



El ambiente lumínico y su influencia sobre tipos funcionales de plantas y producción en pastizales naturales

The luminous environment and its influence on functional types of plants and herbage production in grasslands

Silveira, D.^{*a}, García Favre, J.^b, Cadenazzi, M.^c, Nabinger, C.^d, Boggiano, P.^b

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

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

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

ARTICLE INFO

Article history:

Received 02-11-2022

Accepted 15-05-2023

Keywords:

Functional groups

Shade

Natural campos

Dry matter production

Original Research Article,

Sustainable agricultura

*Corresponding author:

Silveira, D.

E-mail address:

pasturasg2@gmail.com

ABSTRACT

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

RESUMEN

Es importante estudiar la adaptación de los pastizales naturales a diferentes niveles de sombra, ya que los sistemas silvopastoriles brindan muchos servicios ecosistémicos y beneficios de producción. Con el objetivo de analizar el efecto de la sombra artificial sobre la producción, distribución estacional de forraje de pastizales y composición botánica a través de grupos funcionales se condujo un experimento durante tres años (desde marzo del 2019 hasta abril del 2022) en un pastizal natural de la zona noreste del Uruguay. Se utilizó un diseño experimental de bloques completos con cuatro repeticiones. Los tratamientos fueron: campo natural (CN) a pleno sol, CN con 35% de intercepción de la radiación solar (IRS), CN con 50% IRS, CN con 65% IRS y CN con 80% IRS. Se evaluó los tipos funcionales de plantas a través de años y estaciones, la producción de biomasa estacional y total acumulada. La composición en verano y otoño tendió a homogeneizarse con los años asociándose a gramíneas perennes estivales, independiente del nivel de intercepción de la radiación solar. En invierno y primavera la cobertura evolucionó hacia una mayor asociación con gramíneas perennes invernales, gramíneas anuales invernales y *Cyperáceas+Juncáceas+Liliáceas* en los niveles de mayor sombramiento. El incremento de los niveles de intercepción de la radiación solar aumentó la producción del campo natural. El efecto de la sombra a través del tiempo determinó respuestas estacionales diferentes en la producción de biomasa y composición de tipos funcionales de plantas.

Palabras clave: grupos funcionales, sombra, campo natural, producción de materia seca.

INTRODUCCIÓN

Los pastizales del Río de la Plata (PRP) constituyen una importante área dentro de las ecorregiones de pastizales del mundo, corresponden a los pastizales tem-

plados más grandes del mundo (Soriano, 1991; Colabelli et al., 2011; Andrade et al., 2018).

El campo natural (CN) es dominado por especies C_4 que coexisten con especies C_3 y sus ciclos complementarios permiten una producción de forraje a través del

año, pero con marcadas diferencias en la distribución estacional de forraje con máximos en otoño y primavera (Gallinal et al., 1938; Rosengurtt 1943; Millot et al., 1987; Boggiano, 2003).

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

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

Se mencionan en zonas templadas resultados contradictorios en el rendimiento de materia seca y tasas de crecimiento de las pasturas, siendo menores cuando crecen bajo sombra que a pleno sol (PS), sin embargo, no todas las forrajeras responden de la misma manera ante disminuciones en la incidencia lumínica (Lin et al., 1999; Buerger et al., 2005; Neel et al., 2008; Feldhake et al., 2010; Neel y Belesky, 2015). Otros en cambio, utilizando especies C_4 simulando distintos porcentajes de retención de la luz incidente (30 y 50%) con telas de sombra, no registraron un cambio en el rendimiento respecto a la observada a PS (Carrillo et al., 2012), otros manifiestan que la productividad de gramíneas se ve significativamente afectada por modificaciones en el ambiente lumínico (Martuscello et al., 2009; Barro 2011), así *Paspalum notatum* creciendo bajo *Eucalyptus grandis* en primavera y verano presentó un rendimiento acumulado de materia seca 35% superior a los registrados a PS. También la acumulación promedio anual de *Axonopus catarinensis* tendió a ser máxima con un 40% de sombra y *Axonopus compressus* creciendo bajo sombra artificial obtuvo un 68% de incremento de la producción respecto a la de PS (Samarakoon et al., 1990; Wilson et al., 1990; Fassola et al., 2006).

En base a los requerimientos lumínicos de las especies C_4 , en condiciones normales de utilización del CN (pastoreo, baja disponibilidad de nitrógeno y estrés hídrico estacional) se presume que ante un aumento de los niveles de intercepción de la radiación solar (IRS) se reduzca la participación de gramíneas perennes estivales (GPE) con la consecuente disminución en la producción de la biomasa.

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

MATERIAL Y MÉTODOS

Sitio Experimental

El presente estudio fue desarrollado en la Estación Experimental Prof. Bernardo Rosengurtt (EEBR), Facultad de Agronomía, Cerro Largo (32° 23' 0,91" (S), 54° 26' 14,87" (O) y 163 msnm) sobre un CN desarrollado en un suelo Typic Pelludert (fine, smectitic) (Soil Survey Staff, 2014) de 86 cm de profundidad, de color negro, textura arcillosa, moderadamente bien drenado y fertilidad muy alta. La información meteorológica se recopiló cercano al sitio utilizando una Estación Meteorológica Vantage Pro 2 (Davis Instruments, 3465 Hayward CA, 94545-2778, USA).

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

Diseño experimental y tratamientos

El diseño experimental correspondió a bloques completos al azar con 4 repeticiones. Los tratamientos consistieron en: testigo a pleno sol (PS), 35, 50, 65 y 80% de IRS, mediante mallas agrícolas de color negro dispuestas permanentemente sobre la vegetación de CN. Estas mallas permiten generar diferentes grados de transmisión, absorción y reflexión de la radiación, la fracción de luz que pasan por los huecos de la malla no es modificada, pero la incidente sobre los hilos es alterada en su espectro según su pigmentación, las mallas

negras disminuyen la radiación directa e incrementa la cantidad de radiación difusa, absorbiendo la radiación en todo el espectro visible, no alterando la calidad de luz (Thompson y Harper, 1988; Valera et al., 2001; Shahak et al., 2004; Stamps, 2009; Ayala et al., 2011; Márquez-Quiroz et al., 2014). Por el contrario, estas mallas no limitan la llegada de agua de las precipitaciones a la superficie del suelo. Cada parcela presentó una superficie de 32 m² (10 m x 3,2 m), con una orientación norte – sur, con distancias entre ellas de 6 m, dejando un borde de 1,5 m a ambos lados de las parcelas con el objetivo de garantizar el nivel de sombra deseado. Las mallas agrícolas se dispusieron en una estructura a 2,10 m sobre el suelo sostenidas por alambre, siendo el área experimental de 640 m².

Periodo experimental

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

VARIABLES EVALUADAS

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

La estructura de la vegetación en cada parcela se describió a través de 5 cuadros de 0,1 m² distribuidos al azar. En cada cuadro se determinó en porcentaje la cobertura vegetal (CV), mantillo + heces (M+H), restos secos (RS) y suelo descubierto (SD). La cobertura vegetal (CV) correspondió a la suma de las coberturas relativas de cada una de las especies (Braun, 1950; Silveira et al., 2018). Se realizó la clasificación de las especies relevadas en siete TFP: gramíneas perennes invernales (GPI), gramíneas perennes estivales (GPE), gramíneas anuales invernales (GAI), leguminosas (Leg), malezas de campo sucio (MCS, grupo integrado por especies subarbutivas y espinosas), Ciperáceas, Juncáceas y Liliáceas (Cyp – Jun – Lil) y especies de hierbas menores (HM). El área no recubierta por vegetación correspon-

dió a: mantillo y heces (M+H), restos secos (RS) y suelo descubierto (SD).

Se registraron la temperatura mínima, máxima y media del aire, las precipitaciones (pp), evapotranspiración potencial (ETP-Tanque A), humedad relativa (HR) en la estación meteorológica automática de la EEBR ubicada a 1 km del sitio experimental (Cuadro 1). Se verificaron los niveles de intercepción de la radiación de las mallas agrícolas utilizándose un ceptómetro de barras integradoras del flujo de fotones de 0,8 metros de longitud (AccuPAR® modelo LP 80, Decagon Devices, Inc. Pullman, Washington 99163, USA).

Modelo estadístico y análisis de datos

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

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

RESULTADOS

Condiciones ambientales

El periodo de estudio se caracterizó por variaciones mínimas respecto al periodo histórico, durante el año 2019 las temperaturas de otoño e invierno estuvieron por encima de la media entre 0,5 y 0,3°C. En tanto para la primavera y verano las temperaturas medias fueron similares al periodo histórico (Cuadro 1). El otoño y verano del año 2020 presentaron similitud al periodo histórico, el invierno y la primavera fueron 0,3 y 0,5 °C superiores. Finalmente, el otoño e invierno del año 2021 se presentaron menores temperaturas promedio (0,7 y 0,5°C) respecto al periodo histórico, las temperaturas de la primavera y verano fueron superiores en 0,3°C respecto al periodo de referencia.

Durante el año 2019 las precipitaciones registradas en invierno y primavera fueron un 68% y 128 % superiores a las observadas durante el periodo normal. En tanto que las precipitaciones presentaron un déficit

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

Table 1. Average, maximum and minimum temperature and historical monthly average rainfall and for the year 2019 to 2021.

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

respecto al periodo normal en las estaciones de otoño, invierno y primavera del año 2020 y en verano del año 2021. Estas condiciones podían determinar una menor disponibilidad de agua a nivel del suelo, que sería minimizada en las condiciones de sombra impuesta en el presente trabajo.

Composición botánica

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

En la figura 1a se presenta el ACP del primer año, donde CP1 y CP2 resumen el 88% de la variabilidad ocurrida al clasificar por la cobertura de los distintos TFP.

En verano y otoño los tratamientos (grupo I (línea continua)) mostraron un comportamiento similar asociándose con las GPE que presentan una correlación de 0,99 con el CP1. En otoño la asociación a GPE es menor a la observada en verano.

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

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

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

En verano y otoño los tratamientos de niveles de IRS y PS conforman el grupo I (línea continua) asociándose a la cobertura de GPE que presenta una correla-

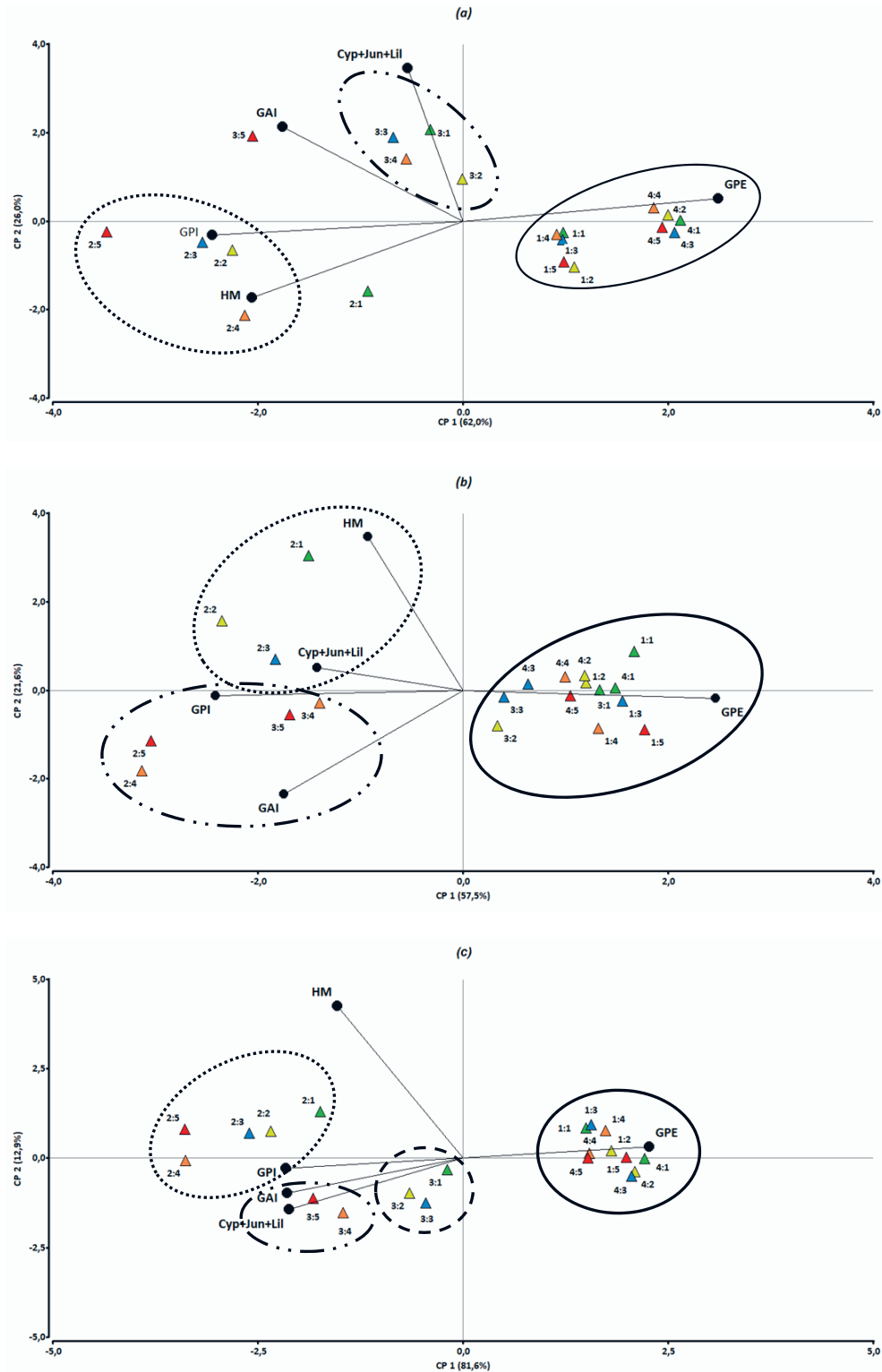


Figura 1. Diagramas biplot correspondientes a los ACP basado en el área cubierta por los tipos funcionales de plantas por estación y nivel de intercepción de la radiación solar según año de evaluación: a. 2019, b. 2020 y c. 2021. **Referencias:** primer número corresponde a la estación (1. Otoño, 2.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

Figure 1. Biplot diagrams corresponding to the PCA based on the area covered by the functional types of plants according to season and level of interception of solar radiation during the year of evaluation: a. 2019, b. 2020 and c. 2021. **References:** first number corresponds to the season (1. Autumn, 2. Winter, 3. Spring and 4. Summer. Second number corresponds to the level of interception of solar radiation (1. full sun, 2. 35% interception, 3. 50% interception, 4. 65% interception, and 5. 80% interception).

ción de 0,99 con el CP1. En este año el grupo I presentó una distribución más difusa de sus componentes que en el primer año.

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

En el invierno sobre CP2 y a valores positivos se asociaron el CN a PS con HM y los niveles de IRS 35% y 50% a Cyp+Jun+Lil. Estos tratamientos integran el grupo II (línea punteada) asociándose negativamente a CP1 y positivamente a CP2 (HM: -0,37; 0,85 y Cyp+Jun+Lil: -0,57; 0,13). Los tratamientos con mayor IRS (65% y 80%) integran el grupo III (línea segmentada y punteada) para las estaciones de invierno y primavera asociándose a GPI y en menor medida a GAI, presentando una correlación negativa con CP1 de -0,97 y -0,70, respectivamente.

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

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

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

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

Producción de biomasa anual acumulada

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

La producción total anual de biomasa (figura 2a) fue significativamente diferente entre el primer año (7783 Kg MS ha⁻¹) y superior a la observada en el tercer año (6693 Kg MS ha⁻¹), en tanto que el segundo año presentó un comportamiento intermedio (7004 Kg MS ha⁻¹).

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

Distribución estacional de la producción de biomasa

Otoño

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

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

Invierno

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

La mayor producción invernal se obtuvo en el tercer año (1698 Kg MS ha⁻¹) respecto al producido en el primer y segundo año (579 y 926 Kg MS ha⁻¹, respectivamente). El efecto de los tratamientos sobre la producción invernal mostró que 80%, 65% y 35% IRS

fueron los mayores (1308, 1239, 1029 Kg MS ha⁻¹, respectivamente) respecto a la producción a PS (740 Kg MS ha⁻¹). En tanto el tratamiento de 50% IRS presentó una producción de 1025 Kg MS ha⁻¹, sin diferencias con los demás (figura 4b).

Primavera

La producción de biomasa primaveral según el año de evaluación y la producida según nivel de IRS se presenta en la figura 5. La producción primaveral (figura 5a), muestra diferencias significativas para los años

($p < 0,001$) y tratamientos ($p < 0,01$) (figura 5b) y sin efecto significativo en la interacción año y nivel de IRS ($p > 0,05$).

La producción primaveral fue mayor en el primer año (3094 Kg MS ha⁻¹) respecto al producido durante el segundo y tercero (2339 y 1525 Kg MS ha⁻¹, respectivamente). Se apreció un decremento de la producción primaveral con el tiempo. La producción primaveral de los tratamientos 80%, 65%, 50% y 35% de IRS (2563, 2488, 2419 y 2367 Kg MS ha⁻¹, respectivamente) no difirieron entre ellos y superaron la producción a PS (1759,5 Kg MS ha⁻¹).

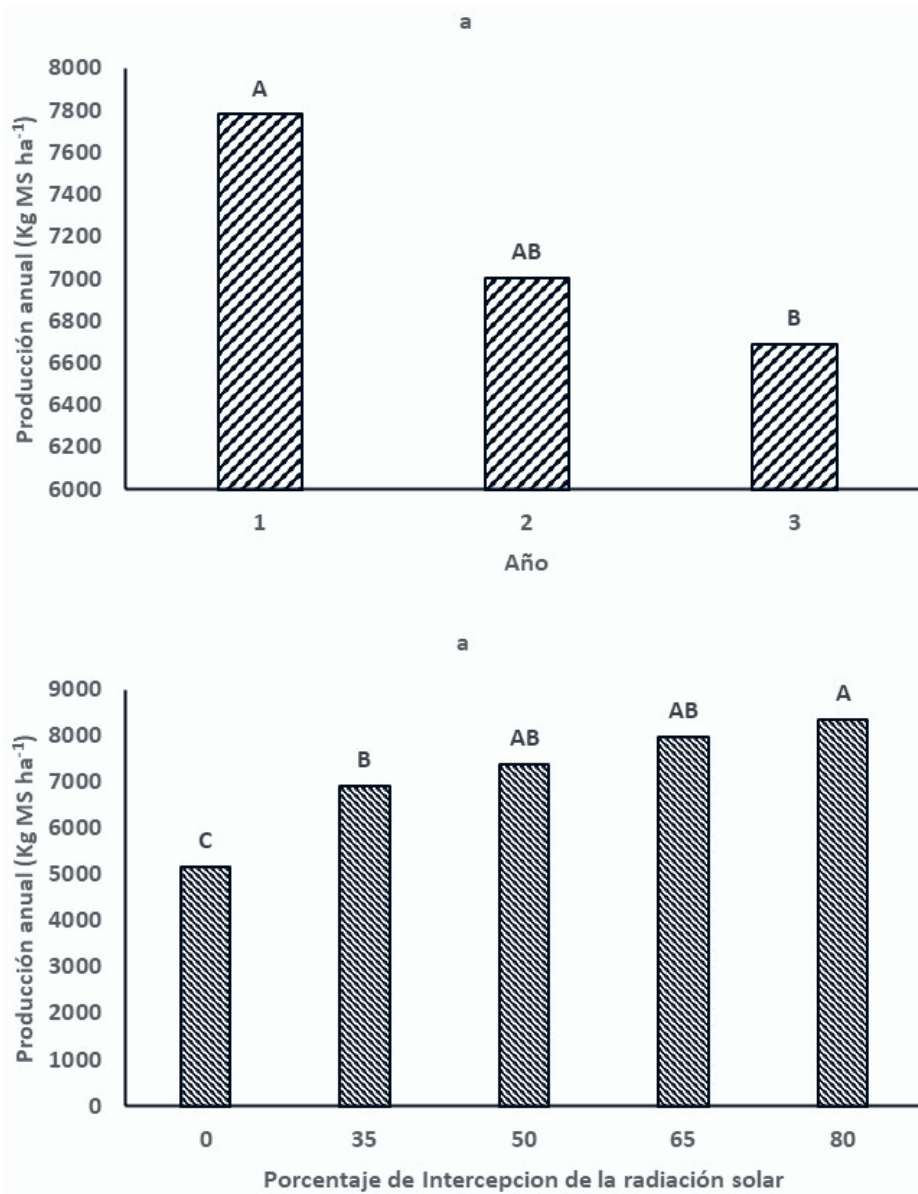


Figura 2. Producción anual de biomasa (Kg de MS ha⁻¹ año⁻¹) según año de evaluación (a) y producción promedio según porcentaje de radiación interceptada (b).

Figure 2. Annual biomass production (Kg of DM ha⁻¹ year⁻¹) by year of evaluation (a) and average production according to the level of intercepted radiation (b).

Verano

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

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

segundo y primer año (1074 Kg MS ha⁻¹ y 1820 Kg MS ha⁻¹, respectivamente).

En tanto presentan comportamiento intermedio 50% IRS en el primer año (3088 Kg MS ha⁻¹), 80%, 65 y 50% IRS en el segundo año (2991, 2693, 2616 Kg MS ha⁻¹, respectivamente) y 35% IRS en el primer año (2530 Kg MS ha⁻¹). Estas producciones estivales no difieren de 80% y 65% IRS del primer año, en cambio se visualizan diferencias entre 50% IRS del primer año con 35%, 50%, 65%, 80% del tercer año (1614, 1437, 1218 y 1086 Kg MS ha⁻¹, respectivamente) y a PS del se-

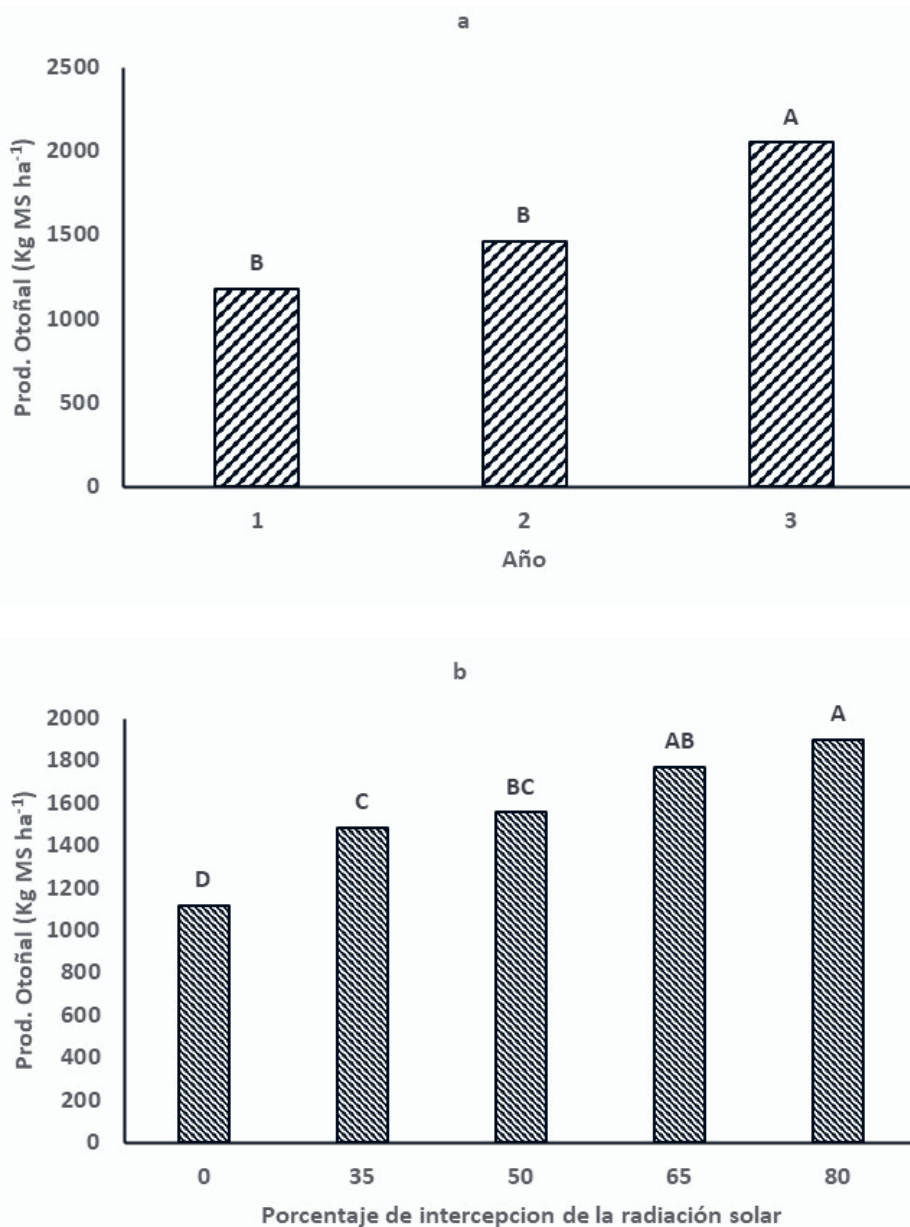


Figura 3. Producción de biomasa otoñal (Kg de MS ha⁻¹ año⁻¹) según el año de evaluación (a) y el porcentaje de intercepción de la radiación solar (b).

Figure 3. Autumn biomass production (Kg of DM ha⁻¹ year⁻¹) by year of evaluation (a) and percentage of interception of solar radiation (b).

gundo año (1074 Kg MS ha⁻¹), no diferenciándose de PS en primer y tercer año (1820 y 1740 Kg MS ha⁻¹), sumado al 35% de IRS del segundo año (1997 Kg MS ha⁻¹). El 80% de IRS del segundo año presentó una producción superior (2991 Kg MS ha⁻¹) a los niveles de 50%, 65% y 80% IRS del tercer año y PS del segundo año. En tanto que 65% IRS del segundo año fue superior en producción estival frente al 80%, 65% IRS del tercer año y superior a PS del segundo año. Por último, se observó una mayor producción en 50% IRS del segundo año (2616

Kg MS ha⁻¹) y 35% del primer año (2530 Kg MS ha⁻¹) frente a 80% IRS del tercer año y a PS del segundo año, que presentó la menor producción (1074 Kg MS ha⁻¹).

DISCUSIÓN

En general la composición de los tratamientos en verano y otoño tendió a homogeneizarse con los años, asociándose a GPE, independientemente del nivel de IRS; en tanto que, en invierno y primavera la cobertu-

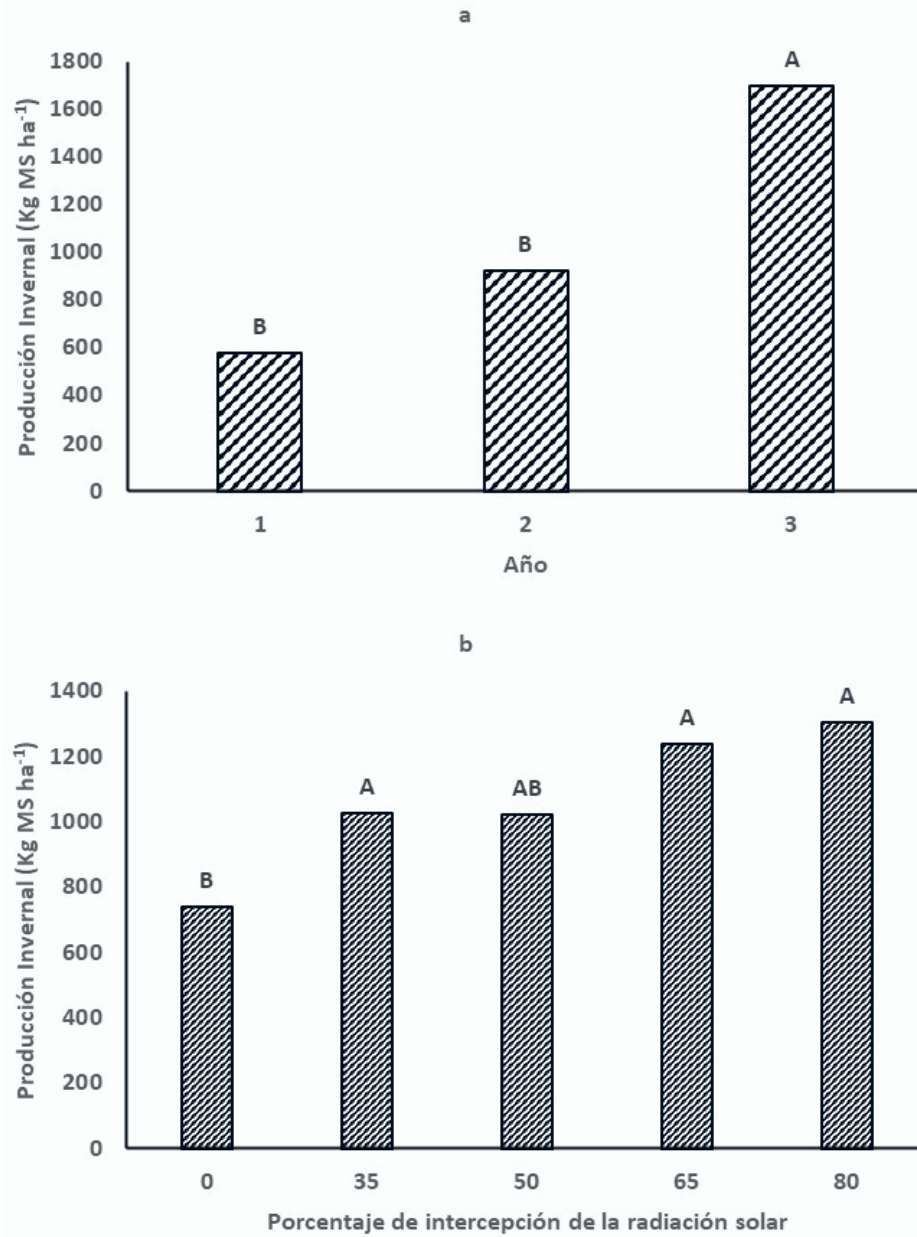


Figura 4. Producción de biomasa invernal (Kg de MS ha⁻¹ año⁻¹) según el año de evaluación (a) y el porcentaje de intercepción de la radiación solar (b).

Figure 4. Winter biomass production (Kg of DM ha⁻¹ year⁻¹) by year of evaluation (a) and percentage of interception of solar radiation (b).

ra de los tratamientos con mayor IRS evolucionó hacia una mayor asociación con GPI, GAI y Cyp+Jun+Lil, correspondiendo a metabolismos C_3 más tolerantes a la sombra. El incremento de los niveles de IRS aumentó la producción del CN y se constató la reducción de la producción del primer al tercer año, producto de la reducción de la producción de primavera y verano que no es compensada por el incremento de la producción de otoño e invierno, consecuencia del aumento de los niveles de IRS.

Composición botánica

El otoño y verano y para los tres años independientemente del nivel de IRS y a PS presentó una asociación a las GPE y formaron un único grupo, con la particularidad de que, en el primer año, el otoño registró una asociación menor respecto a la observada en el verano, en el segundo año se mantiene la asociación a las GPE (figura 1b), pero con una mayor integración, aunque más difusa. En el segundo año también se suman a PS y

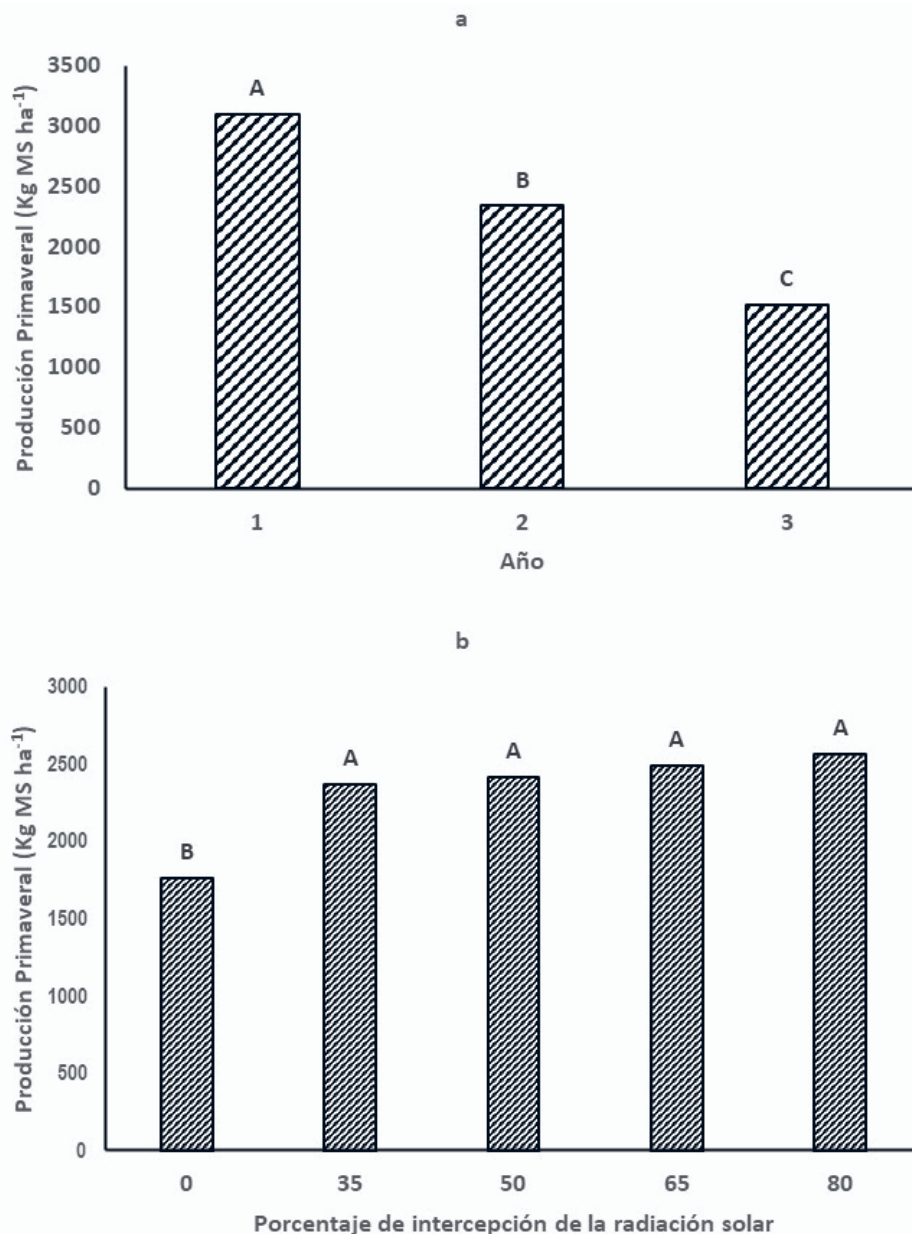


Figura 5. Producción de biomasa primaveral (Kg de MS ha⁻¹ año⁻¹) según el año de evaluación (a) y el porcentaje de intercepción de la radiación solar (b).

Figure 5. Spring biomass production (Kg of DM ha⁻¹ year⁻¹) by year of evaluation (a) and percentage of interception of solar radiation (b).

los niveles IRS de 35% y 50% correspondiente a la primavera, lo cual podía estar relacionado a las menores precipitaciones registradas en esta estación respecto a las observadas en el periodo normal (1981 – 2010) y a mayor eficiencia en el uso del agua de las GPE, porque a una tasa fotosintética dada tienen una conductancia estomática más baja y adaptación a condiciones más secas (Pagani et al., 1999; Sage, 2004; Edwards y Still 2008). La mayor asociación de los tratamientos en estas estaciones en el tercer año (figura 1c) podría estar vinculado a la mayor cobertura de GPE y a la adaptación a la sombra de especies C_4 en particular a especies del género *Paspalum* en estaciones cálidas que muestran inclusive mayores producciones que las observadas a PS (Wilson et al., 1990; Wong, 1991; Carvalho et al., 1997; Barro, 2011).

En invierno y primavera la composición de TFP evolucionó con el aumento de los niveles de IRS a una predominancia de GPI, GAI y Cyp+Jun+Lil (figura 1a-c), mayoritariamente pertenecientes a metabolismos C_3 . Esta respuesta sería el resultado de su adaptación a menores temperaturas que mejorarían la relación CO_2/O_2 , contribuyendo a menores niveles de fotorrespiración y a hábitats sombríos debido a mayores eficiencias fotosintéticas y menores requerimientos energéticos para asimilar CO_2 (Moser et al., 2004; Furbank et al., 2009; Furbank, 2011), haciéndolas más competitivas frente a las GPE (Silva, 1998; Sage et al., 1999; Pillar et

al., 2002; Silveira et al., 2019, 2022; Mackay-Smith et al., 2022).

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

Producción anual de biomasa

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

La respuesta en producción de biomasa asociada a los aumentos de los niveles de IRS (figura 2b), mostró

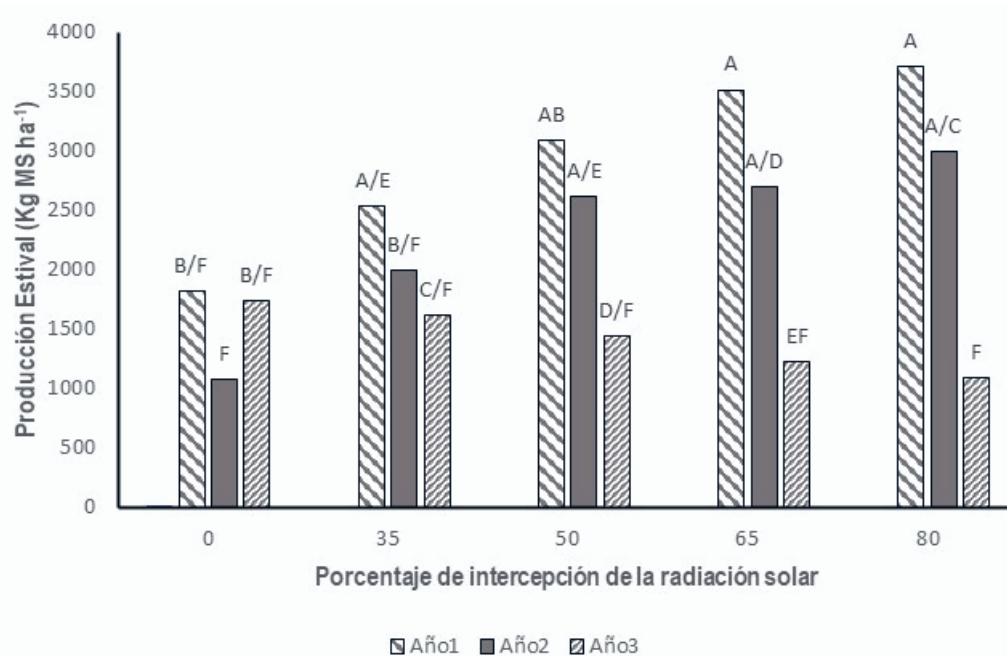


Figura 6. Producción de biomasa estival (Kg de MS ha⁻¹ año⁻¹) a través de los años y según nivel de intercepción de la radiación solar.

Figure 6. Summer biomass production (Kg of DM ha⁻¹ year⁻¹) throughout the years and according to the level of interception of solar radiation.

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

Distribución estacional de biomasa

Se observó un incremento de la producción otoñal con los años (figura 3a), lo cual puede ser explicado por un mantenimiento de la cobertura de GPE en esta estación con 77,6% y 79,2% en el primer y tercer año respectivamente (Cuadros suplementarios 1 y 2) y a la prolongación del ciclo de crecimiento de GPE que implicó un cambio en la distribución estacional de la producción de biomasa. Esto podría ser explicado debido a los mayores contenidos de agua en el suelo y con ello a una disminución en el potencial hídrico de las plantas, y de la temperatura que favorecería una disponibilidad de nutrientes en el suelo elevando el estatus nutricional de la pastura, lo cual sería un efecto indirecto de la sombra sobre la producción (Joffre y Rambal, 1988; Peri, 2005; Mordelet y Le Roux, 2006).

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

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

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

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

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

La producción primaveral promedio disminuyó durante los sucesivos años (figura 5a), este decremento en la productividad fue del 24,4 y 50,7% para el segundo y tercer año respectivamente, esto estaría asociado a una reducción de la cobertura de GPE, la cual pasó de 60% en el primer año a 44,8% en el tercer año (Cuadros suplementarios 1 y 2). Si tenemos en cuenta los cambios sucedidos con el aumento de IRS se observó un decremento de la cobertura de las GPE pasando del 57,4% a PS a 32,0% en IRS 80%, mostrando ello una pérdida de potencial de producción (Cuadro suplementario 2). Esto podría ser consecuencia de menores temperaturas bajo sombra, prolongación de la estación de crecimiento de especies C₃ sumado a la menor adaptación a la sombra de las GPE, vinculado a su metabolismo fotosintético, (Moser et al., 2004; Sage y McKown, 2006; Furbank et al., 2009; Furbank, 2011).

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

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

La producción estival se redujo del primer año al tercero en 51,6%, lo que estaría vinculado a una reducción de la cobertura de GPE de 89,4% a 79,1% (Cuadros suplementarios 1 y 2) y las menores precipitaciones y elevada evapotranspiración ocurridas en la estación (Cuadro 1). En los dos primeros años los tratamientos de sombreado mostraron diferencias respecto a PS, esas condiciones en iluminación limitada en los dos primeros años mantendrían la humedad del sue-

lo, una mayor actividad de la micro y mesofauna que podría aumentar la disponibilidad de nitrógeno (Wong y Wilson, 1980; Wong et al., 1985; Wilson et al., 1990; Wong y Stur, 1996; Sánchez-Díaz y Aguirreola, 2008; Dodd et al., 2005; Moderlet y Le Roux, 2006; Paciullo et al., 2008; Varela, 2009), determinando incrementos en la producción estival vinculado al aumento de los niveles de IRS. No obstante, no se mantuvieron esas diferencias en el tercer año (figura 6). Este descenso en la producción estival se explicaría por una reducción en la cobertura de GPE las cuales pasan de 87,8% a PS a 71,8% en IRS de 80% (Cuadro suplementario 2), menor precipitación (Cuadro 1), sumado a una mayor demanda atmosférica que provocó déficit hídrico. Si bien se observó un incremento de la cobertura de GPI, sumado a una prolongación del ciclo en producción de estas no logró compensar la pérdida en producción.

CONCLUSIONES

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

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

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

REFERENCIAS

- Andrade, B.O., Marchesi, E., Burkart, S., Setubal, R.B., Lezama, F., Perelman, S., Schneider, A.A.; Trevisan, R., Overbeck, G.E., Boldrini, I.I., 2018. Vascular plant species richness and distribution in the Río de la Plata grasslands. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 188: 250–256. <http://doi.org/10.1093/botlinnean/boy063>
- Ayala, F., Zatarain, D.M., Valenzuela, M., Partida, L., Velázquez, T.J., Díaz, T., Osuna, J.A., 2011. Crecimiento y rendimiento de tomate en respuesta a radiación solar transmitida por mallas sombra. *Terra Latinoamericana*. 29(4):403-410.
- Bahamonde, H.A., Peri, P.L., Martínez Pastur, G., Lecinas, M.V., 2009. Variaciones microclimáticas en bosques primarios y bajo uso silvopastoril de *Nothofagus antarctica* en dos clases de sitio en Patagonia sur. In *Proceedings of the 1st National Congress of Silvopastoral Systems*; INTA Editions: Misiones, Argentina, pp. 14–16.
- Barreiro, M., Arizmendi, F., Trinchin, R., 2019. Variabilidad observada del clima en Uruguay. Departamento de Ciencias de la Atmósfera Instituto de Física, Facultad de Ciencias. Udelar. 52p.
- Barro, R.S., 2011. Resposta morfofisiológica e produtiva de genótipos forrageiros nativos em diferentes condições de luminosidade. Tesis Dr. en Zootecnia. Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 178 p.
- Boggiano, P., 2003. Manejo y conservación de la diversidad biológica: Manejo integrado de pradera. In: *Manejo integrado de ecosistemas y recursos naturales en Uruguay* (2003, Montevideo). Trabajos presentados. Montevideo, s.e. 71 p.
- Braun – Blanquet., 1950. *Sociología Vegetal: Estudio de las comunidades vegetales*. Acme Agency. Buenos Aires. 444p.
- Bremond, L., Boom, A.; Favier, C., 2012. Neotropical C₃/C₄ grass distributions – present, past and future. *Global Change Biology* 18: 2324-2334. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02690.x>
- Breshears, D.D., Rich, P.M., Barnes, F.J., Campbell, K., 1997. Overstory-imposed heterogeneity in solar radiation and soil moisture in a semiarid woodland. *Ecological Applications*. 7(4):1201-1215
- Buergler, A.L., Fike, J.H., Burger, J.A., Feldhake, C.M., McKenna, J.R., Teutsch, C. D., 2005. Botanical composition and forage production in an emulated silvopasture. *Agronomy Journal*, 97, 1141–1147. <https://doi:10.2134/agronj2004.0308>
- Cadotte, M.W., Borer, E.T., Seabloom, E.W., Cavender-Bares, J., Harpole, W.S., Cleland, E., Davies, K.F., 2010. Phylogenetic patterns differ for native and exotic plant communities across a richness gradient in Northern California. *Diversity and Distributions*. 16: 892-901. <http://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00700.x>
- Campbell, A., 1966. Grazed pasture parameters: I Pasture dry-matter production and availability in a stocking rate and grazing management experiment with dairy cows. *Journal of Agricultural Science*. 67 (2): 199-210.
- Carrilho, P.H.M., Alonso, J., Santos, L.D.T., Sampaio, R.A., 2012. Comportamiento vegetativo y reproductivo de *Brachiaria decumbens* vc. Basilisk bajo diferentes niveles de sombra. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola*, 46 (1), 85-90.
- Carvalho, M.M., Silva, J.L.O., Campos Junior, B.A., 1997. Produção de matéria seca e composição mineral da forragem de seis gramíneas tropicais estabelecidas em um sub-bosque de angico-vermelho. *Revista Brasileira de Zootecnia*, v 28, 213–218.
- Carvalho, M.M., Freitas, V.P., Xavier, D.F., 2002. Início de florescimento, produção e valor nutritivo de gramíneas forrageiras tropicais sob condição de sombreamento natural. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v. 37, n. 5, p. 717-722. 2002.
- Casal, J.J., 2012. Shade avoidance. *The Arabidopsis Book*. N°. 10:s.p. Consultado en ago. 2022. Disponible en <https://doi.org/10.1199/tab.0157>
- Colabelli, M.R., Agnusdei, M.G., Durand, J.L., 2011. Grupos funcionales de plantas, producción de forraje y eficiencia de uso de radiación de pastizales naturales en condiciones potenciales y limitadas de agua y nitrógeno. *Revista RIA – INTA Vol. 37, (1):62-74*.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., González, L., Tablada, M., Robledo, C.W., 2013. InfoStat versión.2013 Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>

- Dodd, M.B., McGowan, A.W., Power, I.L., Thorrold, B.S., 2005. Effects of variation in shade level, shade duration and light quality on perennial pastures. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 48(4):531-543. <http://doi.org/10.1080/00288233.2005.9513686>
- Edwards, E.J., Smith, S.A., 2010. Phylogenetic analyses reveal the shady history of C4 grasses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107: 2532-2537. <http://doi.org/10.1073/pnas.0909672107>
- Edwards, E.J., Still, C.J., 2008. Climate, phylogeny and the ecological distribution of C4 grasses. *Ecology Letters*, 1: 266–276. <http://doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01144.x>
- Ehleringer, J.R., 2005. The influence of atmospheric CO₂, temperature, and water on the abundance of C₃/C₄ taxa. In: Baldwin, I. et al. (Eds.). *A history of atmospheric CO₂ and its effects on plants, animals, and ecosystems*. *Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*, vol 177. Springer, New York, NY. 214 – 231.
- Fassola, H., Lacorte, S., Pachas, N., Pezzutti, R., 2006. Efecto de distintos niveles de sombra del dosel de *Pinus taeda* L. sobre la acumulación de biomasa forrajera de *Axonopus compressus* (Swartz) Beauv. *Rev. Argent de Prod Anim* 26:101–111.
- Feldhake, C. M., Neel, J. P. S., Belesky, D. P., 2010. Establishment and production from thinned mature deciduous-forest silvopastures in Appalachia. *Agroforestry Systems*, 79, 31–37. <https://doi.org/10.1007/s10457-010-9289-8>
- Furbank, R.T., 2011. Evolution of the C4 photosynthetic mechanism: are there really three C4 acid decarboxylation types? *Journal of Experimental Botany*, Vol. 62, No. 9, pp. 3103–3108. <http://doi.org/10.1093/jxb/err080>
- Furbank, R.T., von Caemmerer, S., Sheehy, J., Edwards, G.E., 2009. C4 rice: a challenge for plant phenomics. *Functional Plant Biology*, vol. 36: 845 - 856. <http://doi.org/10.1071/FP09185>
- Gallinal, J., Bergalli, L., Campal, E., Aragone, L., Rosengurt, B., 1938. Estudios sobre praderas naturales del Uruguay. 1a. Contribución. Imp. Germano Uruguay. 208 p.
- Hoffmann, W.A., Jackson, R.B., 2000. Vegetation-climate feedbacks in the conversion of tropical savanna to grassland. *Journal of Climate* 13: 1593-1602. [http://doi.org/10.1175/1520-0442\(2000\)013<1593:VCFITC>2.0.CO](http://doi.org/10.1175/1520-0442(2000)013<1593:VCFITC>2.0.CO)
- Holmgren, M., Scheffer, M. Huston, M. A., 1997. The interplay of competition and facilitation in plant communities. *Ecology*, 78, 1966 – 1975.
- Holzappel, C., Tielbörger, K., Parag, H. A., Kigel, J., Sternberg, M., 2006. Annual plant-shrub interaction along an aridity gradient. *Basic and Applied Ecology*, 7, 268-279.
- Inumet. s/f. Climatología del Invierno (Jun.-Jul. – Ago.) en Uruguay (1981 – 2010). Recuperado de: <https://www.inumet.gub.uy/index.php/clima/climatologia-estacional>. Fecha de consulta: 20/08/2022.
- Inumet. s/f. Climatología del Verano (Dic.-Ene. – Feb.) en Uruguay (1981 – 2010). Recuperado de: <https://www.inumet.gub.uy/index.php/clima/climatologia-estacional>. Fecha de consulta: 20/08/2022.
- Joffre, R., Rambal, S., 1988. Soil Water Improvement by Trees in the Rangelands of Southern Spain. *Acta Oecologica*, 9, 405–422.
- King, J., Sim, E., Barthram, G., 1986. A comparison of spectral reflectance and sward surface height measurements to estimate herbage mass and leaf area index in continuously stocked ryegrass pastures. *Grass and Forage Science*, 41: 251-258.
- Kotteck, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., Rubel, F., 2006. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, 15 (3): 259-263.
- Lin, C.H., McGraw, R.L., George, M.F., Garrett, H.E., 1999. Shade effects on forage crops with potential in temperate agroforestry practices. *Agroforestry Systems*, 44, 109–119. <https://doi.org/10.1023/A:1006205116354>
- López, I., Balocchi, O., Lailhacar, P., Oyarzún, C., 1997. Caracterización de sitios de crecimiento de seis especies prateras nativas y naturalizadas del Dominio Húmedo de Chile. *Agro Sur*, 25, 62-80.
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I., Callaway, R.M., 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107: 433-438. <http://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13250.x>
- Mackay-Smith, T.H., Lucy, L., Burkitt, L.L., López, I.F., Reid, J.I., 2022. The impact of a kanuka silvopastoral system on surface runoff and sediment and nutrient losses in New Zealand hill country. *Agronomy*, 12 (7): 1701. <https://doi.org/10.3390/agronomy12071701>
- Marañón, T., Pugnaire, F.I., Callaway, R.M., 2009. Mediterranean-climate oak savannas: The interplay between abiotic environment and species interactions. *Web Ecol*, 9, 30–43. <http://doi.org/10.5194/we-9-30-2009>
- Márquez-Quiroz, C., Robledo-Torres, V., Benavides-Mendoza, A., Vázquez-Badillo, M. E., de la Cruz-Lázaro, E., Estrada-Boitelto, M.A., López-Espinosa, T.S., 2014. Uso de mallas sombra: una alternativa para la producción de tomate cherry. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*. 1(2):175-180.
- Martuscello, J.A., Jank, L., Neto, M.G., Laura, V.A., Figueiredo, D.N., 2009. Produção de gramíneas do gênero *Brachiaria* sob níveis de sombreamento. *Revista Brasileira de Zootecnia* 38:1183-1190. <https://doi.org/10.1590/S1516-35982009000700004>
- Millot, J.C., Risso, D., Methol, R., 1987. Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. MGAP - IPA. 199p.
- Mordelet, P., Le Roux, X., 2006. Tree/Grass Interactions. In: Abbadie, L., Gignoux, J., Le Roux, X., Lepage, M. (eds) *Lamto*. *Ecological Studies*, vol 179. Springer, New York, NY. 139-161pp. https://doi.org/10.1007/0-387-33857-8_8
- Moser, L.E., Burson, B.L., Sollenberger, L.E., 2004. Warm-Season (C4) Grass Overview. In *Warm-Season (C4) Grasses*. Ed. Moser, Burson y Sollenberger. ASSA, CSSA, SSSA, *Agronomy* N°45, 1171p.
- Neel, J. P. S., Belesky, D. P., 2015. Herbage production, nutritive value, and animal productivity within hardwood silvopasture, open and mixed pasture systems in Appalachia, United States. *Grass and Forage Science*, 72, 137–153. <https://doi.org/10.1111/gfs.12211>
- Neel, J. P. S., Feldhake, C. M., Belesky, D. P., 2008. Influence of solar radiation on the productivity and nutritive value of herbage of cool-season species of an understory sward in a mature conifer woodland. *Grass and Forage Science*, 63, 38–47. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2007.00612.x>

- Paciullo, D.S.C., Campos, N.R., Gomide, C.M.A., Castro, C.D., Tavela, R.C., Rossiello, R.O., 2008. Crecimiento de capim braquiária influenciado pelo grau de sombreamento e pela estação do ano. Pesquisa Agropecuária Brasileira 43(7), 917-923.
- Pagani, M., Freeman, K.H., Arthur, M.A., 1999. Late Miocene atmospheric CO₂ concentrations and the expansion of C₄ grasses. Science 285, 876-9.
- Pérez, S., 2016. Caracterización agroclimática de la región nor-este de Uruguay y su influencia en la producción ganadera. Tesis de Grado. Facultad de Agronomía – Udelar. 96p.
- Peri, P.L., 2005. Patagonia Sur. Sistemas Silvopastoriles en Ñirantales. IDIA XXI For. 2005, 5, 245-249.
- Peri, P.L., Lucas, R.J., Moot, D.J., 2007. Dry matter production, morphology and nutritive value of *Dactylis glomerata* growing under different light regimes. Agroforestry Systems.70(1):63-79. <https://doi.org/10.1007/s10457-007-9029-x>
- Pillar, V., Boldrini I., Lange, O., 2002. Padrões de distribuição espacial de comunidades campestres sob plantio de eucalipto. Pesq. Agropecuaria Brasileira, 37 (6): 753-761.
- Rosengurt, B., 1943. Estudios sobre praderas naturales del Uruguay. 3a. Contribución: La estructura y el pastoreo de las praderas de la región de Palleros. Montevideo. Barreiro y Ramos. 281 p.
- Sage, R.F., McKown, A.D., 2006. Is C₄ photosynthesis less phenotypically plastic than C₃ photosynthesis? Journal of Experimental Botany. 57: 303 – 317. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj040>
- Sage R.F., 2004. The evolution of C₄ photosynthesis. New Phytol. 161, 341-70.
- Sage, R.F., Weding, D.A., Li, M., 1999. The Biogeography of C₄ Photosynthesis: Patterns and Controlling Factors. In: Sage RF y Monson RK. Ed. C₄ Plant Biology. Academic Press. pp. 313-373.
- Samarakoon, S., Wilson, J., Shelton, H., 1990. Growth, morphology and nutritive quality of shaded *Stenotaphrum secundatum*, *Axonopus compressus* and *Pennisetum clandestinum*. The Journal of Agricultural Science, 114 (2), 161-169. <http://doi:10.1017/S0021859600072154>
- Sanchez-Díaz, M., Aguirreolea, J., 2008. El agua en la planta. Movimiento del agua en el sistema suelo-planta-atmósfera. En Azcón-Bieto, J. y Talón, M. (Eds.). Fundamentos de fisiología vegetal. Segunda Edición. McGraw-Hill. Interamericana. 25-39pp.
- Shahak, Y., Gussakovsky, E. E., Gal, E., Ganelevin, R., 2004. Colornets: crop protection and light-quality manipulating in one technology. Acta Horticulturae, 659:143-151. <http://doi.org/10.17660/ActaHortic.2004.659.17>
- Silva, J.L., 1998. Produtividade de componentes de um sistema silvipastoril constituído por *Eucalyptus saligna* e pastagens cultivada e nativa no Rio Grande do Sul. Departamento de Zootecnia – UFV. Viçosa/MG. Tese de Doutorado. 174p.
- Silveira, E.D., Cadenazzi, M., Nabinger, C., Boggiano P., 2022. Influencia del ambiente lumínico sobre la cobertura vegetal y metabolismos fotosintéticos en comunidades de sotobosque. Agro Sur, 50 (1): 47-63. <http://doi.org/10.4206/agrosur.2022.v50n1-05>
- Silveira, E.D., Cadenazzi, M., Zanoniani, R., Boggiano, P., 2019. Diferencias en cobertura y valor pastoral de la vegetación en condiciones silvopastoriles y campo natural. Agrociencia Uruguay, 23 (2): 1-12. <https://doi.org/10.31285/AGRO.23.103>
- Silveira, E.D., Cadenazzi, M., Zanoniani, R., Boggiano, P., 2018. Estructura de las comunidades herbáceas en áreas de plantaciones forestales. Agrociencia Uruguay, 22 (1): 1-12. <https://doi.org/10.31285/AGRO.22.1.1>
- Soil survey staff., 2014. Keys to soil taxonomy, 12th ed.. USDA-Natural Resources Conservation Service, Washington, DC. 338p.
- Soriano, A., 1991. Rio De Plata Grasslands. In “Ecosystems of the World: Natural Grasslands”, Vol. 8A, pp. 367-408. Elsevier, Amsterdam. Van Auken y Bush 1997.
- Stamps, R.H., 2009. Use of colored shade netting in horticulture. HortScience. 44(2):239-241. <http://doi.org/10.21273/HORTSCI.44.2.239>
- Still, C.J., Berry, J.A., Collatz, G.J., DeFries, R.S., 2003. Global distribution of C₃ and C₄ vegetation: Carbon cycle implications. Global Biogeochemical Cycles 17(1): 6-1-6-14. <https://doi.org/10.1029/2001GB001807>
- Taiz, L., Zeiger, E., 1998. Plant Physiology. 2nd Edition, Sinauer Associates Publishers, Sunderland, Massachusetts. <http://dx.doi.org/10.1071/PP9840361>
- Thompson, L., Harper, J.L., 1988. The effect of grasses on the quality of transmitted radiation and its influence on the growth of white clover *Trifolium repens*. Oecología. 75(3):343-347. <http://doi.org/10.1007/BF00376935>
- Valera, D., Gil-Ribes, J.A., Molina, F., 2001. Las mallas como técnica de control climático en invernaderos. Vida Rural. 139: 50- 52.
- Varela, S., 2009. Cuantificación de la extracción de nutrientes por trozas comerciales de *Eucalyptus globulus* en suelos de basamento cristalino de la zona este del país. Tesis de Grado. Universidad de la República (Uruguay). Facultad de Agronomía.
- Varella, A.C., Porfirio da Silva, V., Ribaski, J., Soares, A.B., Moraes, A., Morais, H., Saibro, J.C., Barro, R.S., 2012. Establecimiento de plantas forrageiras em sistemas de integração floresta - pecuária no Sul do Brasil. In: Fontaneli, R.S., dos Santos, H.P., Fontaneli, R.S. eds. Forrageiras para integração lavoura –pecuária – floresta na região sul – brasileira. 2a. ed. Brasília, EMBRAPA. pp. 435-460.
- Walck, J. L., Hidayati, S. N., Dixon, K. W., Thompson, K., Poschlod, P., 2011. Climate change and plant regeneration from seed. Global Change Biology 17: 2145-2161. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02368.x>
- Wilson, J. R., Hill, K., Cameron, D. M., Shelton, H. M., 1990. The growth of *Paspalum notatum* under the shade of a *Eucalyptus grandis* plantation canopy or in full sun. Tropical Grasslands. 24:24-28.
- Wilson, J. R., Ludlow, M.M., 1991. The environment and potential growth of herbage under plantations. In: Forages for Plantation Crops (32nd, 1990, Sanur Beach, Bali, Indonesia). Proceedings. Canberra, ACIAR (Australian Centre for International Agricultural Research). pp. 10-24.
- Wilson, J. R., Wild, D.W.M., 1991. Improvement of Nitrogen nutrition and grass growth under shading. (en línea). In: Forages for 84 Plantation Crops (32nd, 1990, Sanur Beach, Bali, Indonesia). Proceedings. Canberra, ACIAR (Australian Centre for International Agricultural Research). pp. 77-82.

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

ANEXOS

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

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

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

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

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

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