriores los callejones cortafuegos en plantaciones de *E. globulus* con valores de cobertura vegetal de $85,7 \pm 6,30\%$ y los ambientes de campo natural con niveles de cobertura vegetal promedio de $93,2 \pm 3,84\%$.

Las modificaciones en cobertura de la comunidad herbácea de sotobosque, se pueden asociar a la heterogeneidad ambiental, principalmente a la RFA generada por la presencia de los árboles que determinan condiciones restrictivas al desarrollo de las comunidades vegetales de sotobosque, siendo reportados cambios temporales y espaciales en la radiación solar que llega al piso forestal, con consecuencias ecológicas sobre la comunidad vegetal (Kimmins, 1987; Jacobs *et al.*, 1999; Aussenac, 2000; Pillar *et al.*, 2002; Balandier *et al.*, 2006). Las respuestas de las plantas herbáceas a esas nuevas condiciones generadas por la intercepción por parte del dosel de *P. taeda* y *E. grandis*, donde la comunidad del sotobosque recibe principalmente luz difusa compuesta por longitudes de onda media (verde y rojo lejano) Jose *et al.* (2009), las cuales son menos

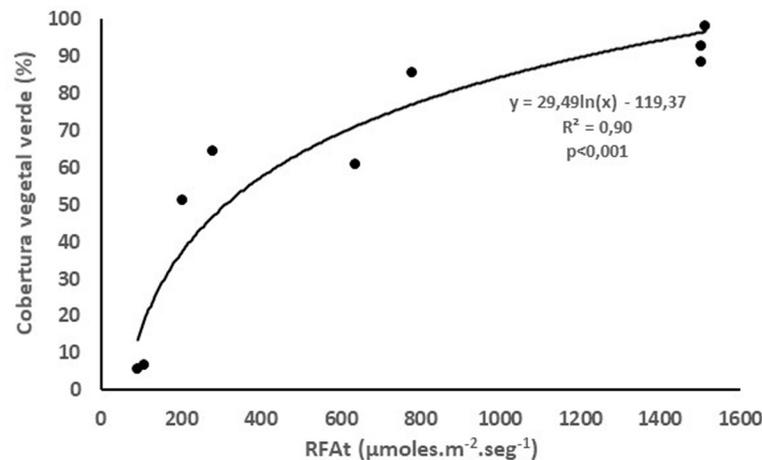


Figura 1. Relación entre la RFA transmitida y la cobertura vegetal promedio en comunidades de sotobosque en plantaciones forestales de *P. taeda*, *E. grandis* y *E. globulus* y campo natural.

Figure 1. Relationship between PAR transmitted and average vegetation cover of understory communities in forest plantations of *P. taeda*, *E. grandis* and *E. globulus* and natural grassland.

favorables en el proceso fotosintético (Maurig y Bernardis, 2017). Además de cambios en la disponibilidad de RFAt, la presencia de un estrato arbóreo sobre la comunidad del sotobosque, modifica las condiciones a nivel de sitio y micro-sitio, reduciendo la temperatura y humedad del suelo, y favoreciendo la actividad microbiana y modificando la dinámica de nutrientes a nivel de suelo generan variación espacial en la disponibilidad de nutrientes (Catovsky y Bazzaz, 2000; Paciuillo et al., 2008; Hernández et al., 2009; Varela 2009). Esto asociado a las diferencias interespecificas en los requerimientos de luz (cantidad y calidad) y nutrientes de cada especie, podría conducir a los cambios en la cobertura y composición de la flora (Pillar et al., 2002; Silveira et al., 2018, 2019).

Efecto de la RFAt sobre la cobertura de especies C₄ y C₃

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

En el presente estudio la cobertura de especies con metabolismo fotosintético C₄ presentó relación lineal y positiva con la RFAt ($y = 0,05x + 2,08$; $R^2 = 0,93$; $p <$

0,0001) (símbolo=triángulos), a medida que en el ambiente se dispone de una mayor DFFF se produce un aumento en la cobertura de especies C₄ (Figura 2). Las comunidades de plantas que crecen en ambientes luminoso restringidos, presentan reducción de la tasa de acumulación de carbono frente a aquellas que crecen a pleno sol (Varella et al., 2011), pudiendo causar disminución en la capacidad de acumulación de reservas, en la tasa de aparición de hojas, menor tasa de macollaje y menores tasas de rebrote y producción de materia seca (Feldhake y Belsky 2009; Varella et al., 2011; Baldissera et al., 2014).

Las especies C₄ presentan una menor capacidad para adaptarse a ambientes con menores niveles de RFA, lo cual podría estar relacionado con la baja presencia de éstas en rodales más sombríos como los rodales de *P. taeda* y *E. grandis*. Para el caso de *P. taeda* la cobertura de especies C₄ fue de $1,45 \pm 0,09\%$, donde se destacan en orden de importancia de cobertura *Steinchisma hians* (Elliott) Nash., *Axonopus fissifolius* (Raddi) Kuhl., *Dichantheium sabulorum* (Lam.) Gould & C.A. Clark. y *Paspalum plicatum* Michx. (la lista de especies puede observarse en la Tabla suplementaria). En *E. grandis* la cobertura de especies C₄ fue de $2,4 \pm 0,4\%$, siendo las especies más importantes *Paspalum quadrifarium* Lam, *Mnesithea selloana* (Hack.) de Koning & Sosef. y *Cyperaceae* sp. A medida que aumenta la disponibilidad de RFA se produjo un aumento de la cobertura de especies C₄, a partir de niveles de RFAt que van de los 205 a los 280 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$. La cobertura de especies C₄ en callejones de *P. taeda* fue de $8,4 \pm 0,6\%$ donde las especies más importantes fueron *A. fissifolius*, *Paspalum notatum*

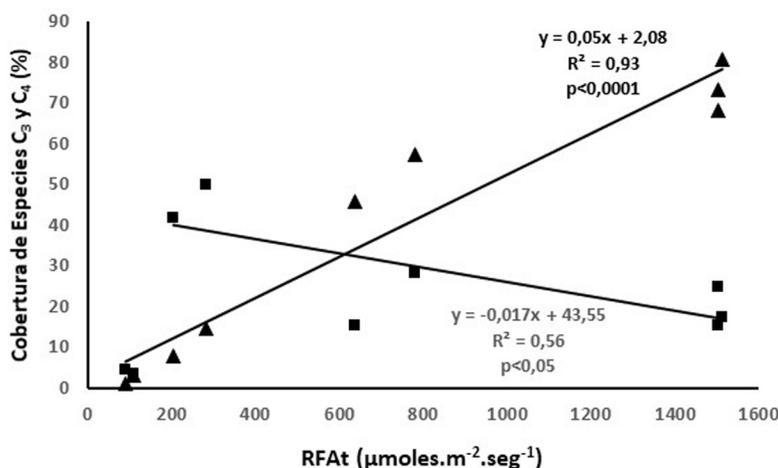


Figura 2. Relación entre la RFA transmitida y la cobertura vegetal promedio de especies con metabolismo fotosintético C₃ (cuadrados) y C₄ (triángulos) en comunidades de sotobosque en plantaciones forestales de *P. taeda*, *E. grandis* y *E. globulus* y campo natural.

Figure 2. Relationship between PAR transmitted and the average plant cover of species with photosynthetic metabolism C₃ (squares) and C₄ (triangles) in understory communities in forest plantations of *P. taeda*, *E. grandis* and *E. globulus* and natural grassland.

Alain ex Flügge. y *S. hians*, en cambio para *E. grandis* la cobertura de especies C_4 fue de $12,3 \pm 0,8\%$, donde las principales especies fueron *P. notatum*, *Cyperus meridionalis* Barros. y *Cyperaceae* spp.

Cuando los niveles de RFAt registrados fueron de $637,4$ a $779,6 \mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ la cobertura de especies C_4 alcanzó un $44,1 \pm 4,1\%$ en rodales de *E. globulus*, siendo las especies más importantes *A. fissifolius*, *Paspalum dilatatum* Poir., *P. notatum*, *Paspalum pumilum* Nees., *S. hians* y *Setaria setosa* (Sw) P. Beauv. En tanto, callejones pertenecientes a estos rodales la cobertura de especies C_4 fue de $56,5 \pm 7,4\%$ siendo representadas principalmente por: *A. fissifolius*, *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *P. notatum* y el grupo *Cyperaceae* spp (ver tabla suplementaria).

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

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

rido por Pillar *et al.* (2002). En comunidades con más alta interceptación de radiación predominan especies gramíneas C_3 , planófilas y otras hierbas menores, posiblemente muy eficientes en la captura haces de luz intermitentes que pasan a través del dosel (Lin *et al.*, 1998; Pillar *et al.*, 2002; Varela *et al.*, 2011). Las principales especies relevadas en rodales de *P. taeda* fueron *P. montevidense*, *Desmodium affine* Schltld., *Chrysolaina flexuosa* (Sims) H. Rob., *Hypoxis decumbens* L., *Junco capillaceus* Lam., *Phyla canescens* (Kunth) Greene., *Tibouchina gracilis* (Bonpl.) Cogn. y *Baccharis trimera* (Less.) DC., mientras que en rodales de *E. grandis* las especies que presentaron la mayor cobertura fueron *P. montevidense*, *Carex bonariensis* Desf. ex Poir., *Aspilia montevidensis* var. *Setosa* (Griseb.) Cabrera., *Krapovickasia flavescens* (Cav.) Fryxell., *Salvia procurrens* Benth., *C. flexuosa* y *Pfaffia gnaphaloides* (L. f.) Mart.

La relación obtenida entre la RFAt y la cobertura de especies con metabolismo C_3 se presenta en la Figura 2, observándose por encima de los $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ una respuesta lineal negativa ($y = -0,017x + 43,55$; $R^2 = 0,56$; $p < 0,05$) (símbolo=cuadrados). Este resultado muestra que a medida que se produce un aumento en la RFAt disponible la cobertura de especies C_3 disminuye, lo cual coincide con lo mencionado por Pillar *et al.* (2002), los cuales afirman que la composición de grupos funcionales (cobertura de especies C_3 y C_4) está asociado al patrón de sombra, indicando que difieren significativamente en cuanto a la composición de los grupos funcionales. Esta reducción de la cobertura de especies C_3 a medida que se incrementan los niveles de RFAt disponible en nuestro estudio, posiblemente se deba a fuerzas ecofisiológicas que actúan en la misma dirección, las cuales son tolerancia morfofisiológica a la sombra, ineficiencia fotosintética de las plantas C_3 , ocasionada por los niveles de fotorrespiración, a la menor temperatura registrada bajo doseles arbóreos y a una mejor relación CO_2/O_2 .

Las especies presentes en callejones de rodales de *P. taeda* fueron *Piptochaetium bicolor* (Vahl) E. Desv., *P. montevidense*, *Hydrocotyle pusilla* A. Rich., *H. decumbens* y *Dichondra microcalyx* (Hallier f.) Fabris., con una cobertura total de C_3 de $42,9 \pm 2,9\%$, en tanto para callejones de *E. grandis* las principales especies fueron *P. stipoides*, *A. montevidensis*, *Carex sororia* Kunth. y *J. capillaceus*, con cobertura total de $52,1 \pm 6,6\%$. En estas condiciones se reporta una dominancia en la cobertura de especies $C_3 - C_4$, las cuales presentaron una relación de 5,1 a 1,0 y 4,2 a 1,0 en callejones de *P. taeda* y *E. grandis* respectivamente.

Con niveles mayores de RFAt como en los rodales y callejones de *E. globulus*, la cobertura de especies C_3 disminuyó. En estas situaciones reportamos niveles de RFAt de $637,3 \pm 88,67 \mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ y $767,6 \pm 110,4 \mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$, respectivamente. Las principales especies que se encontraban presentes para los rodales

de *E. globulus* fueron *P. montevidense*, *B. trimera* e *H. decumbens*, presentando una cobertura total de $16,9 \pm 1,2\%$, en tanto que en su respectivo callejón fueron las principales especies *B. trimera*, *H. decumbens* y el género *Oxalis* sp., integrado por *Oxalis bipartita* A. St.-Hil., *Oxalis brasiliensis* Lodd., G. Lodd. & W. Lodd. ex Hildebr. y *Oxalis sellowiana* Zucc. f. *sellowiana*, con una cobertura total de $29,1 \pm 2,2\%$. Como se observa en la Figura 2 en estos niveles de RFA hay una mayor cobertura de las especies C_4 de tipos vegetativos rizomatosos y estoloníferos más adaptados al pastoreo, como *A. fissifolius* y *P. notatum*, las cuales representaron una cobertura de $45,6\%$ para rodales de *E. globulus* y $41,9\%$ en los callejones.

En condiciones a pleno sol se registraron los menores valores en cobertura de especies C_3 , registrándose valores de $13,9 \pm 0,9\%$, $20,6 \pm 1,8\%$ y $14,9 \pm 0,8\%$, en campos naturales contiguos a *P. taeda*, *E. grandis* y *E. globulus* respectivamente. En estos ambientes las especies C_3 que presentaron una cobertura mayor al 3% fueron *Fimbristylis autumnalis* (L.) Roem. & Schult. en campos naturales contiguos a *P. taeda*, *Nassella charruana* (Arechav.) Barkworth. y *Eryngium horridum* Malme. en campos contiguos a *E. grandis* y *P. montevidense* y *C. sororia* para campos naturales contiguos a *E. globulus*.

Los resultados obtenidos muestran una disminución en la participación de las especies con metabolismo C_3 ante incrementos en la disponibilidad de RFA entre el rango de los $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ hasta los niveles promedio de $1.507,7 \mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$, registrados en los campos naturales.

Efecto de la RFA sobre la relación de cobertura de especies C_4 y C_3 (C_4/C_3).

La relación de cobertura entre especies con vía fotosintética C_4 y C_3 (C_4/C_3) muestra cambios en las condiciones que registran los ambientes que rodean a las comunidades vegetales, en el presente estudio la disponibilidad de RFA es el factor asociado que determinaría los cambios en la proporción de las especies de diferentes vías metabólicas. El efecto de la cantidad de RFA y la relación entre la cobertura de especies C_4/C_3 , mostró una respuesta lineal y creciente ($y = 0,0026x + 0,14$; $R^2 = 0,82$; $p < 0,0008$) (Figura 3), indicando que a medida que aumentan los niveles de RFA disponible para la comunidad herbácea en los ambientes estudiados (rodales, callejones y campos naturales contiguos) se da un aumento en el índice C_4/C_3 , indicando un aumento continuo en la cobertura de especies C_4 . Con relación al grupo de especies C_3 , el mismo muestra una caída en la cobertura a medida que pasamos a ambientes con una disponibilidad de RFA mayor, provocando que la relación aumente hacia ambientes con mayores niveles de radiación solar. Estos resultados muestran en cierta forma el éxito ecológico de las especies C_4 está en colonizar ambientes o biomas abiertos como las sabanas o pastizales, como es el caso de la vegetación de campos según lo expresado por Allen et al. (2011), donde dominan las plantas herbáceas, siendo esta una zona de transición en lo referente a los límites de distribución de especies C_4 y C_3 , conformando comunidades herbáceas mezcla entre especies de ambas rutas metabólicas (Soriano et al., 1992; Parue-

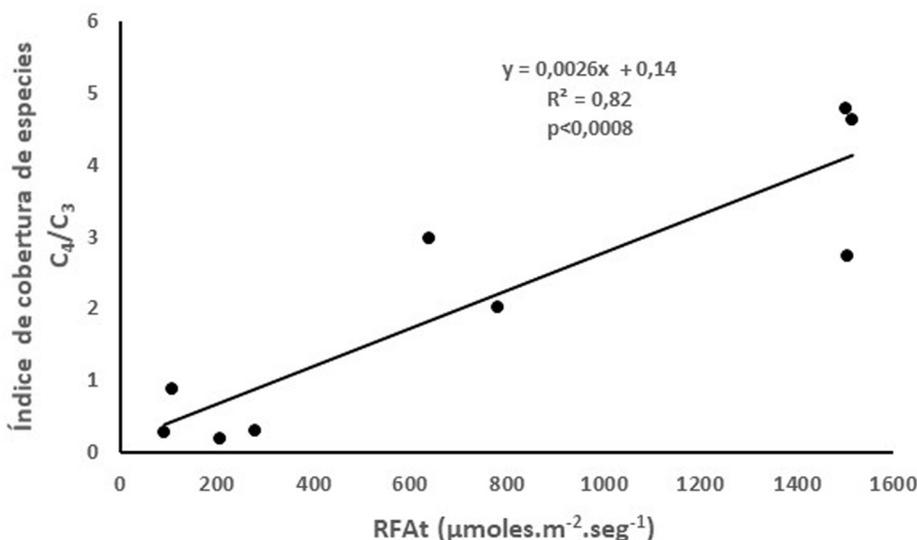


Figura 3. Relación entre la RFA transmitida y la relación de cobertura C_4/C_3 promedio en comunidades de sotobosque en plantaciones forestales de *P. taeda*, *E. grandis* y *E. globulus* y campos naturales.

Figure 3. Relationship between PAR transmitted and the average C_4/C_3 coverage ratio in understory communities in forest plantations of *P. taeda*, *E. grandis* and *E. globulus* and natural grassland.

lo *et al.*, 2007). A su vez raramente las especies C_4 colonizan ambientes con bajos niveles de radiación solar y bajas temperaturas como los bosques y es precisamente donde se produce un aumento de especies con metabolismo C_3 (Epstein *et al.*, 2002; Pillar *et al.*, 2002; Christin *et al.*, 2008; Edwards y Smith, 2010; Sage, 2016; 2004).

Nuestros resultados coinciden a lo mencionado por Pillar *et al.* (2002) en lo referente al cambio en los grupos funcionales relacionados al ambiente lumínico. En nuestra situación los niveles mínimos de RFA observados en los rodales de *P. taeda* y *E. grandis* y en sus respectivos callejones provocó el menor valor de la relación C_4/C_3 , la cual se mantuvo por debajo de 1. Debemos destacar que ambos grupos de especies presentan una baja participación en rodales de *P. taeda* y *E. grandis* en función de los bajos niveles de RFA disponible para la comunidad herbácea. Se observó un cambio en la relación C_4/C_3 a partir de los 250 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ de DFFF, cuando ese valor superó a 1, mostrando un aumento de la cobertura de las especies C_4 vinculado a la mejora en los valores de RFA. Los ambientes intermedios de RFA (entre 600 y 800 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$) corresponden a rodales y callejones de *E. globulus*, en estos se observó una predominancia de metabolismos C_4 , donde se obtuvieron valores del índice de 2,6 y 1,9, en ambos casos dominaban tipos vegetativos estoloníferos y rizomatosos asociados a las dos especies con mayor cobertura como *A. fissifolius* y *P. notatum* lo cual lo vinculamos a ambientes donde también el pastoreo pudo ser la fuerza que lo direccionó en ese sentido, dada la mayor adaptación de esas especies al pastoreo.

Valores extremos en el índice C_4/C_3 se observaron en campos naturales contiguos a los rodales de las tres especies forestales, en estas situaciones la dominancia de especies C_4 fue tal que los valores del índice observados fueron de 5,4, 3,5 y 5,5 para *P. taeda*, *E. grandis* y *E. globulus* respectivamente.

Efecto de la RFA sobre la cobertura verde en comunidades de sotobosque.

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

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

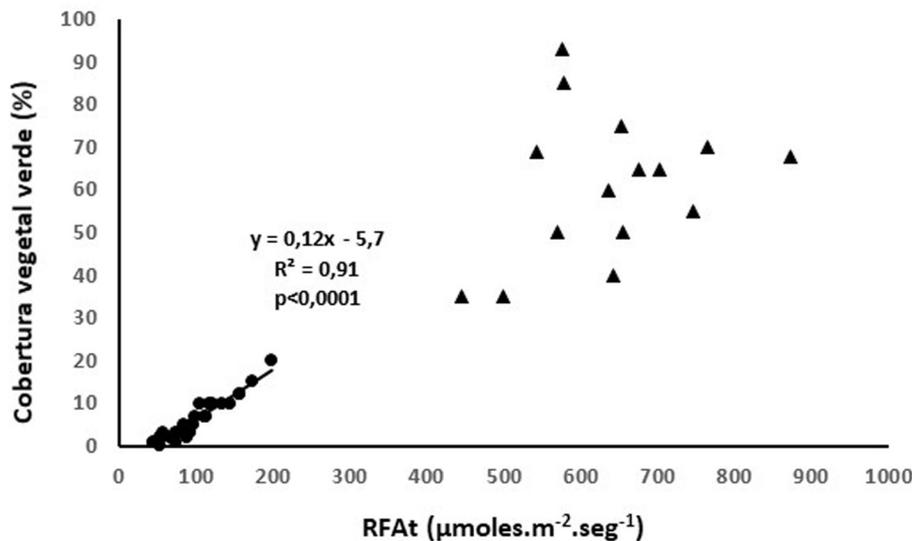


Figura 4. Relación entre la RFA transmitida y la cobertura vegetal verde de la vegetación desarrollada en comunidades herbáceas de sotobosque de *P. taeda*, *E. grandis* (círculos) y *E. globulus* (triángulos).

Figure 4. Relationship between PAR transmitted and green vegetation cover of vegetation developed in understory herbaceous communities of *P. taeda*, *E. grandis* (circles) and *E. globulus* (triangles).

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

La vegetación desarrollada bajo rodales de *E. globulus* no presentó una relación funcional entre RFAt y la cobertura verde del sotobosque, lo cual podría ser explicado por la estructura del dosel arbóreo que permitirían un mayor pasaje de la radiación solar incidente, con la correspondiente respuesta en aumento de la cobertura verde ($61 \pm 16,5\%$), con una participación de especies C_4 de $44,1 \pm 4,1\%$, en tanto que las C_3 presentaron una cobertura de $16,9 \pm 1,2\%$. Estos resultados permiten afirmar que bajo estas condiciones es factible el desarrollo de una vegetación semejante a la de campos naturales aledaños, con menor cobertura verde, pero similar en el valor pastoral (Silveira et al., 2019).

Influencia de la RFAt en la cobertura de especies con metabolismo C_3 y C_4 en comunidades de sotobosque de *P. taeda*, *E. grandis* y *E. globulus*.

En rodales de *P. taeda* se detectó una asociación lineal y positiva entre la RFAt y la cobertura de espe-

cies de metabolismo C_3 (símbolo = círculos), ($y = 0,07x - 2,27$; $R^2 = 0,74$; $p < 0,0001$). El modelo indica un aumento de la cobertura de especies C_3 a partir de una DFFF de 40 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$, hasta un valor de RFA de 160 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ de DFFF, donde se observó una cobertura de $4,1 \pm 0,2\%$ de especies C_3 , el nivel de RFAt registrado en estas condiciones generó un ambiente limitante que provocó un bajo porcentaje de cobertura de la comunidad de sotobosque. La RFA promedio disponible para la vegetación no supero el 6% de la registrada a pleno sol, limitando el desarrollo de la comunidad de sotobosque, afectando principalmente las especies con vía metabólica C_4 que no superaron $1,45 \pm 0,09\%$ de cobertura.

Bajo rodales de *E. grandis*, se detectó una relación lineal y positiva entre la cobertura de especies del sotobosque y la RFAt, ($y = 0,10x - 7,45$; $R^2 = 0,52$; $p < 0,002$). Se observó un aumento de la cobertura de especies C_3 a partir de 66 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$, hasta un valor de 200 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$, donde la cobertura promedio de especies C_3 fue $4,37 \pm 0,3\%$. Al igual que para rodales de *P. taeda* el ambiente lumínico limitante provocó un escaso desarrollo de la comunidad herbácea.

En rodales de *E. globulus* no se detecta ninguna asociación entre la RFAt y la cobertura de especies C_3 , dicho resultado es explicado por una mayor DFFF que atraviesa el dosel arbóreo y a su vez a una mayor heterogeneidad en la disponibilidad de luz que genera una respuesta muy variable en la cobertura de la comunidad herbácea con fotosíntesis C_3 (símbolo=cuadrados). En la Figura 5 se observa el resultado obtenido, donde los valores de RFA presentaron un rango de 445 a 873

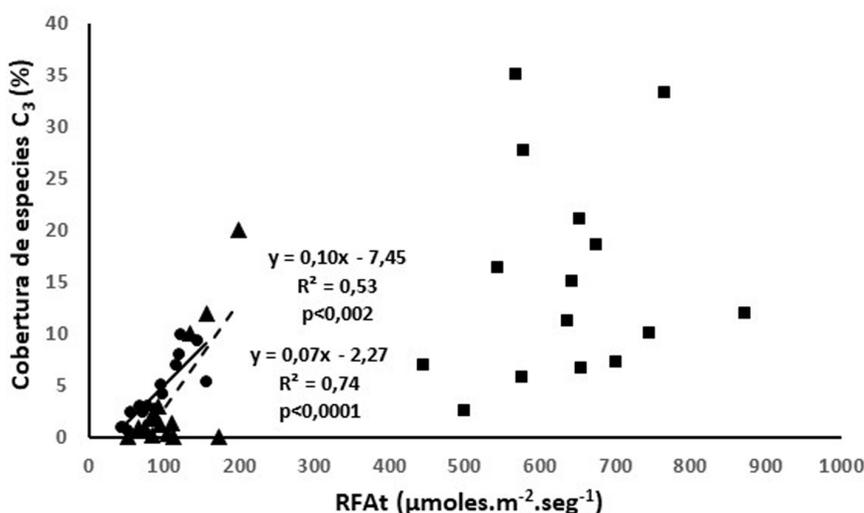


Figura 5. Relación entre la RFA transmitida y el porcentaje (%) de cobertura de especies con fotosíntesis C_3 bajo rodales de *P. taeda* (círculos), *E. grandis* (triángulos) y *E. globulus* (cuadrados).

Figure 5. Relationship between PAR transmitted and the percentage (%) of coverage of species with C_3 photosynthesis under stands of *P. taeda* (circles), *E. grandis* (triangles) and *E. globulus* (squares).

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

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

El ambiente generado por las especies *P. taeda* y *E. grandis* determinó una menor cobertura de especies C_4 , incluso en muchos de los sitios este grupo no estaba presente, lo cual fue debido a los altos niveles de interceptación registrados, donde los valores de cobertura de especies con fotosíntesis C_4 fue de $1,45 \pm 0,09\%$ y $2,4 \pm 0,4\%$, respectivamente. En cambio, cuando se presentaron ambientes lumínicos más favorables (445 a $873 \mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$) como en rodales de *E. globulus*, la cobertura de especies C_4 fue mayor revelando un ambiente más propicio para su desarrollo, pero con una mayor variabilidad, lo cual puede resultar de las diferencias en la estructura de copa de esta especie, que genera un mayor pasaje de RFA donde el promedio de DFFF fue de $637,3 \pm 105,5 \mu\text{moles m}^{-2} \text{seg}^{-1}$.

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

CONCLUSIONES

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

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

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

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

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue apoyado por la Estación Experimental Prof. Bernardo Rosengurtt, Facultad de Agronomía, Udelar.

REFERENCIAS

- Allen, V.G., Batello, C., Berretta, E.J., Hodgson, J., Kothmann, M., Li, X., McIvor, J., Milne, J., Morris, C., Peeters, A., Sanderson, M., 2011. An international terminology for grazing lands and grazing animals. *Grass and Forage Science* 66, 2–29. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2010.00780.x>
- Altesor, A., Piñeiro, G., Lezama, F., Jackson, R.B., Sarasola, M., Paruelo, J.M., 2006. Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science* 17, 323–332. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02452.x>
- Andrade, H., Ibrahim, M., 2001. Tree-pasture interaction in silvopastoral systems: effect of trees on light transmission and forage productivity. *International Symposium on Silvopastoral Systems. 2nd Congress on Agroforestry and Livestock Production in Latin America. Costa Rica.* 170 p.
- Antos, J.A., 2017. Understory plants in temperate forests, in: Owens, J.N., Gyde, H. (Eds.), *Forests and forest plants. Encyclopedia of life support systems (EOLSS) Publishers Co. Ltda. United Kingdom, Oxford*, pp. 1–18. <http://www.eolss.net/sample-chapters>
- Aussenac, G., 2000. Interaction between forest stand and microclimate: Ecophysiological aspect and consequences for silviculture. *Annals of forest science* 57, 287–301. <https://doi.org/10.1051/forest:2000119>
- Baietto, S.A., 2020. Cuantificación y dinámica del mantillo forestal como aporte de carbono orgánico al suelo. Tesis de Maestría en Ciencias del Suelo, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay. 90p.
- Balandier, P., Sonohat, G., Sinoquet, H., 2006. Characterisation, prediction and relationships between different wavebands of solar radiation transmitted in the understory of even-aged oak (*Quercus petraea*, *Q. robur*) stands. *Trees* 20, 363–370. <https://doi.org/10.1007/s00468-006-0049-3>
- Baldissera, T.C., Pontes, L.D., Barro, R.S., Giostri, A.F., 2014. Phyllochron and leaf lifespan of four C_4 forage grasses cultivated in association with trees. *Tropical Grassland* 2, 12–14.
- Balmelli, G., 1995. Ensayos de Orígenes de *Eucalyptus globulus* (Evaluación al 3° año). Serie Técnica N° 68. INIA, Uruguay.
- Ballester, A., Arias, A.M., Cobián, B., López-Calvo, E., Vieitez, E., 1982. Estudio de potenciales alelopáticos originados por *Eucalyptus globulus* Labill., *Pinus pinaster* Ait. y *Pinus radiata* D. *Pastos* 12(2), 239–254.
- Barreiro, M., Arizmendi, F., Trinchin, R., 2019. Variabilidad observada del clima en Uruguay. Departamento de Ciencias de la Atmósfera Instituto de Física, Facultad de Ciencias. Udelar.
- Blanco, Y., 2006. La utilización de la aleopatía y sus efectos en diferentes cultivos agrícolas. *Cultivos Tropicales* 27(3), 5–16.

- Bonhomme, R., 1993. The solar radiation: characterization and distribution in the canopy, in: Varlet-Grancher, C., Bonhomme, R., Sinoquet, H. (Eds.), *Crop Structure and Light Microclimate: Characterization and Applications*. INRA Editions, Paris, pp. 17–28.
- Bonhomme, R., 2000. Beware of comparing RUE values calculated from PAR vs solar radiation or absorbed vs intercepted radiation. *Field Crops Research* 68, 247–252. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(00\)00120-9](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(00)00120-9)
- Brown, D., 1954. *Methods of surveying and measuring vegetation*. Commonwealth Bureau of Pasture and Field Crops. Bul. 42. Hurley, Berks, England.
- Burner, D.M., Ashworth, A.J., Laughlin, K.F., Boyer, M.E., 2018. Using SketchUp to Simulate Tree Row Azimuth Effects on Alley Shading. *Agronomy Journal* 110(1), 425–430. <https://doi.org/10.2134/agronj2017.04.0224>
- Calviño, M., Rubido, M., van Etten, E., 2012. Do eucalypt plantations provide habitat for native forest biodiversity? *Forest Ecology and Management* 270, 153–162. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.01.019>
- Castañó, A.M., Chica, H.A., Bonilla, D.O., Riaño, N.M., 2013. Arquitectura del dosel e interpretación de la radiación solar por tres especies forestales nativas de Colombia. *Cenicafé* 64(1), 19–30.
- Catovsky, S., Bazzaz, F., 2000. The role of resource interactions and seedling regeneration in maintaining a positive feedback in hemlock stand. *Journal of Ecology* 88, 100–112. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00428.x>
- Christin, P.A., Guillaume Besnard, G., Samaritani, E., Duvall, M.R., Hodkinson, T.R., Savolainen, V., Salamin, N., 2008. Oligocene CO₂ Decline Promoted C4 Photosynthesis in Grasses. *Current Biology* 18, 37–43. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.11.058>
- Cruz, P., Sierra, J., Wilson, J.R., Dulormne, M., Tournebize, R., 1999. Effects of shade on the growth and mineral nutrition of tropical grasses in silvopastoral systems. *Annals of Arid Zone* 38(3-4), 335–361.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., González, L., Tablada, M., Robledo, C.W., 2013. *InfoStat versión.2013* Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar>
- Edwards, E.J., Smith, S.A., 2010. Phylogenetic analyses reveal the shady history of C₄ grasses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 2532–2537. <https://doi.org/10.1073/pnas.0909672107>
- Epstein, H.E., Gill, R.A., Paruelo, J.M., Lauenroth, W.K., Jia, G.J., Burke, I.C., 2002. The relative abundance of three plant functional types in temperate grasslands and shrublands of North and South America: effects of projected climate change. *Journal of Biogeography* 29, 875–888.
- Fassola, H.E., Pachas, N., Lacorte, S.M., 2005. Estimación de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) y niveles de sombra bajo dosel de *P. taeda* en la Provincia de Misiones y NE de Corrientes. Trabajo presentado en el 3^{er} Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano. AFOA., 6-9 de septiembre de 2005, Corrientes, Argentina, pp 8.
- Feldhake, C.M., Belesky, D.P., 2009. Photosynthetically active radiation use efficiency of *Dactylis glomerata* and *Schedonorus phoenix* along a hardwood tree-induced light gradient. *Agroforestry Systems* 75, 189–196. <https://doi.org/10.1007/s10457-008-9175-9>
- Furbank, R.T., von Caemmerer, S., Sheehy, J., Edwards, G.E., 2009. C₄ rice: a challenge for plant phenomics. *Functional Plant Biology* 36, 845–856. <https://doi.org/10.1071/FP09185>
- Furbank, R.T., 2011. Evolution of the C₄ photosynthetic mechanism: are there really three C₄ acid decarboxylation types? *Journal of Experimental Botany* 62(9), 3103–3108. <https://doi.org/10.1093/jxb/err080>
- Geiger, R., Aron, R.H., Todhunter, P., 2003. *The climate near the ground* (6a ed.). Maryland, USA: Rowman y Littlefield Publishers, Inc. <https://doi.org/10.1007/978-3-322-86582-3>
- Gilliam, F.S., 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience* 57(10), 845–858. <https://doi.org/10.1641/B571007>
- Grant, R.H., 1997. Partitioning of biologically active radiation in plant canopies. *International Journal of Biometeorology* 40, 26–40. <https://doi.org/10.1007/BF02439408>
- Hernández, J., Del Pino, A., Salvo, L., Arrarte, G., 2009. Nutrient export and harvest residue decomposition patterns of a *Eucalyptus dunnii* Maiden plantation in temperate climate of Uruguay. *Forest Ecology and Management* 258, 92–99. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.03.050>
- Inumet. s/f a. Climatología del Invierno (Jun.-Jul. – Ago.) en Uruguay (1981 – 2010). Recuperado de: <https://www.inumet.gub.uy/index.php/clima/climatologia-estacion>. Fecha de consulta: 30/07/2021.
- Inumet. s/f b. Climatología del Verano (Dic.-Ene. – Feb.) en Uruguay (1981 – 2010). Recuperado de: <https://www.inumet.gub.uy/index.php/clima/climatologia-estacion>. Fecha de consulta: 30/07/2021.
- Jacobs, B.F., Kingston, D.J., Jacobs, L.L., 1999. “The origin of grass-dominated ecosystems”. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86, 590–643. <https://doi.org/10.2307/2666186>
- Jose, S., Holzmüller, E.J., Garrett, H.E., Gillespie, A.R., 2009. Tree crop interactions in temperate agroforestry, in: Garrett, H.E. (Ed.), *North American agroforestry: an integrated science and practice*. 2nd ed. American Society for Agronomy, Madison, Wisconsin, USA. pp. 57–73. <https://doi.org/10.2134/2009.northamericanagroforestry.2ed.c4>
- Klinka, K., Chen, H., Wang, Q., Montigny, L., 1996. Forest canopies and their influence on understory vegetation in early-seral stands on west Vancouverls land. *Northwest science* 70, 193–200.
- Kimmins, J.P., 1987. *Forest ecology. A foundation for sustainable management* (2a ed.). New Jersey, USA: Prentice Hall.
- Knowles, R.L., Horvath, G.C., Carter, M.A., Hawke, M.F., 1999. Developing a canopy closure model to predict overstory/understory relationship in *P. radiata* silvopastoral systems. *Agroforestry Systems* 43, 109–119. <https://doi.org/10.1023/A:1021359817311>
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., Rubel, F., 2006. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift* 15(3), 259–263. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>
- Leite, F.P., Barros, N.F., Novais, R.F., Sans, L.M.A., Fabres, A.S., 1997. Crescimento de *Eucalyptus grandis* em diferentes densidades populacionais. *Revista Árvore*, Viçosa 21 (3), 313–321.

- Lezama, F., Baeza, S., Altesor A., Cesa, A., Chaneton, E.J., Paruelo, J.M., 2014. Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *Journal of Vegetation Science* 25, 8–21. <https://doi.org/10.1111/jvs.12053>
- Lin, C.H., McGraw, R.L., George, M.F., Garrett, H.E., 1998. Shade effects on forage crops with potential in temperate agroforestry practices. *Agroforestry Systems* 44(2), 109–119. <https://doi.org/10.1023/A:1006205116354>
- Maurig, M.V., Bernardis, A.C., 2017. Producción de biomasa de brachiaria (*Brachiaria brizantha*) cv. Marandú en dos sistemas silvopastoriles de pino (*Pinus elliottii*) en Corrientes, Argentina. *Chilean Journal of Agricultural & Animal Science* 33(2), 124–135. <http://doi.org/10.4067/S0719-38902017005000402>
- Moser, L.E., Burson, B.L., Sollenberger, L.E., 2004. Warm-Season (C_4) Grass Overview, in: Moser, L., Burson, B., Sollenberger, L.E. (Eds.), *Warm-Season (C_4) Grasses*. ASSA, CSSA, SSSA, Agronomy N°45, 1171p.
- Nygren, P., 1993. Un modelo de los patrones de sombra de árboles manejados con podas periódicas en sistemas agroforestales. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 28(2), 177–188.
- Paciullo, D.S.C., Campos, N.R., Gomide, C.M.A., Castro, C.D., Tavela, R.C., Rossiello, R.O., 2008. Crescimento de capim-braquiária influenciado pelo grau de sombreamento e pela estação do ano. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 43(7), 917–923.
- Paruelo, J.M., Jobbágy, E.G., Oesterheld, M., Golluscio, R.A., Aguiar, M.R., 2007. The grasslands and steppes of Patagonia and the Rio de la Plata plains, in: Veblen, T., Young, K., Orme, A. (Eds.), Chapter 14. *The Physical Geography of South America. The Oxford Regional Environments Series*, Oxford University Press, pp. 232–248.
- Pérez, S., 2016. Caracterización agroclimática de la región noreste de Uruguay y su influencia en la producción ganadera. Tesis de Grado. Facultad de Agronomía – Udelar. 96p.
- Pillar, V., Boldrini, I., Lange, O., 2002. Padrões de distribuição espacial de comunidades campestres sob plantio de eucalipto. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 37(6), 753–761. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2002000600003>
- Sage, R.F., Weding, D.A., Li, M., 1999. The Biogeography of C_3 Photosynthesis: Patterns and Controlling Factors, in: Sage, R.F., Monson, R.K. (Eds.), *C_4 Plant Biology*. Academic Press, pp. 313–373.
- Sage, R.F., 2004. The evolution of C_4 photosynthesis. *New Phytologist* 161, 341–370. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.00974.x>
- Sage, R.F., McKown, A.D., 2006. Is C_4 photosynthesis less phenotypically plastic than C_3 photosynthesis? *Journal of Experimental Botany* 57, 303–317. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj040>
- Sage, R.F., 2016. Tracking the evolutionary rise of C_4 metabolism. *Journal of experimental botany* 67(10), 2919–2922. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw137>
- Sibbald, A.R., Griffiths, J.H., Elston, D.A., 1994. Herbage yield in agroforestry systems as a function of easily measured attributes of the tree canopy. *Forest ecology and Management* 65, 195–200.
- Silva, J.L.S., 1998. Produtividade de componentes de um sistema silvipastoril constituído por *Eucalyptus saligna* e pastagens cultivada e nativa no Rio Grande do Sul. Departamento de Zootecnia – UFV. Viçosa/MG. Tese de Doutorado. 174p.
- Silveira, E.D., Cadenazzi, M., Zanoniani, R., Boggiano, P., 2018. Estructura de las comunidades herbáceas en áreas de plantaciones forestales. *Agrociencia Uruguay* 22(1), 1–12. <http://dx.doi.org/10.31285/agro.22.1.1>
- Silveira, E.D., Cadenazzi, M., Zanoniani, R., Boggiano, P., 2019. Diferencias en cobertura y valor pastoral de la vegetación en condiciones silvopastoriles y campo natural. *Agrociencia Uruguay* 23(1), 1–12. <http://dx.doi.org/10.31285/agro.23.1.03>
- Soriano, A., León, R.J.C., Sala, O.E., Lavado, R.S., Deregibus, V.A., Cahuepé, M.A., Scaglia, O.A., Velazquez, C.A., Lemcoff, J.H., 1992. Río de la Plata grasslands, in: Coupland, R.T. (Ed.), *Ecosystems of the world 8A. Natural grasslands*. Elsevier, New York, pp. 367–407.
- Varela, S., 2009. Cuantificación de la extracción de nutrientes por trozas comerciales de *Eucalyptus globulus* en suelos de basamento cristalino de la zona este del país. Tesis de Grado. Universidad de la República (Uruguay). Facultad de Agronomía. 67p.
- Varella, A.C., Moot, D.J., Pollock, K.M., Peri, P.L., Lucas, R.J., 2011. Do light and alfalfa responses to cloth and slatted shade represent those measured under an agroforestry system? *Agroforestry Systems* 81, 157–173. <https://doi.org/10.1007/s10457-010-9319-6>

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

Especies	<i>P. taeda</i>		<i>E. grandis</i>		<i>E. globulus</i>		Callejón CN	
	Callejón	CN	Callejón	CN	Callejón	CN	Callejón	CN
C ₄								
<i>Andropogon lateralis</i> Nees.		+	+					
<i>Andropogon selloanus</i> (Hack.) Hack.					+			
<i>Andropogon ternatus</i> (Spreng.) Nees	+					+		+
<i>Axonopus argentinus</i> Parodi.		+	+					
<i>Axonopus fissifolius</i> (Raddi) Kuhlm.	+	+	+		+	+	+	+
<i>Axonopus suffultus</i> (JC Mikan ex Trin.) Parodi.				+			+	
<i>Bothriochloa laguroides</i> (DC.) Herter.	+				+	+	+	+
<i>Chloris retusa</i> Lag.	+	+						
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.			+		+	+	+	+
<i>Cyperus lanceolatus</i> Poir.			+					
<i>Cyperus meridionalis</i> Barros			+		+			
<i>Cyperus sesquiflorus</i> (Torr.) Mattf. & Kük. ex Kük.		+	+			+		+
<i>Cyperaceae</i> sp.	+	+		+	+	+	+	+
<i>Dichanthelium sabulorum</i> (Lam.) Gould & C.A. Clark.	+	+	+			+	+	+
<i>Digitaria aequiglumis</i> (Hack. & Arechav.) Parodi.								+
<i>Eragrostis bahiensis</i> Schrad. ex Schult.						+		+
<i>Eragrostis lugens</i> Nees.							+	
<i>Eragrostis neesii</i> Trin.		+						+
<i>Eragrostis retinens</i> Hack. & Arechav.					+			
<i>Gramínea</i> s/i						+		
<i>Leptocoryphium lanatum</i> (Kunth.) Nees.					+	+		
<i>Mnesithea selloana</i> (Hack.) de Koning & Sosef.				+	+	+	+	+
<i>Paspalum dilatatum</i> Poir.			+		+	+	+	+
<i>Paspalum leptum</i> Schult.		+	+					
<i>Paspalum notatum</i> Alain ex Flüggé.		+	+		+	+	+	+
<i>Paspalum plicatulum</i> Michx.	+	+			+	+	+	+
<i>Paspalum pumilum</i> Nees.						+	+	+
<i>Paspalum quadrifarium</i> Lam.				+	+	+		+
<i>Saccharum angustifolium</i> (Nees.) Trin.					+			
<i>Schizachyrium condensatum</i> (Kunth) Nees.			+					
<i>Schizachyrium microstachyum</i> (Desv. ex Ham.) Roseng., B.R. Arrill. & Izag.		+	+			+	+	+
<i>Schizachyrium plumigerum</i> (Ekman) Parodi.			+					
<i>Schizachyrium salzmannii</i> (Trin. ex Steud.) Nash.		+						
<i>Schizachyrium spicatum</i> (Spreng.) Herter.		+					+	
<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguélen.	+	+	+		+	+	+	+
<i>Setaria setosa</i> (Sw) P. Beauv.						+	+	+
<i>Sporobolus indicus</i> (L.) R. Br.		+	+		+	+		+

<i>Sporobolus</i> sp.	+	+							
<i>Steinchisma hians</i> (Elliott) Nash.	+	+	+		+	+	+	+	+
<i>Trachypogon spicatus</i> (L. f.) Kuntze.		+							
C ₃									
<i>Acanthostyles buniifolius</i> (Hook. & Arn.) R.M. King & H. Rob.						+			
<i>Adiantopsis chlorophylla</i> (Sw.) Fée.	+	+							
<i>Agrostis montevidensis</i> Spreng. ex Nees.			+		+		+		+
<i>Aristida murina</i> Cav.							+		
<i>Aspilia montevidensis</i> var. <i>Setosa</i> (Griseb.) Cabrera.				+	+	+	+	+	+
<i>Baccharis coridifolia</i> DC.		+	+						
<i>Baccharis spicata</i> (Lam.) Baill.									+
<i>Baccharis trimera</i> (Less.) DC.	+	+	+			+	+	+	+
<i>Briza</i> sp.							+		
<i>Bromus auleticus</i> Trin. ex Nees.					+				
<i>Bulbostylis capillaris</i> (L.) C.B. Clarke.		+							
<i>Carex bonariensis</i> Desf. ex Poir.			+	+					+
<i>Carex sororia</i> Kunth var. <i>pseudobracteosa</i> (Kük.) Kük.			+		+				+
<i>Chaptalia excapa</i> (Pers.) Baker.		+					+	+	+
<i>Chaptalia piloselloides</i> (Vahl) Baker.	+	+			+		+	+	+
<i>Chaptalia runcinata</i> Kunth.								+	
<i>Chascolytrum subaristatum</i> (Lam.) Desv.		+							
<i>Chevreulia acuminata</i> Less.									+
<i>Chevreulia sarmentosa</i> (Pers.) S.F. Blake.		+				+			+
<i>Chrysolea flexuosa</i> (Sims) H. Rob.	+		+						
<i>Clara ophiopogonoides</i> Kunth.								+	
<i>Commelina erecta</i> L.		+							
<i>Condea floribunda</i> (Briq.) Harley & J.F.B. Pastore.				+	+				
<i>Coniza</i> sp.		+							
<i>Cuphea glutinosa</i> Cham. & Schldtl.		+	+				+	+	
<i>Cyclosporum leptophyllum</i> (Pers.) Britton & P. Wilson					+				
<i>Danthonia montevidensis</i> Hack. & Arechav.		+							
<i>Desmanthus acuminatus</i> Benth.	+				+				
<i>Desmodium affine</i> Schldtl.	+		+						
<i>Desmodium incanum</i> DC.						+			
<i>Dichondra microcalyx</i> (Hallier f.) Fabris.	+	+	+	+	+	+			+
<i>Dicotyledonea s/i</i>	+	+							
<i>Dorstenia brasiliensis</i> Lam.					+	+		+	
<i>Eleocharis macrostachya</i> Britton.								+	
<i>Erechtites hieraciifolius</i> (L.) Raf. ex DC.	+		+						
<i>Eryngium horridum</i> Malme.					+	+	+	+	+
<i>Eryngium nudicaule</i> Lam.	+	+	+				+	+	
<i>Eryngium sanguisorba</i> Cham. & Schldtl.								+	

<i>Evolvulus sericeus</i> Sw.	+	+			+			+
<i>Fimbristylis autumnalis</i> (L.) Roem. & Schult.				+				+
<i>Fimbristylis spadicea</i> (L.) Vahl.								+
<i>Gamochoaeta</i> sp.			+					
<i>Gamochoaeta spicata</i> Cabrera.		+	+		+	+		+
<i>Glandularia selloi</i> (Spreng.) Tronc.								+
<i>Heimia salicifolia</i> Link.								+
<i>Herbertia lahue</i> (Molina) Goldblatt.		+	+				+	+
<i>Hydrocotyle pusilla</i> A. Rich.		+						+
<i>Hypochaeris</i> sp.								+
<i>Hypoxis decumbens</i> L.	+	+	+	+	+		+	+
<i>Ipheion vittatum</i> (Griseb.) Traub.							+	+
<i>Jarava plumosa</i> (Spreng.) S.W.L. Jacobs & J. Everett.						+		+
<i>Juncus capillaceus</i> Lam.	+	+	+	+	+		+	+
<i>Juncus</i> sp.				+		+		
<i>Krapovickasia flavescens</i> (Cav.) Fryxell.	+			+				
<i>Lathyrus</i> sp.	+						+	
<i>Lippia</i> sp.	+							
<i>Mecardonia procumbens</i> (Mill.).			+					
<i>Mimosa flagellaris</i> Benth.	+							
<i>Mitracarpus megapotamicus</i> (Spreng.) Kuntze.			+	+				
<i>Nassella charruana</i> (Arechav.) Barkworth.						+	+	
<i>Nassella neesiana</i> (Trin. & Rupr.) Barkworth.						+	+	+
<i>Nothoscordum inodorum</i> auct. non (Sol. ex Aiton) W.A. Nicholson.							+	+
<i>Nothoscordum</i> sp.							+	
<i>Oenothera indecora</i> Cambess.						+		
<i>Oxalis bipartita</i> A. St.-Hil.								+
<i>Oxalis brasiliensis</i> Lodd., G. Lodd. & W. Lodd. ex Hildebr.		+	+				+	+
<i>Oxalis perdicaria</i> (Molina) Bertero.		+	+					
<i>Oxalis sellowiana</i> Zucc. f. sellowiana							+	+
<i>Oxalis</i> sp.				+			+	+
<i>Pfaffia gnaphaloides</i> (L. f.) Mart.	+			+	+	+		
<i>Pfaffia tuberosa</i> (Spreng.) Hicken.						+		
<i>Phyla canescens</i> (Kunth) Greene.	+							+
<i>Piptochaetium bicolor</i> (Vahl) E. Desv.	+	+		+				
<i>Piptochaetium confusum</i> Parodi	+							
<i>Piptochaetium montevidense</i> (Spreng.) Parodi.	+	+	+		+	+	+	+
<i>Piptochaetium stipoides</i> (Trin. & Rupr.) Hack. ex Arechav.				+	+	+	+	+
<i>Plantago myosuroides</i> Lam.		+	+				+	

