

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL COMAHUE
CENTRO REGIONAL UNIVERSITARIO BARILOCHE



**INFLUENCIA DEL COMPONENTE ARBOREO SOBRE
ASPECTOS FISIOLÓGICOS DETERMINANTES DE LA
PRODUCTIVIDAD HERBACEA EN SISTEMAS
SILVOPASTORILES DE LA PATAGONIA ARGENTINA**

Autor: María Elena Fernández

Director: Tomás M. Schlichter

Mayo de 2003

INDICE GENERAL

RESUMEN	5
ABSTRACT	8
INDICE DE TABLAS Y FIGURAS	10
CAPITULO 1: INTRODUCCION GENERAL	
a- Consideraciones generales	18
b- Problemas y sistema de estudio	23
c- Objetivos e hipótesis planteados	29
CAPITULO 2: DISTRIBUCION DE RECURSOS AGUA Y LUZ EN LOS DISTINTOS TRATAMIENTOS	
2.1. Recurso agua en los distintos tratamientos	
2.1.1. Distribución de agua en el suelo	36
2.1.2. Ascenso hidráulico	74
2.2. Radiación bajo distintas coberturas arbóreas	
2.2.1. Modelo empírico de radiación	89
2.2.2. Modelo teórico de radiación	101
CAPITULO 3: RESPUESTA DE LOS PASTOS A DISTINTAS DISPONIBILIDADES DE RECURSOS EN SISTEMAS SILVOPASTORILES	
3.1. Estado hídrico	112
Apéndice con datos meteorológicos	130
3.2. Asignación de biomasa y área foliar específica	133
3.3. Arquitectura de la mata de <i>F. pallescens</i> en distintos ambientes lumínicos	145
3.4. Crecimiento de <i>S. speciosa</i> y <i>F. pallescens</i> bajo distintos niveles de cobertura arbórea	155
CAPITULO 4: INFLUENCIA DE FACTORES AMBIENTALES SOBRE LA FOTOSINTESIS DE HOJAS DE <i>S. SPECIOSA</i> Y <i>F. PALLESCENS</i>	
4.1. Mediciones en <i>Stipa speciosa</i>	199

4.2. Mediciones en <i>Festuca pallescens</i>	205
4.3. Simulaciones	222

CAPITULO 5: DISCUSION GENERAL

5.1. Contraste de las hipótesis planteadas	231
5.2. Comparación de los sistemas silvopastoriles estudiados con otras asociaciones de árboles y pastos	234
5.3. Conclusiones e investigaciones futuras	236

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis fue posible, fundamentalmente, gracias al apoyo constante de mi esposo Javier, quien, además de excelente esposo, es un excelente compañero de trabajo. Tampoco hubiera sido posible sin la guía de Tomás, mi director, siempre abierto a la discusión de ideas, quien supo crear un espacio de trabajo donde impera la cordialidad, el compañerismo y creo yo, la buena ciencia. Gracias también al resto de los integrantes del grupo forestal del INTA Bariloche, especialmente, Verónica, Mauro y Guillermina, con quienes compartí las tareas de todos los días, y al resto de los miembros de la Estación Experimental que directa o indirectamente han contribuido a que este trabajo saliera adelante. Asimismo, quiero agradecer a las distintas instituciones que financiaron este trabajo (CONICET, SECyT, SAGPyA e INTA), y a la Estancia Lemú Cuyén que nos permitió instalar los sistemas silvopastoriles experimentales en donde se llevaron a cabo las mediciones.

Un gracias especial a mi familia, mis padres y mis hermanos, que siempre me apoyaron en la aventura de vivir de la biología, y por ser siempre el pilar de todos mis actos.

Finalmente, quiero dedicar especialmente esta tesis a mi hija Valentina quien llegó a este mundo en medio de su escritura y me cambió la vida...

RESUMEN

Los sistemas silvopastoriles son sistemas productivos que combinan árboles con especies herbáceas forrajeras. Al igual que en sistemas naturales donde estas dos formas de vida coexisten, en ellos se desarrollan interacciones ecológicas de competencia y facilitación, que van a tener un efecto neto diferente de acuerdo a las especies intervinientes, las características ambientales, la distribución espacial de los distintos componentes y la evolución temporal del sistema. En sistemas naturales, tales como las sabanas y arbustales, se ha visto que los árboles o arbustos pueden llegar a tener un efecto neto facilitador sobre los pastos bajo determinadas circunstancias, especialmente en ambientes con algún tipo de estrés (por ejemplo, en sitios áridos o en años secos). Por otro lado, también se ha descrito que la influencia del componente arbóreo sobre la productividad del sotobosque es generalmente negativa en sistemas agroforestales donde, a diferencia de las sabanas, el número de árboles es relativamente alto. Esto se debe fundamentalmente a la competencia asimétrica por radiación que se genera a favor de los árboles, y a los efectos de competencia por agua debidos a la intercepción de las precipitaciones y consumo por parte del componente forestal. Sin embargo, bajo el régimen de clima mediterráneo de la Patagonia, con déficits hídricos durante parte importante de la estación de crecimiento, los ecosistemas de pastizal en el noroeste de esta región podrían ser aptos para la introducción de especies forestales como medio de diversificar la producción. Estos sistemas permitirían a la vez, el mantenimiento de la productividad herbácea en el sotobosque, sustento de la actividad ganadera tradicional. En base a lo expuesto, el presente trabajo tuvo como objetivo caracterizar la influencia del componente arbóreo formado por pino ponderosa, sobre el comportamiento productivo de dos especies herbáceas nativas, *Stipa speciosa* y *Festuca pallescens*. Para ello, se evaluó la distribución de los recursos agua y radiación en distintos microambientes generados por la presencia de los árboles, así como la respuesta de estas especies a la disponibilidad diferencial de esos recursos. Esta respuesta se analizó a través de procesos o variables tales como el crecimiento, estado hídrico de la planta, área foliar específica, asignación de biomasa y arquitectura de la planta (en *F. pallescens*). De esta manera se intentó caracterizar las interacciones de competencia y facilitación por los mencionados recursos entre ambas formas de vida. Asimismo, se estudió el comportamiento fotosintético de las dos especies herbáceas a fin de explicar, en parte, los resultados de crecimiento encontrados.

La disponibilidad de agua de suelo fue similar en todos los tratamientos (pastizal abierto y dos densidades arbóreas, y dentro de ellas, bajo y entre copas de los pinos), y sólo se

registró un consumo diferencial de agua por debajo de los 80 cm de profundidad de suelo en los sistemas forestados, en comparación con el pastizal abierto. Si bien los pastos no contaron con más agua en el suelo en los tratamientos con árboles, debido a la disminución de la demanda atmosférica, el estado hídrico de los pastos fue mejor que en las situaciones sin cobertura arbórea. Esto fue así excepto en los momentos con muy baja disponibilidad de agua en el suelo y alta demanda atmosférica, en los cuales la presencia de árboles significó una influencia negativa sobre el estado hídrico de los pastos, especialmente en el tratamiento con menor cobertura arbórea. La radiación disminuyó linealmente con el aumento de la cobertura de pinos, y en mayor medida en las situaciones entre copas que bajo las copas de los árboles, debido principalmente al movimiento de las sombras a altas latitudes. El crecimiento de *S. speciosa* fue menor a medida que se incrementó la cobertura arbórea, aún a pesar de haberse detectado efectos de facilitación por agua en determinados momentos de la temporada. En contraste, el crecimiento de *F. palleescens* en los sistemas forestados fue similar al de los individuos creciendo en el pastizal abierto aún hasta niveles relativamente altos de cobertura arbórea (75-80%). Esta especie presentó mecanismos de aclimatación a la sombra a nivel de hoja y planta entera, tales como aumento del área foliar específica, aumento de la asignación de biomasa a estructuras aéreas y cambios en los ángulos de las hojas. Sin embargo, al igual que *S. speciosa*, no presentó diferencias a nivel fotosintético (punto de compensación lumínica, asimilación máxima y eficiencia fotosintética) entre hojas creciendo al sol y a la sombra. Ambas especies se diferenciaron en la influencia del estrés hídrico sobre las tasas de fotosíntesis, siendo *F. palleescens* la especie más vulnerable a la sequía.

Asimismo, la información anteriormente obtenida permitió modelar la distribución de radiación en distintas situaciones de cobertura arbórea (densidad y distribución espacial de los árboles) y el comportamiento estomático y fotosintético de *F. palleescens* en base al estado hídrico de la planta y variables ambientales. La integración de estos modelos parciales con variables tales como el área foliar específica, arquitectura de la mata y asignación de biomasa permiten explicar y simular el aumento de biomasa aérea de esta especie bajo distintas condiciones ambientales.

Los resultados obtenidos en este trabajo permiten poner a prueba hipótesis de la ecología referidas al balance de las interacciones ecológicas entre especies arbóreas y herbáceas con distintas características fisiológicas y en años con distintas condiciones climáticas. Asimismo pueden contribuir al desarrollo de sistemas silvopastoriles en la región patagónica ya que se pudo concluir que *F. palleescens* sería una especie apta para ser utilizada en este tipo de sistema de producción debido a su capacidad de aclimatación a la sombra y a

su vulnerabilidad al estrés hídrico que le permite optimizar los efectos de facilitación por agua que se dan bajo o entre los árboles. Sin embargo, la recomendación definitiva del uso de esta especie requeriría el estudio de su respuesta al pastoreo creciendo en condiciones de sombra.

ABSTRACT

Silvopastoral systems are productive systems which combine trees with forage herbaceous species. As in other natural associations where these two life forms coexist, ecological interactions –competition and facilitation- occur between both components, and the net effect of them will depend on the species, environmental characteristics, spatial distribution of trees and grasses, and the temporal evolution of the system. In natural ecosystems, such as savannas and shrublands, trees and shrubs usually have a positive effect over grass productivity under certain conditions (e.g. in arid regions or in dry years). On the other hand, in artificial systems, such as agroforestry ones in which tree density is higher than in savannas, understorey productivity decreases with tree cover. This is mainly due to radiation and rain interception by trees, as well as water use by them. However, under the Mediterranean type climate of Patagonia, with water deficits in most of the growing season, the introduction of trees on natural grasslands as a way of economic diversification, could be ecologically possible. These systems would allow the maintenance of grass productivity, which sustains the traditional economic activity of the region based on sheep and cattle livestock. Based on this background, the objective of this study was to determine the influence of trees, ponderosa pines, over the productive behaviour of two native grass species, *Stipa speciosa* and *Festuca palleescens*. For this reason, the spatial and temporal distributions of soil water and radiation in different microsites, and the response of both grasses to them were studied. This response was evaluated through variables such as growth (at the individual plant level), plant water status, specific leaf area (SLA), biomass allocation and tussock architecture (only in *F. palleescens*). This information allowed the characterization of tree-grass interactions such as competition and facilitation. In addition, photosynthetic behaviour of both grass species was studied in order to explain, at least in part, growth results in the different microsites.

Soil water availability was similar in all the treatments (open grassland, two tree densities, and within them, two situations: under crowns and between tree crowns). A higher water use was only detected below 80 cm of soil depth in forested treatments compared to the open. Due to a lower evaporative demand under or between trees, grasses had a better water status in silvopastoral systems than in the open, except in the driest and warmest month. Radiation decreased linearly with increased tree cover, with a higher magnitude in the situation between tree crowns than under canopies. This was due to shade movement at these high latitudes. Growth of *S. speciosa* decreased with increased tree cover although a

facilitation effect of cover on its water status was detected. In contrast, growth of *F. palleescens* was similar between individuals in the open and individuals under a relatively high tree cover (75-80%). This species presented shade acclimation mechanisms at the leaf and whole plant levels such as an increase in SLA and allocation to aboveground structures, and changes in leaf angles. However, and similar to what was found for *S. speciosa*, no acclimation to shade occurred at the photosynthetic level. Both species differed in the influence of water deficit over photosynthesis process, being *F. palleescens* the most vulnerable species.

The information obtained allowed the development of a model to describe radiation levels under different tree canopy cover and spatial distribution of the trees, as well as stomata and photosynthetic behaviour of *F. palleescens* as a function of plant water status and environmental variables. The integration of these models with variables such as SLA, grass architecture and biomass allocation, allows the explanation and simulation of biomass production of this species under different environmental conditions.

The results of this study may be useful to test ecological hypotheses related to the net balance of ecological interactions between trees and grasses with different physiological characteristics and between years with different climatic conditions. In addition, they can contribute to the development of silvopastoral systems in northwestern Patagonia. In this sense, it was concluded that *F. palleescens* is to be preferred in this type of systems due to its shade acclimation capacity, and because it can take advantage of facilitation effects of tree cover on its water status. However, a definitive recommendation of this species would require the investigation of its response to herbivory under shade conditions.

INDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Figura 2.1.1. Curvas de retención hídrica de distintos horizontes de suelo del ensayo silvopastoril, Ea. Lemú Cuyen, Pcia. de Neuquén	40
Figura 2.1.2. Contenido de agua de suelo a los 0-20 cm de profundidad en los distintos tratamientos, temporadas 1999-2000 y 2000-2001	41
Figura 2.1.3. Contenido de agua de suelo a los 20-40 cm de profundidad en los distintos tratamientos, temporadas 1999-2000 y 2000-2001	41
Figura 2.1.4. Contenido de agua de suelo a los 40-60 cm de profundidad en los distintos tratamientos, temporadas 1999-2000 y 2000-2001	42
Figura 2.1.5. Contenido de agua de suelo a los 60-80 cm de profundidad en los distintos tratamientos, temporadas 1999-2000 y 2000-2001	42
Figura 2.1.6. Contenido de agua de suelo a los 80-100 cm de profundidad en los distintos tratamientos, temporadas 1999-2000 y 2000-2001	43
Figura 2.1.7. Contenido de agua de suelo a los 100-120 cm de profundidad en los distintos tratamientos, temporadas 1999-2000 y 2000-2001	43
Figura 2.1.8. Contenido de agua de suelo a los 120-140 cm de profundidad en los distintos tratamientos, temporadas 1999-2000 y 2000-2001	44
Figura 2.1.9. Contenido de agua de suelo a los 0-20 cm de profundidad en los distintos tratamientos, temporada 2001-2002	49
Figura 2.1.10. Contenido de agua de suelo a los 20-40 cm de profundidad en los distintos tratamientos, temporada 2001-2002	50
Figura 2.1.11. Contenido de agua de suelo a los 40-60 cm de profundidad en los distintos tratamientos, temporada 2001-2002	50
Figura 2.1.12. Contenido de agua de suelo a los 60-80 cm de profundidad en los distintos tratamientos, temporada 2001-2002	51
Figura 2.1.13. Contenido de agua de suelo a los 80-100 cm de profundidad en los distintos tratamientos, temporada 2001-2002	51
Figura 2.1.14. Contenido de agua de suelo a los 100-120 cm de profundidad en los distintos tratamientos, temporada 2001-2002	52
Figura 2.1.15. Contenido de agua de suelo a los 120-140 cm de profundidad en los distintos tratamientos, temporada 2001-2002	52
Figura 2.1.16. Contenido de agua de suelo a los 0-15 cm de profundidad	

en los distintos tratamientos, temporada 1999-2000	54
Figura 2.1.17. Contenido de agua de suelo a los 0-20 cm de profundidad en los distintos tratamientos, temporada 2001-2002, indicando eventos de lluvia entre mediciones	55
Figura 2.1.2.1. Diferencia entre el potencial agua de suelo a cada hora y el potencial agua mínimo medido por el respectivo sensor en los distintos tratamientos	79
Figura 2.1.2.2. Curva diaria de humedad absoluta de suelo en las distintas Situaciones: Pastizal, Entre copas de pinos, Bajo Copa a 50 cm del tronco, Bajo Copa a 10 cm del tronco	82
Figura 2.1.2.3. Diferencia de temperaturas entre sensores de pares de termocuplas aplicados a raíces de pino ponderosa para medir dirección del flujo de savia en las mismas	84
Figura 2.2.1.1. Radiación fotosintéticamente activa en los distintos tratamientos, medida el 7/12/2000 en la situaciones Bajo Copa (BC) Norte, BC Sur, BC Este, BC Oeste, Entre Copas (EC) Este-Oeste, EC Norte-Sur	92
Figura 2.2.1.2. Radiación (RFA) relativa al pastizal en la posición Bajo Copa, en función de distintos niveles de cobertura arbórea	93
Figura 2.2.1.3. Radiación (RFA) relativa al pastizal en la posición Entre Copas, en función de distintos niveles de cobertura arbórea	95
Figura 2.2.1.4.a y b. Integral diaria de radiación (RFA) en función del nivel de cobertura arbórea, expresada como fracción de la RFA en el pastizal	98/99
Figura 2.2.2.1. Validación del modelo teórico de radiación: ángulos del eje de sombras medidos y estimados por el modelo teórico	107
Figura 3.1.1. Curva diaria e integral de potencial agua de hojas de <i>Festuca pallescens</i> creciendo en los distintos tratamientos	123
Figura 3.1.2. Tasa de transpiración vs. potencial agua de hojas de <i>Festuca pallescens</i> creciendo bajo distintas coberturas arbóreas	124
Figura 3.3.1. Distribución de ángulos de las hojas de <i>Festuca pallescens</i> creciendo en distintos tratamientos	150
Figura 3.3.2. Areas foliares proyectadas de los distintos cilindros en que se dividió a la mata de <i>Festuca pallescens</i> a distintas horas del día	150
Figura 3.3.3. Area foliar proyectada total a cada hora del día correspondiente a matas de <i>Festuca pallescens</i> creciendo en los distintos tratamientos	151
Figura 3.3.4. Radiación interceptada por matas de <i>Festuca pallescens</i> en los	

distintos tratamientos en función de la radiación incidente en los mismos	152
Figura 3.3.5. Radiación incidente en distintas posiciones dentro de matas de <i>Festuca pallescens</i>	153
Figura 3.4.1. Fotografía de una mata de <i>Stipa speciosa</i> con macollos marcados con cables de distintos colores a fin de seguir su crecimiento	159
Figura 3.4.2. Índice de Macollaje Neto relativo de individuos de <i>Stipa speciosa</i> creciendo en los distintos tratamientos	160
Figura 3.4.3. Número relativo de hojas verdes por macollo de individuos de <i>Stipa speciosa</i> creciendo en los distintos tratamientos	161
Figura 3.4.4. Altura relativa de macollos de <i>Stipa speciosa</i> en los distintos tratamientos	162
Figura 3.4.5. Altura de macollos (cm) de individuos de <i>Stipa speciosa</i> creciendo en los distintos tratamientos	162
Figura 3.4.6. Índice de Crecimiento Relativo de individuos de <i>Stipa speciosa</i> creciendo en los distintos tratamientos	163
Figura 3.4.7. Macollaje relativo máximo de individuos de <i>Stipa speciosa</i> creciendo bajo distintos niveles de cobertura arbórea	164
Figura 3.4.8. Producción máxima de hojas verdes por macollo de individuos de <i>Stipa speciosa</i> creciendo bajo distintos niveles de cobertura arbórea	164
Figura 3.4.9. Altura máxima (cm) de macollos de individuos de <i>Stipa speciosa</i> creciendo bajo distintos niveles de cobertura arbórea	165
Figura 3.4.10. Crecimiento relativo máximo (primer pico en primavera-verano) de individuos de <i>Stipa speciosa</i> creciendo bajo distintos niveles de cobertura arbórea	165
Figura 3.4.11. Crecimiento relativo máximo (segundo pico en otoño) de individuos de <i>Stipa speciosa</i> creciendo bajo distintos niveles de cobertura arbórea	165
Figura 3.4.12. Macollaje neto relativo de individuos de <i>Festuca pallescens</i> implantados en los distintos tratamientos	169
Figura 3.4.13. Número relativo de hojas verdes por macollo de individuos de <i>Festuca pallescens</i> implantados en los distintos tratamientos	170
Figura 3.4.14. Altura relativa de macollos de individuos de <i>Festuca pallescens</i> implantados en los distintos tratamientos	170
Figura 3.4.15. Crecimiento relativo de individuos de <i>Festuca pallescens</i> implantados en los distintos tratamientos	171

Figura 3.4.16. Macollaje relativo, número relativo de hojas verdes por macollo, altura relativa de macollos e índice general de crecimiento de individuos de <i>Festuca pallescens</i> creciendo en los distintos tratamientos, temporada 2000-2001	173
Figura 3.4.17. Crecimiento relativo de matas de <i>Festuca pallescens</i> ponderado por el área foliar específica en cada tratamiento, temporada 2000-2001	174
Figura 3.4.18. Macollaje relativo de individuos de <i>Festuca pallescens</i> creciendo en los distintos tratamientos, temporada 2001-2002	176
Figura 3.4.19. Longitud total relativa de hojas en macollos de individuos de <i>Festuca pallescens</i> creciendo en los distintos tratamientos, temporada 2001-2002	177
Figura 3.4.20. Número relativo de hojas en macollos de individuos de <i>Festuca pallescens</i> creciendo en los distintos tratamientos, temporada 2001-2002	178
Figura 3.4.21. Índice de crecimiento relativo (macollaje neto x número relativo de hojas x longitud relativa total de hojas por macollo) de individuos de <i>Festuca pallescens</i> creciendo en los distintos tratamientos, temporada 2001-2002	179
Figura 3.4.22. Crecimiento relativo (macollaje neto x número relativo de hojas verdes por macollo x altura de macollo) de matas de <i>Festuca pallescens</i> creciendo en los distintos tratamientos, temporada 2001-2002	179
Figura 3.4.23. Macollaje relativo, número relativo de hojas verdes por macollo, longitud relativa de hojas e índice general de crecimiento de individuos de <i>Festuca pallescens</i> creciendo a pleno sol y con agua a saturación, temporada 2001-2002	181
Figura 4.1.1. Mediciones de fotosíntesis neta realizadas en matas de <i>Stipa speciosa</i> creciendo en invernáculo y a campo, durante el mes de febrero de 2000	201
Figura 4.1.2. Curvas de fotosíntesis neta vs. RFA desarrolladas en matas de <i>Stipa speciosa</i> con distinta disponibilidad de agua, en marzo de 2000	201
Figura 4.2.1. Relación entre la conductancia estomática relativa de individuos de <i>Festuca pallescens</i> y la humedad relativa del aire	208
Figura 4.2.2. Relación entre la conductancia estomática relativa de individuos de <i>Festuca pallescens</i> y el estado hídrico de la planta	209
Figura 4.2.3. Valores de conductancia estomática medidos y estimados con el submodelo multiplicativo, correspondientes a hojas de <i>Festuca pallescens</i>	210
Figura 4.2.4. Relación entre la conductancia estomática (gs) y la asimilación máxima en individuos de <i>Festuca pallescens</i> , para valores de $gs < 0,105 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	212

Figura 4.2.5. Relación entre la conductancia estomática (gs) y la asimilación máxima en individuos de <i>Festuca pallescens</i> , para valores de $gs > 0,105 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	212
Figura 4.2.6. Relación entre la conductancia estomática (gs) y el rendimiento cuántico aparente en individuos de <i>Festuca pallescens</i>	212
Figura 4.2.7. Valores de fotosíntesis medidos y estimados con el modelo de fotosíntesis neta en individuos de <i>Festuca pallescens</i>	213
Figura 4.2.8. Curvas de fotosíntesis neta vs. RFA medidas en individuos de <i>Festuca pallescens</i> creciendo naturalmente en el pastizal y en el tratamiento con 500 pinos ha^{-1}	214
Figura 4.2.9. Simulación: CO_2 fijado por una hoja de <i>Festuca pallescens</i> creciendo bajo distintos niveles de radiación y condiciones hídricas	215
Figura 4.3.1. Esquema del modelo de simulación utilizado para estimar el crecimiento de matas de <i>Festuca pallescens</i> en distintos tratamientos	225
Tabla 2.1.1. Eventos de lluvia entre registros de contenido de agua de suelo correspondientes a febrero y marzo de 2002, Ea. Lemú Cuyen, Pcia. Neuquén	56
Tabla 2.1.2. Promedios y desvíos standard del contenido de agua de suelo en los distintos tratamientos, Temporada 1999-2000.	59
Tabla 2.1.3. Promedios y desvíos standard del contenido de agua de suelo en los distintos tratamientos, Temporada 2000-2001.	65
Tabla 2.1.4. Promedios y desvíos standard del contenido de agua de suelo en los distintos tratamientos, Temporada 2001-2002.	70
Tabla 2.1.2.1. Potencial agua de suelo mínimo (en MPa) registrado por cada uno de los cinco sensores instalados en las situaciones Pastizal, Bajo Copa 10 cm, Bajo Copa 50 cm y Entre Copas. Fecha de medición: 11 al 12 de febrero de 2002	80
Tabla 2.2.1.1. Parámetros de las regresiones ajustadas a datos de RFA en función del nivel de cobertura arbórea, en la posición Bajo Copa	96
Tabla 2.2.1.2. Parámetros de las regresiones ajustadas a datos de RFA en función del nivel de cobertura arbórea, en la posición Entre Copas	96
Tabla 2.2.1.3. Coberturas arbóreas promedio y radiación (RFA) total diaria como fracción de la radiación en el pastizal, en los distintos tratamientos	99
Tabla 3.1.1. Coberturas arbóreas (promedio y desvío standard) en los distintos tratamientos y temporadas de medición	115
Tabla 3.1.2. Potencial agua de pre-alba (promedio y desvío standard) de individuos de <i>Stipa speciosa</i> en los distintos tratamientos y fechas	117

Tabla 3.1.3. Integral de potencial agua de pre-alba de individuos de <i>Stipa speciosa</i> para la temporada 1999-2000	120
Tabla 3.1.4. Potencial agua de pre-alba (promedio y desvío standard) de individuos de <i>Festuca pallescens</i> en los distintos tratamientos y fechas, Temporada 2000-2001	121
Tabla 3.1.5. Integral de potencial agua de pre-alba de individuos de <i>Festuca pallescens</i> para la temporada 2000-2001	122
Tabla 3.1.6. Humedad relativa del aire medida en los distintos tratamientos: 350 pinos ha ⁻¹ ; 500 pinos podados ha ⁻¹ ; 500 pinos sin podar ha ⁻¹ y pastizal	125
Tabla 3.1.7. Temperatura del aire medida en los distintos tratamientos: 350 pinos ha ⁻¹ ; 500 pinos podados ha ⁻¹ ; 500 pinos sin podar ha ⁻¹ y pastizal	125
Tabla 3.1.8. Potencial agua de pre-alba (promedio y desvío standard) de individuos de <i>Festuca pallescens</i> en los distintos tratamientos y fechas, Temporada 2001-2002	126
Tabla 3.2.1. Proporción Raíz: Fracción Aérea verde en individuos de <i>Festuca pallescens</i> creciendo en el pastizal y en el tratamiento con 500 pinos ha ⁻¹	137
Tabla 3.2.2. Fracción de biomasa aérea, fracción de biomasa radical y Proporción Fracción Aérea: Raíz medidas en individuos de <i>Festuca pallescens</i> creciendo en el pastizal y en el tratamiento con 500 pinos ha ⁻¹	139
Tabla 3.2.3. Area foliar específica de individuos de <i>Stipa speciosa</i> creciendo en distintos tratamientos, medida en los meses de enero, abril y mayo	141
Tabla 3.2.4. Area foliar específica de individuos de <i>Festuca pallescens</i> creciendo en distintos tratamientos, medida en noviembre, enero y mayo	142
Tabla 3.4.1. Regresiones para las distintas variables de crecimiento de <i>Stipa speciosa</i> en función de la cobertura arbórea	166
Tabla 3.4.2. Índice de crecimiento relativo de individuos de <i>Festuca pallescens</i> correspondiente al invierno del año 2001	180
Tabla 4.1.1. Parámetros de los modelos ajustados a los datos de fotosíntesis vs. RFA correspondientes a hojas de <i>Stipa speciosa</i>	203
Tabla 4.2.1. Parámetros de los modelos ajustados a las curvas de Fotosíntesis vs. RFA correspondientes a individuos de <i>Festuca pallescens</i>	211
Tabla 4.3.1. Variables estimadas por el modelo de crecimiento para una situación en la que no hay facilitación ni competencia por agua	227
Tabla 4.3.2. Variables estimadas por el modelo de crecimiento para una situación en la que hay facilitación por agua en los sistemas forestados	228
Tabla 4.3.3. Variables estimadas por el modelo de crecimiento para una situación	

en la que hay facilitación por agua (II) 228

Tabla 4.3.4. Variables estimadas por el modelo de crecimiento para una situación
en la que hay competencia por agua en los sistemas forestados 228

CAPITULO 1- INTRODUCCION GENERAL

1- INTRODUCCION GENERAL

a- Consideraciones ecológicas y ecofisiológicas

“La agroforestería es un sistema dinámico de manejo de los recursos naturales, ecológicamente basado, que, a través de la integración de árboles en campos y pastizales, diversifica y sostiene la producción de pequeños productores incrementando los beneficios sociales, económicos y ambientales” (Leakey, 1996). Por supuesto, esta misma definición y objetivos pueden ser también aplicables a otros tipos de productores. Existen distintos tipos de sistemas agroforestales, entre los que se encuentran los sistemas silvopastoriles (SSP), que combinan árboles con pastos. En algunos casos, tanto el follaje arbóreo como los pastos son utilizados como forraje, y en otros, sólo el componente herbáceo se usa con este fin. Inicialmente, la agroforestería se promocionó con gran entusiasmo, pero no siempre dio resultados positivos. Esto reveló la necesidad desarrollar teorías que provean un entendimiento de los procesos que se desarrollan, pudiendo extrapolarse las predicciones a situaciones distintas a las que originaron la información (Kho, 2000a). Se han realizado esfuerzos recientes para explicar y predecir el funcionamiento de sistemas agroforestales en distintos lugares del mundo, a través de distintos enfoques. Algunos de ellos son:

- El modelo genérico, basado en procesos, de producción forestal y de cultivos en climas tropicales áridos y húmedos desarrollado por Mobbs et al. (1998). Toma partes de modelos anteriores (Friend et al., 1997; Bradley & Crout, 1994) y se basa en el uso de la luz y el agua en el sistema árbol-cultivo-suelo, prediciendo la producción de árboles latifoliados tropicales (C3) y de un cultivo de sorgo (C4). No considera los posibles efectos positivos del componente arbóreo sobre el herbáceo. Este modelo ha sido extrapolado (mediante simulaciones) a climas con distintos niveles de precipitación (Cannell et al., 1998), prediciendo que bajo condiciones de aumento de aridez (menos de 800 mm anuales), los sistemas agroforestales de este tipo no incrementan la productividad total del sitio.
- El modelo ALWAYS, a nivel de parcela para sistemas silvopastoriles desarrollado por Bergez et al. (1999). Su intención fue contribuir a la diversificación de los usos intensivos de tierras de cultivo con la ayuda de especies forestales latifoliadas de rápido crecimiento, en climas templados (Europa).
- El modelo WaNuLCAS, desarrollado por Van Noordwijk & Lusiana (1999). Un aspecto clave de este modelo agroforestal es la descripción de la toma de agua y nutrientes (N) en

base a las densidades radicales de los árboles y cultivos, a factores de demanda y de suministro efectivo en un determinado contenido de agua de suelo. Especialmente, el modelo representa 4 capas de suelo (vertical) y 4 zonas en sentido horizontal. El cálculo de crecimiento de ambos componentes vegetales se hace en base al crecimiento potencial diario modificado por el mínimo de 4 factores de estrés (hídrico, de sombra, de nitrógeno y un factor de historia de estrés). En su formulación original, el tratamiento de la estructura de la copa y la interceptación de luz es adecuado para zonas tropicales, pero no para zonas templadas donde la orientación de la luz no es vertical.

- Modelo de ganancia por la coexistencia e interacciones entre poblaciones en sistemas con *Taxodium ascendens* (especie decidua) e inter-cultivos, formulado por Huang (1998). Este modelo fue desarrollado para sistemas agroforestales desarrollados en China, en base a 9 años de datos de campo. Sugiere que determinados sistemas agroforestales (diseñados de manera particular) pueden generar ganancias (sobre-rendimiento u “overyielding”) si se explotan las interacciones positivas y se comparten los recursos. Para maximizar las ganancias hay que seleccionar especies de tal manera que se produzca una diferenciación de nichos.
- Otros modelos anteriores y de distintos grados de complejidad aplicados a sistemas agroforestales son revisados y discutidos por Muetzelfeldt & Sinclair (1993).
- Un tipo de análisis más general a destacar es el propuesto por Kho (2000a), quien desarrolló ecuaciones generales que permiten predecir el resultado de una determinada tecnología agroforestal en base a dos elementos claves: a) la influencia del componente arbóreo sobre la disponibilidad de recursos y b) la respuesta del cultivo-pastura a dicha disponibilidad, la cual va a depender del grado de limitación relativa de cada recurso para la especie en cuestión en el ambiente en particular. Un recurso limitante puede definirse como un recurso del cual un pequeño cambio en su disponibilidad afecta la producción de biomasa de la planta (Kho, 2000b). En general, varios recursos pueden ser limitantes a la vez, en distintos grados, y cuando el grado de limitación de uno aumenta, la limitación relativa de otro baja (Kho, 2000b). De acuerdo con este autor, si un recurso (por ejemplo, nitrógeno) no es limitante en un ambiente dado, el aumento de la disponibilidad del mismo por efecto de la presencia de árboles, no va a tener efecto alguno sobre la productividad del cultivo. Por el contrario, si el recurso es limitante (por ejemplo, en suelos deficientes en N), el efecto de la tecnología agroforestal va a ser positivo, incrementando la productividad del cultivo en cuestión. En otras palabras, para entender el funcionamiento de los sistemas agroforestales, el *balance* de los recursos disponibles tiene

crucial importancia debido a que este balance influencia la respuesta del cultivo-pastura a los efectos de los árboles sobre la disponibilidad de recursos (Kho, 2000a). Sin embargo, hay que tener en cuenta que el balance de los recursos disponibles en un ambiente dado no es igual para todas las especies en el mismo ambiente (Kho, 2000b), sino que depende de sus características morfológicas y fisiológicas.

Si bien la respuesta de los cultivos-pasturas a la presencia de árboles depende del ambiente en particular, puede generalizarse la influencia de los árboles sobre la disponibilidad de recursos de la siguiente manera:

- Los árboles siempre disminuyen la disponibilidad de radiación para las plantas del sotobosque. La fracción de luz que incide sobre el sotobosque depende de la radiación reflejada y transmitida por el dosel de los árboles (Monteith & Unsworth, 1990), y es función del índice de área foliar de los mismos.
- Los árboles pueden incrementar la disponibilidad de agua para las plantas del sotobosque mejorando las propiedades físicas del suelo (Joffré & Rambal, 1988), reduciendo pérdidas por escurrimiento superficial, disminuyendo la demanda evaporativa (e.g. Breshears et al., 1998), o aportando agua desde zonas profundas por el proceso de “ascenso hidráulico” (Richards & Caldwell, 1987). A su vez, los árboles pueden disminuir la disponibilidad de agua por intercepción de las precipitaciones o por consumo de agua de las capas de suelo donde crecen las raíces del cultivo (e.g. De Montard et al., 1999). El estado hídrico de una planta no sólo depende de la disponibilidad de agua, sino también de la demanda evaporativa y el estrés térmico a los que está sujeta (Holmgren et al., 1997). Por ello, en algunos casos los árboles no modifican la disponibilidad de agua para las plantas del sotobosque, pero sí mejoran su estado hídrico por efectos del sombreado (e.g. Mordelet & Le Roux, 2002).
- Los árboles pueden incrementar la disponibilidad de nutrientes para las plantas del sotobosque por la descomposición de sus raíces y hojarasca, y en algunos casos a través de la fijación de N_2 y captura de nutrientes de los niveles profundos del suelo, seguido del reciclado de los mismos (Young, 1997). Asimismo, pueden decrecer la disponibilidad de nutrientes para los cultivos-pasturas del sotobosque por uso de los mismos en los mismos horizontes del suelo o por decrecimiento de las tasas de mineralización de nutrientes (N) debido a características de las hojas de difícil descomposición (por una alta relación C/N), como encontró, por ejemplo, Moir (1966) con acículas de pino.

La disponibilidad de recursos y el cambio en la misma producido por la presencia de árboles introducidos en sistemas de pastizal, genera interacciones de competencia y/o facilitación entre ambos componentes del sistema. Ambos tipos de interacciones se dan simultáneamente (Holmgren et al., 1997), y por lo tanto, el resultado final dependerá del balance entre las mismas. Callaway & Walker (1997), en base a una revisión bibliográfica, indican que el balance de estas interacciones depende del estadio de vida de las especies involucradas, de la fisiología de las mismas, de interacciones indirectas con otros vecinos, y de la intensidad del estrés causado por factores abióticos y experimentado por las especies interactuantes. Con respecto a este último aspecto, Bertness & Callaway (1994) proponen que la importancia de la facilitación se incrementa a medida que aumenta el estrés por factores abióticos. Avalando esto, un trabajo donde se evalúa el efecto de la cobertura arbórea sobre la productividad herbácea en la región de California (Frost & Mc Dougal, 1989) mostró que cuando aumenta la aridez, la facilitación se convierte en un factor más importante que la competencia, es decir, que los efectos positivos son más fuertes en sitios áridos, y en años secos. Por su parte, Pugnaire & Luque (2001) concluyeron que el balance de las interacciones entre el arbusto *Retama sphaerocarpa* y sus especies asociadas, cambia de ser claramente positivo en hábitats con estrés hídrico y suelos infértiles, a ser neutro o negativo en los sitios más fértiles. Holmgren et al. (1997) presentan un modelo gráfico para explicar la interacción entre la competencia y la facilitación, concluyendo que esta última se va a dar (el balance neto será positivo) si el mejoramiento en un factor ambiental (por ejemplo, agua, nutrientes) bajo la cobertura vegetal excede la demanda creciente del mismo causada por el deterioro de otro factor (ejemplo, radiación).

El funcionamiento de sistemas productivos que combinen árboles y pastos (sistemas silvopastoriles) puede homologarse con sistemas naturales en los cuales ambos componentes de la vegetación coexisten naturalmente. Tal es el caso de las sabanas o los bosques relativamente ralos, mantenidos así por disturbios naturales como el fuego (Cooper, 1961, en: Moir, 1966) . La presencia de árboles puede alterar la composición, distribución espacial, productividad, fenología y asignación de biomasa de los pastos en las sabanas (Scholes & Archer, 1997; y citas en él). Los efectos de los mismos pueden ser positivos, neutros o negativos, y esto depende de: a) las características ecofisiológicas de las especies (requerimientos de recursos, patrones de distribución de raíces, etc); b) disponibilidad de recursos, de acuerdo a las variaciones interanuales; c) efectos de pastoreo o ramoneo selectivo y granivoría; y d) frecuencia e intensidad de fuegos (Scholes & Archer, 1997). Si bien los árboles han sido históricamente vistos como competidores de los pastos, varios estudios

recientes reportan aumentos de la productividad de pastos bajo las copas de los árboles en sabanas (e.g. Frost & McDougald, 1989; Belsky, 1994), especialmente en regiones áridas (aunque no necesariamente).

Para abordar el estudio de las interacciones de competencia y facilitación, Holmgren et al. (1997) proponen el análisis de dos componentes: a) el crecimiento y supervivencia de las plantas en relación con distintas disponibilidades de agua y radiación; y b) el efecto de los árboles sobre la disponibilidad de estos recursos en los distintos micrositios. Este enfoque será utilizado en el presente estudio para abordar las interacciones que se dan entre árboles y pastos nativos en sistemas silvopastoriles de la Patagonia (ver más adelante).

La facilitación y/o competencia por recursos van a influir sobre la productividad a nivel de comunidad a través de su efecto sobre procesos que suceden a distintos niveles jerárquicos, tales como hojas, macollos o a nivel de planta. Uno de los principales procesos fisiológicos responsables de la productividad vegetal es la Fotosíntesis Neta, la cual se conserva entre un 40 (en el invierno) y un 70 % (en la estación de crecimiento) como crecimiento en materia seca (Jones, 1992). Debido a ello, entender cómo influyen los distintos factores ambientales (principalmente agua y radiación) sobre este proceso en especies de interés, permitirá comprender los procesos involucrados en los patrones de crecimiento de las mismas en distintos microambientes. El déficit hídrico es uno de los principales factores limitantes de la fotosíntesis, ya que la entrada de CO₂, via estomas, está principalmente regulada por el Potencial Agua de la planta (Larcher, 1992). Asimismo, la fotosíntesis aumenta con la radiación hasta que se alcanza un nivel de saturación, más allá del cual permanece constante. Este nivel es específico para cada especie, así como lo es también la eficiencia con que la planta utiliza la radiación para fijar C y el mínimo de radiación requerida para que la fotosíntesis neta sea positiva (punto de compensación lumínica) (e.g. Lambers et al. 1998). Todas estas características, así como la plasticidad de la especie para modificarlas ante cambios en el ambiente lumínico, influyen en la tolerancia a la sombra, así como también la plasticidad que dicha especie tiene para modificarlas. Otros procesos, que ocurren a un nivel jerárquico superior (planta entera), también le permiten a una planta aclimatarse a la sombra. Estos involucran cambios en el área foliar específica de las hojas (área por unidad de peso) y en la asignación de biomasa a estructuras aéreas y subterráneas (e.g. Evans & Poorter, 2001).

b- Problema y sistema de estudio

El presente trabajo estudia la factibilidad biológica de desarrollar sistemas silvopastoriles basados en la plantación de pino ponderosa (*Pinus ponderosa*) sobre pastizales naturales en el N.O. de la Patagonia argentina. En particular, se centra en la influencia del componente arbóreo sobre distintos aspectos que determinan la productividad de dos especies herbáceas nativas, de distinta calidad forrajera y tolerancia a la sequía. Para ello, se aborda el estudio de las interacciones ecológicas, competencia-facilitación, entre ambas formas de vida utilizando el enfoque propuesto por Holmgren et al. (1997). Cabe aclarar que en el presente trabajo se menciona a las asociaciones de árboles y pastos estudiados como “sistemas silvopastoriles” a pesar de que un verdadero sistema de este tipo incluye además, el componente ganadero.

A continuación se presenta una breve reseña de la actividad productiva tradicional en la región de estudio, los problemas asociados con ella, y las razones por las cuales el desarrollo de sistemas silvopastoriles como los propuestos podría constituir una opción interesante desde varios puntos de vista. Finalmente, se presentan los objetivos del trabajo y las hipótesis planteadas.

Actividad productiva tradicional en la Patagonia:

En la República Argentina los bosques andino-patagónicos se extienden desde aproximadamente los 35°S hasta los 56°S, al Este de las laderas de los Andes. Las actividades humanas, a través de la explotación maderera, los incendios forestales, la introducción de especies vegetales y animales exóticas y el pastoreo del ganado, han producido impactos negativos en gran parte de estos bosques (Laclau, 1997). Sin embargo, la actual presión de la población humana es baja si se considera la región en su totalidad. Es necesario recalcar que, tanto la ganadería como las plantaciones con especies exóticas (pinos), se desarrollan en su mayor parte en tierras de la estepa subhúmeda adyacente, y existen severas restricciones legales al reemplazo de bosques nativos por plantaciones de especies exóticas. En la Argentina, la superficie actual de los bosques andino-patagónicos es de aproximadamente 2.600.000 ha., distribuidas en diversos tipos forestales (Laclau, 1997). Al momento de la creación de los Parques Nacionales de la Región Andino Patagónica, los valles y sectores bajos se encontraban en general ocupados por pobladores dedicados a la ganadería y a ciertos cultivos. Las necesidades de calefacción, vivienda y utensilios domésticos se suplieron con el

aprovechamiento de los bosques nativos. Más recientemente, se empezaron a introducir plantaciones con especies forestales exóticas de rápido crecimiento. En la Patagonia argentina se han plantado hasta 1999, aproximadamente 53.000 ha., principalmente con pino ponderosa, sobre un total de 3.360.000 ha. de superficie de suelos con aptitud forestal (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación, 1999).

Por otro lado, la principal actividad del sector agropecuario en la zona de ecotono bosque-estepa y la estepa misma, esta constituida por la ganadería extensiva ovina (caprina en Neuquén) y, en menor grado, bovina. La ganadería ovina se desarrolla principalmente en sectores de estepa herbácea o arbustiva, mientras que la ganadería bovina (por ejemplo, en el N.O. del Chubut) se encuentra concentrada en los valles precordilleranos, en las zonas de bosque de ñire (*Nothofagus antarctica*) y, en menor medida, en las áreas ocupadas por lenga (*N. pumilio*). La dependencia casi exclusiva del pastizal natural como fuente de alimentación, en todos los casos, determina que el sistema sea sumamente vulnerable a las variaciones climáticas. A esto se suman los problemas asociados con la degradación de los pastizales naturales, producto del mal manejo de los mismos a lo largo de varias décadas.

Los factores principales que limitan la productividad en la región patagónica son la temperatura y las precipitaciones. La productividad primaria neta aérea (PPNA), estimada a través de la integral anual del índice de diferencias de vegetación normalizada (NDVI), está lineal y positivamente relacionada con la precipitación anual del lugar, mientras que manifiesta un óptimo en 4°C y 5,5°C de temperatura anual promedio, según la longitud (Jobbágy et al., 2002). El inicio de la temporada de crecimiento está relacionada lineal y negativamente con la temperatura, sin que se haya comprobado una relación con la precipitación media anual. Por ello, la temporada de crecimiento comienza a fines de septiembre en los lugares más cálidos y bajos, mientras que en los lugares más fríos y altos el inicio se observa a mediados de noviembre (Jobbágy et al., 2002). Dado que estos autores no encontraron una asociación clara que explicara la variación en la productividad anual con la precipitación y temperatura de ese período, sugieren que el inicio, final y cantidad de días de crecimiento de cada temporada depende de la disponibilidad de agua en el suelo. Considerando el comportamiento de estos factores microclimáticos y ambientales en sistemas silvopastoriles, se ha observado que las plantas sometidas a sombreado transpiran menos que plantas a pleno sol, presentando un mejor estado hídrico (e.g. Mendes et al., 2001). A esto podrían contribuir también las menores tasas de evaporación del suelo bajo sombra y/o el aporte de agua por el proceso de ascenso hidráulico. Por esta razón, es probable que cambien tanto la disponibilidad de agua del suelo como el régimen de temperaturas del mismo en los

sistemas silvopastoriles en comparación con pastizales puros. Es de esperarse, por lo tanto, que los períodos de crecimiento vegetativo de los pastos sean distintos en SSP a los de un pastizal abierto modificando también el tiempo de oferta forrajera para los animales.

La PPNA medida en distintos lugares de la Patagonia depende de la pluviometría del lugar, como también de la presencia de mallines. En éstos se desarrollan las máximas productividades de pastos, con valores desde 3000 hasta los 9000 kg ha⁻¹ (Giraudó 1997; Golluscio et al 1998). Esto determina que la ganadería esté estrechamente vinculada con estos lugares, y sea casi exclusivamente dependiente de ellos durante la estación seca.

El pastoreo puede desencadenar serios problemas de degradación de los pastizales si se lo practica en forma continua y sin un manejo adecuado. Los procesos que se producen incluyen cambios en la composición florística (con desaparición de las especies más palatables), en la estructura, en la productividad y en la persistencia del sistema (León & Aguiar, 1985). Este proceso ya ha sido señalado para la Patagonia, con distintos grados de deterioro de acuerdo a la historia de manejo del sitio (León & Aguiar, 1985, y citas en él).

El desarrollo de sistemas silvopastoriles en la Patagonia podría constituir una alternativa productiva promisoría frente a la crisis del sector agropecuario lanero debida al deterioro de los pastizales por mal manejo de los mismos, y al bajo precio de la lana en los mercados internacionales (aunque esta tendencia de varios años parece haberse revertido en los dos últimos años). La producción forestal ha recibido el apoyo y fomento del estado nacional y los gobiernos provinciales en los últimos años (ej. Ley 25080 de Inversiones para Bosques Cultivados), a lo que se suma la probada aptitud forestal de parte importante de la región patagónica (Ayessa et al., 1999). Sin embargo, la asignación de grandes superficies de tierra a la producción forestal inmoviliza el capital durante períodos que van de 30 a 40 años, resignando de esta manera los productores el ingreso anual resultante de la actividad ganadera. Esta situación limita la plantación por parte de ganaderos y por ello es recomendable desarrollar sistemas que combinen la producción de madera y la animal en una misma superficie de terreno. Asimismo, la transformación total de un sistema ganadero a uno forestal estaría limitada por factores culturales. Estudios económicos de producción de pasturas y cría de ganado ovino dentro de plantaciones ralas de *Pinus radiata*, llevados a cabo en Nueva Zelanda, mostraron que este tipo de sistemas agroforestales son más rentables que la agricultura o la forestación por separado (e.g. Garland et al., 1984). Estudios preliminares realizados en el noroeste de la Patagonia, en un sitio de aptitud forestal regular, indican lo mismo para sistemas silvopastoriles basados en pino ponderosa y ganadería ovina (Schlichter, 2000). Más allá de estos factores socioeconómicos, los sistemas silvopastoriles constituirían

sistemas capaces de mantener una mayor biodiversidad que las plantaciones forestales de alta densidad que se implementan normalmente. Por ello, es necesario generar conocimientos que permitan la correcta implementación y posterior manejo de los sistemas silvopastoriles, de manera de constituir una actividad ecológica y económicamente viable.

El manejo adecuado de las plantaciones implica conocer, entre otros aspectos, a qué niveles de sombreado se inhibe el crecimiento del pastizal para planificar las podas y raleos. Se considera que en climas templados, la radiación puede llegar a ser el principal factor limitante para la producción (e.g. Kho, 2000a). En situaciones como ésta, por ejemplo en Nueva Zelandia, la producción de pastos en sistemas silvopastoriles basados en *P. radiata* disminuye linealmente a medida que aumenta la cobertura, inhibiéndose totalmente con coberturas arbóreas de aproximadamente 70% (Knowles et al., 1999). Si bien la radiación puede llegar a constituir un factor limitante en algún momento de la evolución en el tiempo de los sistemas silvopastoriles en la Patagonia, el hecho de que en esta región el clima sea de régimen mediterráneo, con déficits hídricos en verano, sugiere que el agua podría tener un grado de limitación superior a la radiación. De ser así, de acuerdo a la hipótesis de influencia de los factores limitantes propuesta por Kho (2000a) y al balance de las interacciones esperado en ambientes desfavorables (Callaway & Walker, 1997), en la Patagonia podría esperarse que los efectos negativos de la disminución de la radiación por el sombreado sean compensados por el mejoramiento de las condiciones hídricas bajo sombra. Si bien es cierto que las especies nativas suelen tener patrones de crecimiento bimodal (e.g. Defossé et al., 1997), en primavera y otoño, cuando el régimen hídrico es más favorable, la presencia de árboles podría alterar la fenología de los pastos, permitiendo su crecimiento aún en verano. Asimismo, la incorporación de árboles en la Patagonia tendría características diferentes, en cuanto a la eficiencia en el uso del agua, que en los sistemas agroforestales desarrollados en áreas tropicales. En éstas, se suelen combinar árboles con un sistema fotosintético C3, con cultivos como el maíz o sorgo (C4). En estos casos, el rápido crecimiento de los árboles sombrea tempranamente al cultivo disminuyendo la productividad del mismo. Debido a que los árboles (C3) tienen una eficiencia del uso del agua menor que el cultivo, el resultado final es una rápida disminución de esta característica en el sistema (e.g. Cannell et al., 1998). En la fracción semiárida de la Patagonia, en cambio, los sistemas agroforestales estarían limitados por otros factores debido a que los pastos son también de tipo C3. Por otro lado, el hecho de que los individuos de pino ponderosa son capaces de desarrollar raíces a gran profundidad (e.g. Ryan et al., 2000) sugiere que éstos podrían ocupar un nicho diferente, en cuanto a la toma de agua, con respecto a los pastos de la región, de raíces superficiales (Soriano et al.,

1983). De esta manera, se aumentaría el uso del agua del sistema, aprovechando recursos hídricos profundos, mediante el desarrollo de un sistema mixto de vegetación que se complementa en el uso de los recursos (Schroth, 1999). Un fenómeno similar ha sido descrito para el caso de arbustos y especies herbáceas naturales de la estepa patagónica (Sala et al., 1990).

Sistema y área de estudio:

(Toda la información botánica de las especies de pastos se ha extraído de Nicora, 1978).

Las especies herbáceas que se eligieron para llevar a cabo el presente estudio fueron *Stipa speciosa* Trinius et Ruprecht-coirón amargo- y *Festuca pallescens* (Saint Yves) Parodi – coirón dulce o blanco. Ambas son gramíneas perennes que crecen en forma de mata, presentes en el área ecológica de Precordillera, formando parte de las estepas y zona de ecotono bosque-estepa patagónicas.

Stipa speciosa var. *major* (Speg.) Parodi, no es una buena especie forrajera y ocupa suelos arenosos; las plantas miden de 30 a 50 cm de alto, y suele estar acompañada por *F. pallescens* en las llamadas “pampas bajas de coirón amargo”. Por el tipo de suelo que ocupa (con baja retención de agua), puede suponerse que es una especie con mayor resistencia al estrés hídrico que *F. pallescens*, la cual está asociada a ambientes con balances hídricos más favorables. Si bien esta especie no sería recomendable *a priori* para el desarrollo de SSP dada su baja palatabilidad, la misma fue incluida en el presente estudio debido a que es la más abundante en los campos degradados por sobrepastoreo donde las plantaciones forestales se implantan normalmente. De esta manera se pretendió evaluar cómo respondía a la presencia de árboles, y predecir así su persistencia o posible reemplazo por otras especies en la evolución temporal de los SSP. Por otro lado, su mayor resistencia a la sequía, en comparación con *F. pallescens*, hace que sea una especie adecuada para poner a prueba la hipótesis de que especies con distintas características fisiológicas responden de manera diferente a la presencia de árboles en un mismo ambiente (ver más adelante).

Festuca pallescens es la especie dominante en la periferia de los mallines, cuando éstos no están deteriorados, y es la especie clave de manejo de la pradera subhúmeda de coirón blanco (Bonvissuto & Somlo, 1998). Se distribuye en los faldeos de la cordillera, desde Neuquén hasta Santa Cruz, avanzando hacia el este en sitios como bordes de mallines o sierras y mesetas altas. Su importancia forrajera ha sido confirmada en estudios de dieta de distintos herbívoros (e.g. Pelliza Sbriller et al., 1980, 1984; Bonino, 1986). Es altamente

preferida tanto por el ganado ovino, como el caprino y bovino, llegando a alcanzar el 80% de la dieta de estos últimos. Con respecto a su calidad como forrajera, los porcentajes de materia seca digestible varían entre el 65 y 56% en diciembre y marzo, respectivamente (Somlo et al., 1985). El aspecto de la planta varía de acuerdo al lugar donde crece. En las zonas altas de los cerros y en sitios boscosos se presenta en forma de matas altas, con hojas largas, mientras que en la estepa, las matas son de menor tamaño, con hojas más rígidas. La emergencia de plántulas de *F. palleescens* depende principalmente de la disponibilidad de agua en los primeros 5 cm de suelo, sobreviviendo hasta el estadio de planta adulta un bajo porcentaje de las pocas plantas que emergen naturalmente (Defossé et al., 1990).

El sistema de estudio está formado por plantaciones ralas de pino ponderosa, instaladas sobre pastizales naturales de *S. speciosa* y *F. palleescens*. Los árboles fueron plantados por un productor privado de la provincia de Neuquén, 15 años antes del comienzo del presente estudio, en la Estancia Lemú Cuyén (40°30'S, 71°10'W), Valle de Meliquina. La citada estancia se encuentra dentro del Parque Nacional Lanín, a aproximadamente 900 m s.n.m. El clima de la región es de tipo mediterráneo, con inviernos fríos y húmedos, y veranos cálidos y secos. Las precipitaciones anuales promedio del período 1978-1999 fueron 684 ± 283 mm (media \pm DS, con aproximadamente 579 mm en otoño-invierno y 105 mm en primavera-verano). Las temperaturas medias máxima y mínima son $17.1^\circ\text{C} \pm 0.5$ y $4^\circ\text{C} \pm 2.1$, respectivamente. El suelo es franco limo-arcilloso, con 27-40% de limo y 20% de arcilla (A. Marcolín, INTA Bariloche, comunicación personal, 1998). La plantación inicial fue de 500 pinos ha^{-1} (plantados a 4 m x 5 m), los cuales medían, al inicio del presente estudio, 7,77 m de altura promedio y $20,92 \pm 0.61$ cm de diámetro a la altura del pecho (DAP). Los distintos tratamientos consistieron en una parcela de pastizal abierto contigua a la plantación (de 50 m x 50 m) y distintos grados de cobertura arbórea obtenidos a partir de dos densidades de árboles: 500 pinos ha^{-1} y 350 pinos ha^{-1} (para lo cual se ralearon individuos en el verano 1998-1999); todos los pinos del sistema ralo (350 pinos ha^{-1}) fueron podados, y dentro del sistema más denso, se instalaron parcelas con distinto grado de poda (“podado” y “sin podar”). En este trabajo se denominará como tratamiento “podado” a aquellos en los que previamente a las mediciones se realizó una poda hasta los 4,5 m desde el nivel del suelo y en la temporada 2000-2001 fueron vueltos a podar hasta los 6,5 m desde el suelo. Los tratamientos “sin podar” fueron aquellos en los que los pinos no fueron podados durante el presente estudio, sino que sólo tenían una poda realizada por los propietarios de la estancia, por la que sus copas comenzaban a los 1,5 m desde el suelo. El tamaño de cada parcela silvopastoril fue de 30 m x

40 m, y se instalaron 5 parcelas de cada densidad de plantación con pinos podados, y tres parcelas con 500 pinos ha⁻¹ sin podar. El área total del ensayo (aproximadamente 2 ha.) fue rodeada por un alambrado de 5 hilos para evitar la entrada de herbívoros grandes y medianos.

c- Objetivos e hipótesis planteados

El objetivo general del presente estudio es conocer la influencia del componente arbóreo sobre distintos aspectos que determinan la productividad primaria de dos especies herbáceas, en sistemas silvopastoriles desarrollados en el Noroeste de la Patagonia. De esta manera se intenta contribuir al desarrollo y manejo de los mismos en la región mencionada en base a información de los procesos involucrados en su funcionamiento.

En particular, los objetivos planteados son:

- 1- Conocer la distribución espacial y temporal de los recursos agua en suelo y radiación bajo distintos niveles de cobertura arbórea de pino ponderosa.
- 2- Conocer la respuesta de *Stipa speciosa* y *Festuca pallescens* a las distintas disponibilidades de recursos en los distintos micrositios (niveles de cobertura arbórea). Dicha respuesta se evalúa a través de los siguientes procesos y variables: estado hídrico de la planta, asignación de biomasa, área foliar específica, arquitectura de la mata y crecimiento.
- 3- Conocer la influencia de distintos niveles de radiación y estado hídrico de la planta sobre la tasa de fotosíntesis neta de las hojas, a fin de comprender los patrones de crecimiento encontrados (objetivo 2) en función de la distribución de los recursos (objetivo 1) en distintos micrositios.

Hipótesis:

- 1. La disponibilidad de agua en el suelo superficial aumenta a medida que lo hace la cobertura arbórea, por efecto de la disminución de la evaporación y el aporte de agua por ascenso hidráulico. Esto ocurre hasta un nivel umbral más allá del cual la disponibilidad decrecerá debido al efecto de la intercepción de agua por los pinos.
- 2. La radiación que llega al sotobosque disminuye a medida que aumenta la cobertura arbórea, siendo menor bajo las copas de los pinos que en los espacios entre copas.

- 3. El estado hídrico de los pastos es mejor a medida que aumenta la cobertura arbórea, especialmente en los meses o temporadas más secas.
- 4. La asignación de biomasa cambia en las matas que crecen a la sombra, las cuales asignan mayor proporción del carbono fijado a hojas (y por lo tanto, menos a raíces), y esto resulta en un aumento de la superficie de captación de luz. El mejor estado hídrico de las plantas bajo sombra contribuye al cambio en asignación de biomasa en el mismo sentido.
- 5. El área foliar específica de las matas que crecen bajo sombra es mayor que en las matas de sol.
- 6. La arquitectura de las matas de sombra se modifica de manera de aumentar la captación de luz, a través de la disminución en el ángulo de las hojas con respecto a la horizontal.
- 7. El crecimiento de las plantas de *F. palleescens* es similar bajo sombra que a pleno sol debido a que, para esta especie, el agua es un recurso más limitante que la radiación. En contraste, el crecimiento de *S. speciosa* es menor a medida que aumenta la cobertura arbórea debido a que la radiación es más limitante que el agua para esta especie.
- 8. La radiación tiene similar influencia sobre las tasas de fotosíntesis de *S. speciosa* y *F. palleescens*, mientras que el estado hídrico de la planta tiene sobre este proceso una mayor influencia en la segunda especie que en la primera.

Referencias

Ayesa J., Barrios D., Becker G., Bran D., Letournaeau F., López C., Marcolin A., Sarmiento A., & Siffredi G. 1999. Evaluación de los Recursos Naturales renovables del área de Pulmari y recomendaciones orientativas para su aprovechamiento sustentable. Informe Técnico INTA, Cap. 7.

Belsky A.J. 1994. Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology* 75: 992-932.

Bergez J-E., Etienne M. & Balandier P. 1999. ALWAYS: a plot-based silvopastoral system model. *Ecological Modelling* 115: 1-17.

Bertness M.D. & Callaway R.M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193.

- Bonino N., Bonvisutto G., Pelliza Sbriller A. & Somlo R. 1986. Hábitos alimentarios de los herbívoros en la zona central de áreas ecológicas sierras y mesetas occidentales de Patagonia. *Rev. Agr. Prod. Animal* 6(5-6): 275-287.
- Bonvisutto G.L. & Somlo R.C. 1998. Guías de condición para los campos naturales de Precordillera y Sierras y Mesetas de Patagonia. INTA-GTZ, Prodesar.
- Bradley R.G & Crout N.M.J. 1994. PARCH-User guide. Tropical Crops Research Unit. University of Nottingham. Sutton Bonington, Leicestershire, UK, 122 pp.
- Breshears D.D., Nyhan J.W., Heil C.E. & Wilcox B.P. 1998. Effects of woody plants on microclimate in a semiarid woodland: soil temperature and evaporation in canopy and intercanopy patches. *International Journal of Plant Science* 159 (6): 1010-1017.
- Callaway R.M. & Walker L.R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78(7): 1958-1965.
- Cannell M.G.R., Mobbs D.C. & Lawson G.J. 1998. Complementarity of light and water use in tropical agroforests. II. Modelled theoretical tree production and potential crop yield in arid and humid climates. *Forest Ecology and Management* 102: 275-282.
- Defossé G.E., Bertiller M.B. & Ares J.O. 1990. Above-ground phytomass dynamics in a grassland steppe of Patagonia, Argentina. *Journal of Range Management* 43(2): 157-160.
- Defossé G.E., Bertiller M.B. & Robberecht R. 1997. Effects of topography, soil moisture, wind and grazing on *Festuca* seedlings in a Patagonian grassland. *Journal of Vegetation Science* 8: 677-684.
- De Montard F.X., Rapey H., Delpy R. & Massey P. 1999. Competition for light, water and nitrogen in an association of hazel (*Corylus avellana* L.) and cocksfoot (*Dactylis glomerata*). *Agroforestry Systems* 43: 135-150.
- Evans J.R. & Poorter H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment* 24: 755-767.
- Friend A.D., Stevens A.K., Knox R.G. & Cannell M.G.R. 1997. A process-based, biogeochemical, terrestrial biosphere model of ecosystems dynamics (Hybrid v3.0.). *Ecological Modelling* 95: 249-287.
- Frost W.E. & McDougald N.K. 1989. Tree canopy effects on herbaceous production of annual rangeland during drought. *Journal of Range Management* 42(4): 181-283.
- Garland K.R., Fisher W.W. & Greig P.J. 1984. Agroforestry in Victoria. Dept. Agric. Vic, Tech. Rep. Ser. N°93, 114 pp.

Giraud C.G. 1997. Experiencias sobre la utilización de mallines. En: Seminario Taller Internacional Argentina-Chileno: Intercambio de experiencias de pastoreo y conservación de forraje. III ra Reunión Grupo Regional Patagónico de Ecosistemas de Pastoreo INTA – FAO – INIA, Bariloche, 11 al 13 de Noviembre: 10-18.

Golluscio R.A., Deregibus V.A. & Paruelo J.M. 1998. Sustainability and range management in the Patagonian steppes. *Ecología Austral* 8:265-284.

Holmgren M., Scheffer M. & Huston M.A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78(7): 1966-1975.

Huang W. 1998. Modelling the coexistence gain and interactions of populations in *Taxodium ascendens*-intercrop systems. *Ecological Modelling* 107: 189-212.

Jobbágy E.G., Sala O.E. & Paruelo J.M. 2002. Patterns and controls of primary production in the Patagonian Steppe: a remote sensing approach. *Ecology* 83(2): 307-319.

Joffre R. & Rambal S. 1988. Soil water improvement by trees in the rangelands of Southern Spain. *Acta Oecologica Oecol. Plant.* 9(4): 405-422.

Jones H.G. 1992. Plants and Microclimate, a quantitative approach to Environmental Plant Physiology. 2nd. Ed. Cambridge Univ. Press. 428 pp.

Kho R.M. 2000a. A general tree-environment-crop interaction equation for predictive understanding of agroforestry systems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 80: 87-100.

Kho R.M. 2000b. On crop production and the balance of available resources. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 80: 71-85.

Knowles R.L., Horvath G.C., Carter M.A. & Hawke M.F. 1999. Developing a canopy closure model to predict overstorey/understorey relationships in *Pinus radiata* silvopastoral systems. *Agroforestry Systems* 43: 109-119.

Laclau P. 1997. Los ecosistemas forestales y el hombre en el Sur de Chile y Argentina. *Boletín Técnico. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires* 212 pp.

Lambers H., Chapin III F.S. & Pons T.L. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, N.Y. Inc. 540 pp.

Larcher W. 1992. *Physiological Plant Ecology*. 2nd Ed. Berlin: Springer-Verlag.

Leakey R. 1996. Definition of agroforestry revisited. *Agroforestry Today* 8(1): 5-7.

León R.J.C. & Aguiar M.R. 1985. El deterioro por uso pasturil en estepas herbáceas patagónicas. *Phytocoenologia* 13(2): 181-196.

Mendes M.M., Gazarini L.C. & Rodríguez M.L. 2001. Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environment- Effects on structure and chemical

composition of foliage and plant water relations. *Environmental and Experimental Botany* 45: 165-178.

Mobbs D.C., Cannell M.G.R., Crout N.M.J., Lawson G.J., Friend A.D. & Arah J. 1998. Complementarity of light and water use in tropical agroforests I. Theoretical model outline, performance and sensitivity. *Forest Ecology and Management* 102: 259-274.

Moir W.H. 1966. Influence of ponderosa pine on herbaceous vegetation. *Ecology* 47(6): 1045-1048.

Monteith J.L. & Unsworth M. 1990. *Principles of Environmental Physics*. 2nd Ed. Arnold, 291 pp.

Mordelet P. & Le Roux X., 2002. Chapter 8: Tree/grass interactions. In: "Lamto: structure, functioning and dynamics of a savanna ecosystem." (Abbadie L., Gignoux J., Le Roux X. & Lepage M. Eds), Springer Verlag, Ecological Studies, New York (in press).

Muetzelfeldt R.I. & Sinclair F.L. 1993. Ecological modelling of agroforestry systems. En: *Agroforestry Abstracts* 6(4): 207-247.

Nicora E.G. 1978. Parte III: Gramineae. En: *Flora Patagónica*. M.N. Correa Ed. Colección Científica del INTA, Bs.As., 563 pp.

Pelliza Sbriller A., Amaya J., Bonino N. & Bonvisutto G. 1980. Datos preliminares sobre la composición botánica de la dieta de herbívoros silvestres y domésticos en el área de Pilcaniyeu. *INTA EEA Bariloche, Memoria Técnica* 4(2): 62-70.

Pelliza Sbriller A., Bonino N., Bonvisutto G.L. & Amaya J. 1984. Composición botánica de la dieta de herbívoros silvestres y domésticos en el área de Pilcaniyeu. I. Resultados de un año de muestreo. *Revista del Inst. de Invest. Agrícolas (IDIA)* 429-432: 63-73.

Pugnaire F.I. & Luque M.T. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93: 42-49.

Richards J.H. & Caldwell M.M. 1987. Hydraulic Lift: Substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia (Berlin)* 73: 486-489.

Ryan M.G., Bond B.J., Law B.E., Hubbard R.M., Woodruff D., Cienciala E. & Kucera E. 2000. Transpiration and whole-tree conductance in ponderosa pine trees of different heights. *Oecologia* 124:553-560.

Sala O.E., Golluscio R.A., Lauenroth W.K. & Soriano A. 1990. Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecologia*. 81: 501-505.

Schlichter T. 2000. Desarrollo de Sistemas Silvopastoriles en base a plantaciones de *Pinus* spp. Informe Final PID 0678-FONCyT – SECyT: 62 pág.

Scholes R.J. & Archer S.R. 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review Ecol. Syst.* 28: 517-544.

Schroth G. 1999. A review of belowground interactions in agroforestry, focussing on mechanisms and management options. *Agroforestry Systems* 43: 5-34.

Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación, 1999. Argentina, oportunidades de inversión en bosques cultivados. Buenos Aires, República Argentina, 208 pp.

Somlo R., Durañona G. & Ortiz R. 1985. Valor nutritivo de especies forrajeras patagónicas. *Rev. Agr. Prod. Animal* 5(9-10): 589-605.

Soriano A., Movia C.P. & León R.J.C. 1983. Vegetation. En: *Temperate deserts and semideserts of Patagonia*. Elsevier, Amsterdam, pp: 440-454.

Van Noordwijk M. & Lusiana B. 1999. WaNuLCAS, a model of water, nutrient and light capture in agroforestry systems. *Agroforestry Systems* 43: 217-242.

Young A. 1997. *Agroforestry for soil management*. 2nd Ed. CAB International, Wallingford, UK, 320 pp.

CAPITULO 2- DISTRIBUCION DE RECURSOS AGUA Y LUZ
EN LOS DISTINTOS TRATAMIENTOS

2.1. RECURSO AGUA EN LOS DISTINTOS TRATAMIENTOS

2.1.1. DISTRIBUCIÓN DE AGUA EN EL SUELO

Introducción:

La absorción de agua por las plantas es necesaria para su uso en los procesos de crecimiento y para recuperar la pérdida de la misma por transpiración, y el suelo constituye el reservorio en el cual se almacena y provee de este recurso. La habilidad de una planta para extraer agua del suelo depende de la disponibilidad de ésta y de la densidad de raíces finas dentro del perfil de suelo (Eastham et al., 1990). Se reconoce que la variación espacial y temporal del contenido de agua del suelo dentro de la zona de desarrollo de las raíces afecta la conductancia de la parte aérea de la planta para el vapor de agua y el CO₂ (Oren et al., 1998, y citas en él), y por lo tanto, su capacidad de crecer y desarrollarse.

La cantidad de agua de suelo disponible para las plantas herbáceas y leñosas en sistemas con árboles, está influenciada por los cambios microclimáticos que generan las copas de los mismos, principalmente a través de la intercepción de las precipitaciones y por efectos del sombreado (Breshears et al., 1998). Si bien la intercepción por parte de las copas puede disminuir el aporte de agua, el sombreado reduce la temperatura del suelo superficial, disminuyendo las tasas de evaporación (Breshears et al., 1998), por lo que la intercepción y la disminución de la evaporación pueden verse compensados (Wallace et al., 1999). El balance de estos procesos es el que va a determinar la distribución de agua en los distintos micrositios en un sistema formado por espacios “bajo” y “entre copas”.

La intercepción de las precipitaciones representa la pérdida de agua por evaporación desde las copas, y la magnitud de este proceso depende de la densidad de árboles, de las dimensiones de las copas y del tipo de evento de lluvia (intensidad de las precipitaciones) (Oyarzún et al., 1984). Estos autores han medido un promedio de pérdida de agua por intercepción de 9% en sistemas ralos (para silvopastoreo) de pino radiata en Chile. Ong et al. (2000) mencionan que las pérdidas de agua por intercepción pueden abarcar de un 5 a un 30% en sistemas agroforestales en general, dependiendo del espaciamiento de las copas. Valores de magnitud semejante han sido descriptos por Wallace et al. (1999), para disminuciones de pérdidas por evaporación como producto del sombreado de las copas también en sistemas

agroforestales. Estos autores sostienen que cuanto menores sean las precipitaciones en un sitio, más favorable es el balance a favor de la disminución de la evaporación con respecto a la intercepción, por lo que este proceso aumentaría la disponibilidad de agua en el suelo en relación a sistemas sin árboles.

Por otro lado, los árboles pueden competir con los pastos por agua, si ambos extraen este recurso de zonas superficiales del suelo, disminuyendo la disponibilidad relativa de agua para las especies del sotobosque (e.g. De Montard et al., 1999). Asimismo, pueden hacer un uso más exhaustivo de los recursos hídricos en profundidad debido a que muchas especies arbóreas son capaces de generar sistemas radicales profundos. De esta manera, los sistemas agroforestales pueden disminuir la salida de agua del sistema y en consecuencia, facilitar su mayor uso en comparación con pastizales o cultivos herbáceos, a través de distintos mecanismos: la disminución de la evaporación del suelo, del escurrimiento superficial o del drenaje profundo como resultado del incremento en el sombreado, la reducción de la temperatura del suelo, la disminución del viento, o el aumento de la toma de agua profunda por parte del componente arbóreo (Ong et al., 2000). En ecosistemas naturales, tales como las dehesas en España, caracterizados por la presencia de árboles dispersos en una matriz de vegetación herbácea, también se ha visto que la fracción mixta (árboles+pastos) consume más agua que la fracción conformada por pastizal solo (Joffre & Rambal, 1988). Este uso más exhaustivo de los recursos hídricos puede incrementar la productividad de un sitio, simplemente a través de la introducción de un nuevo componente capaz de utilizar recursos previamente subutilizados. Sin embargo, para que esto ocurra, debe existir una complementariedad, ya sea espacial o temporal, en el uso de los recursos hídricos por parte de los distintos componentes del sistema: árboles y pastos (Schroth, 1999).

Además de los procesos mencionados, otro factor que puede influir en la disponibilidad de agua es el cambio en las características del suelo provocado por la presencia de árboles, que hace que pueda aumentar la capacidad de retención de agua del mismo suelo (Joffre & Rambal, 1988).

Todos estos procesos van a influir sobre la distribución de agua en el suelo bajo distintas coberturas, así como también en la eficiencia en el uso de esta agua por parte de los pastos, debido a cambios en la demanda evaporativa bajo los árboles.

El objetivo de esta parte del estudio fue caracterizar la disponibilidad de agua bajo diferentes niveles de cobertura arbórea en sistemas silvopastoriles basados en pino ponderosa, así como su variabilidad temporal a lo largo de la estación de crecimiento. Asimismo, se

pretendió conocer la variación en la distribución de agua del suelo entre temporadas con diferentes condiciones climáticas.

La hipótesis postulada (hipótesis 1 de la sección Introducción) fue que la disponibilidad de agua en el suelo superficial aumenta a medida que lo hace la cobertura arbórea, por efecto de la disminución de la evaporación y el aporte de agua por ascenso hidráulico. Esto ocurre hasta un nivel umbral más allá del cual la disponibilidad decrecerá debido al efecto de la intercepción de agua por los pinos.

Materiales y métodos

Se midió el contenido de agua de suelo en forma quincenal (temporadas 1999-2000 y 2000-2001) o mensual (temporada 2001-2002) en los siguientes tratamientos: pastizal abierto, 350 pinos ha^{-1} bajo copa (350 BC), 350 pinos ha^{-1} entre copas (350 EC), 500 pinos ha^{-1} podados BC (500 P BC) y 500 pinos podados ha^{-1} EC (500 P EC). En todos los casos se midió esta variable en intervalos de 20 cm de profundidad, entre la superficie y 1,4 metros de profundidad de suelo, mediante tubos fijos instalados en el suelo. Para ello se instalaron 4 tubos por parcela silvopastoril (5 parcelas de cada densidad arbórea), 2 bajo la proyección vertical de la copa del pino central de la parcela y 2 entre copas, a mitad de la distancia entre árboles vecinos. En el pastizal se instalaron 5 grupos de 2 tubos cada uno (a 1 metro uno del otro), separados por aproximadamente 20 metros entre grupos. El contenido de agua de suelo se midió con una sonda de acceso (modelo T3, Imko Micromodultechnik GMBH, Alemania) mediante el método de reflectometría de dominio temporal (TDR). Asimismo se midió el contenido de agua en los 15 cm superficiales de suelo con una sonda TDR de tipo “tridente” (modelo P3, Imko GmbH), en los mismos tratamientos anteriormente mencionados (pero en diferentes posiciones) y en el tratamiento de 500 pinos ha^{-1} sin podar bajo y entre copas (500 SP BC y EC). Con la sonda tridente se efectuaron 3 mediciones (réplicas) en cada tratamiento. Con ambos tipos de sonda se utilizó un aparato de medición Trime-FM (Imko GmbH). La sonda de acceso, la cual requiere de tubos fijos instalados en el suelo (tubos plásticos Tecanat, Imko GmbH), mide en el rango de 0-60% Vol. de agua, con un error de $\pm 2\%$ entre 0-40% y $\pm 3\%$ en el rango 40-60% Vol. La sonda de tipo tridente posee 160 mm de longitud, y mide en el rango de 0-70% Vol. con un error de $\pm 1\%$ entre 0-40% y $\pm 2\%$ en el rango de 40-70% Vol. de agua.

En el laboratorio de suelos de la EEA INTA Bariloche se realizó el análisis de curvas de retención hídrica (contenido de agua de suelo vs. presión) de muestras de suelo extraídas en el sitio de estudio (Ea. Lemú Cuyén, en una de las parcelas silvopastoriles). Para ello, a partir de una calicata de 160 cm de profundidad, se tomaron muestras de acuerdo a la homogeneidad en el perfil de suelo, a las siguientes profundidades: 10 cm, 70 cm, 100 cm y 150 cm.

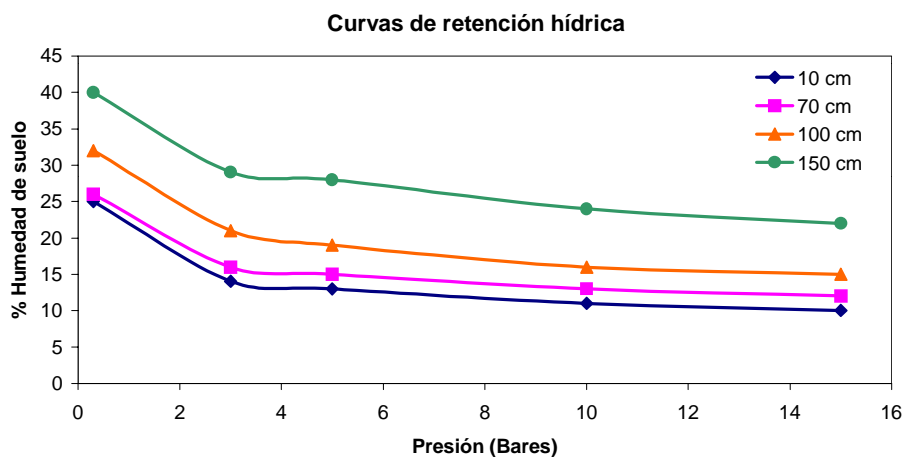
Análisis estadístico: la hipótesis de no existencia de diferencias entre tratamientos ($n=5$) fue puesta a prueba mediante análisis de la varianza (ANOVA) para cada fecha de medición, con posteriores *tests* de Tukey ($\alpha=0,05$). En todos los casos fueron puestos a prueba los supuestos de normalidad y homocedasticidad antes de aplicar ANOVA. Cada réplica (5 por tratamiento) consistió en el promedio de los valores de contenido de agua a las distintas profundidades de los 2 tubos de TDR de cada parcela en la posición bajo copa, entre copas o pastizal.

Resultados y discusión:

Curvas de retención hídrica

A fin de realizar una caracterización del tipo de suelo, en relación con su capacidad de retención de agua, se realizaron curvas de retención hídrica. Los valores de contenido de agua a capacidad de campo (0,3 Bares) para las profundidades de suelo 10, 70, 100 y 150 cm fueron 25, 26, 32 y 40% de humedad, respectivamente. Los valores correspondientes al punto de marchitez permanente (15 Bares) fueron 10, 12, 15 y 22% de humedad de suelo, respectivamente. Estos valores y los intermedios se presentan en la figura 2.1.1. Puede observarse que aumenta la capacidad de almacenaje de agua a medida que aumenta la profundidad de suelo, debido principalmente al aumento de la fracción fina (arcillas) en la textura de los distintos horizontes.

Figura 2.1.1. Curvas de retención hídrica realizadas en muestras de suelo extraídas de una parcela del ensayo silvopastoril, Ea. Lemú Cuyén. Profundidades de suelo: 10, 70, 100 y 150 cm. (Extraído del informe del Laboratorio de Suelos, INTA EEA Bariloche). La muestra correspondiente a cada profundidad consistió en el agrupamiento de 3 muestras extraídas a 80 cm una de la otra en sentido horizontal.



Temporadas 1999-2000 y 2000-2001

Ambas temporadas mostraron diferencias en la cantidad de lluvias, siendo la temporada 2000-2001 más húmeda que la 1999-2000 (ver apéndice al final del capítulo 3.1). Sin embargo, en general en ninguna de las dos temporadas se observaron diferencias significativas (ANOVA, $p > 0,05$) en el contenido de agua en los primeros 60 cm de suelo entre el pastizal y los tratamientos con árboles (Figuras 2.1.2 a 2.1.8, Tablas 2.1.2 y 2.1.3 al final del presente capítulo). Estos resultados son contrarios a la hipótesis 1 inicialmente planteada ya que en ningún tratamiento con árboles se observó un mayor contenido de agua de suelo, a ninguna profundidad del mismo. En general tampoco se observó una disminución del agua superficial a medida que aumentó la cobertura (ver discusión de la excepción a esto más adelante). Por ello, se considera que con los niveles de cobertura arbórea estudiados, las ganancias por disminución de la evaporación desde el suelo y las mayores pérdidas por interceptación de las precipitaciones y/o consumo de agua superficial por parte de los pinos se ven compensados, obteniéndose un balance hídrico similar al de la zona de pastizal abierto. En contraste con esta ausencia de diferencias en el contenido de agua superficial, a mayores profundidades, y aunque con diferente magnitud entre temporadas, el pastizal tendió a tener más agua en el suelo que los sistemas forestados (Figuras 2.1.5 a 2.1.8, Tablas 2.1.2 y 2.1.3 al final del presente capítulo). Comparando ambas temporadas puede apreciarse también, que al inicio de la estación de crecimiento, en ambas había aproximadamente la misma cantidad de

agua de suelo en todas las situaciones, pero la disminución del contenido de agua fue más pronunciado en la primera temporada (seca) que en la segunda.

Figura 2.1.2. Promedios del contenido de agua de suelo (0-20 cm de profundidad) en los distintos tratamientos (n=5). Ralo: 350 pinos ha⁻¹; Denso: 500 pinos ha⁻¹. La línea correspondiente al pastizal en el primer período de medición (1999-2000) se interrumpe en una fecha debido a que en la misma no se pudo medir el contenido de agua de suelo por fallas en el equipo de TDR. Con asteriscos se indican las fechas en las que se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA, Tukey, p<0,05).

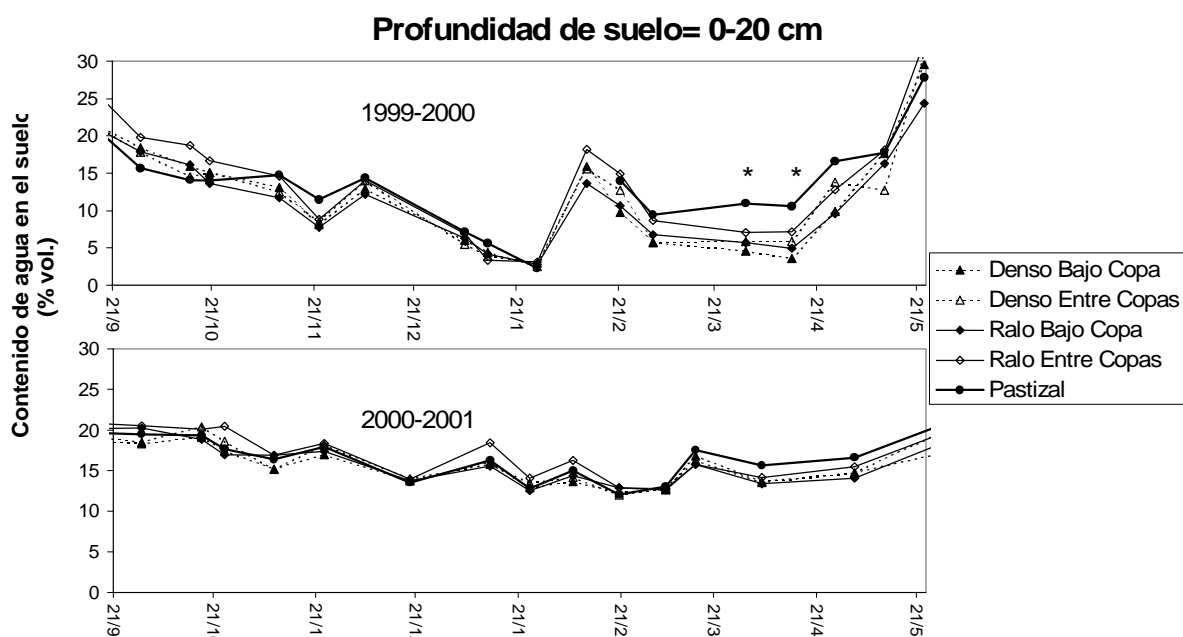


Figura 2.1.3. Promedios del contenido de agua en el suelo a los 20-40 cm de profundidad, en los distintos tratamientos (n=5). La línea correspondiente al pastizal en el primer período de medición (1999-2000) se interrumpe en una fecha debido a que en la misma no se pudo medir el contenido de agua de suelo por fallas en el equipo de TDR. Con asteriscos se indican las fechas en las que se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA, Tukey, p<0,05).

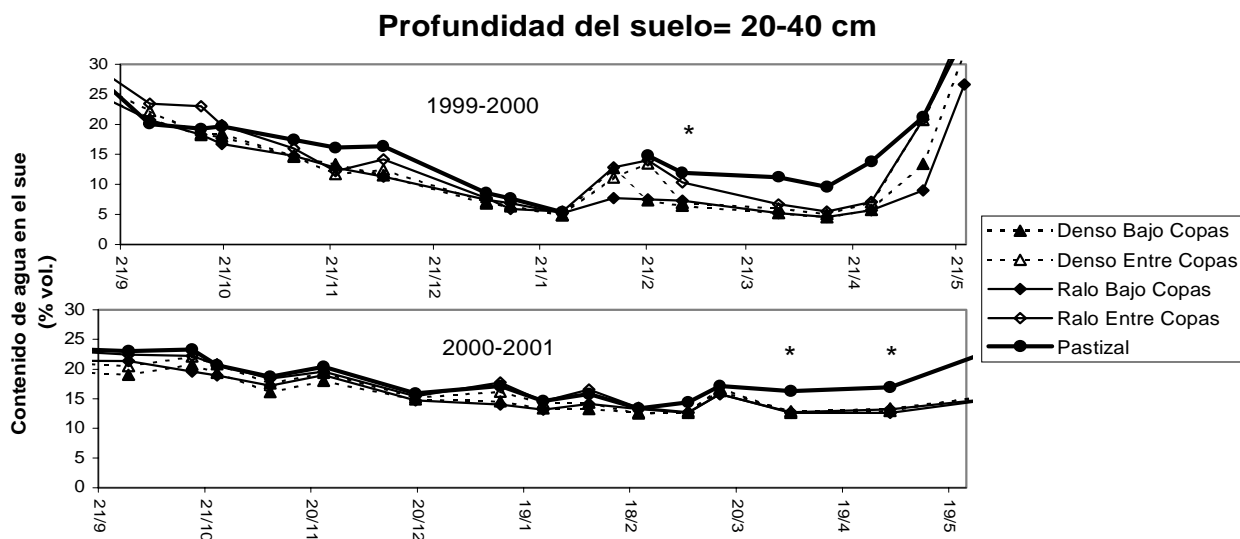


Figura 2.1.4. Promedios del contenido de agua en el suelo entre 40-60 cm de profundidad, en los distintos tratamientos (n=5). La línea correspondiente al pastizal en el primer período de medición (1999-2000) se interrumpe en una fecha debido a que en la misma no se pudo medir el contenido de agua de suelo por fallas en el equipo de TDR. Con asteriscos se indican las fechas en las que se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA, Tukey, $p < 0,05$).

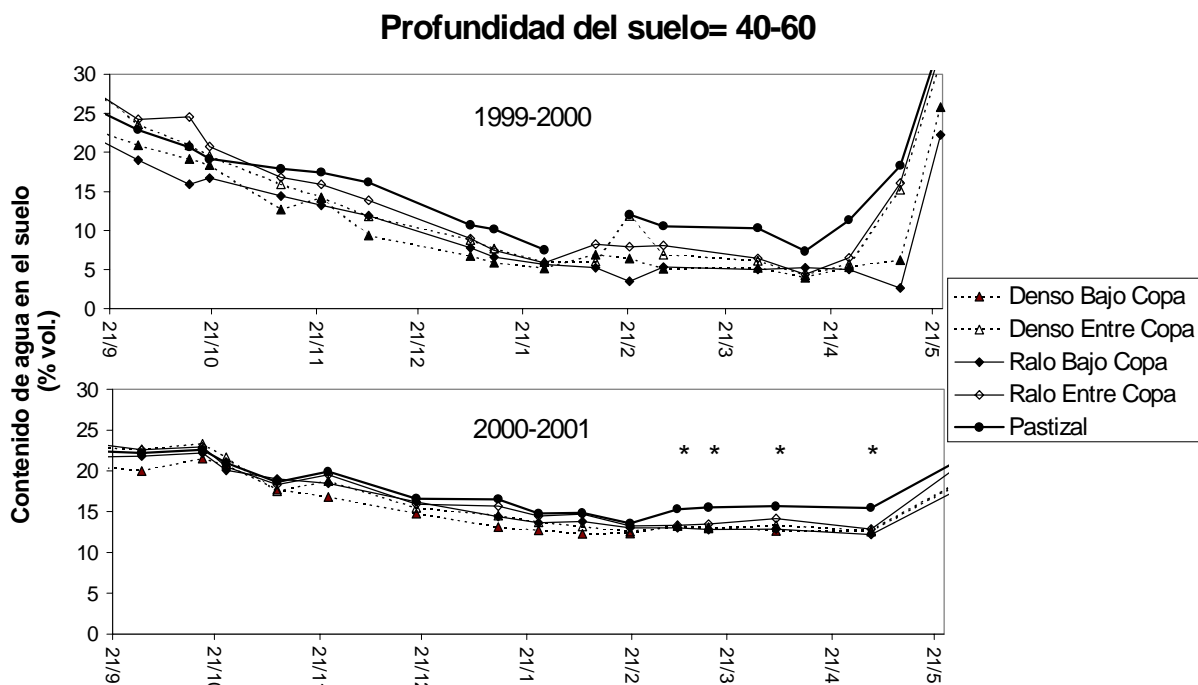


Figura 2.1.5. Promedios del contenido de agua en el suelo a los 60-80 cm de profundidad de suelo, en los distintos tratamientos (n=5). La línea correspondiente al pastizal en el primer período de medición (1999-2000) se interrumpe en una fecha debido a que en la misma no se pudo medir el contenido de agua de suelo por fallas en el equipo de TDR. Con asteriscos se indican las fechas en las que se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA, Tukey, $p < 0,05$).

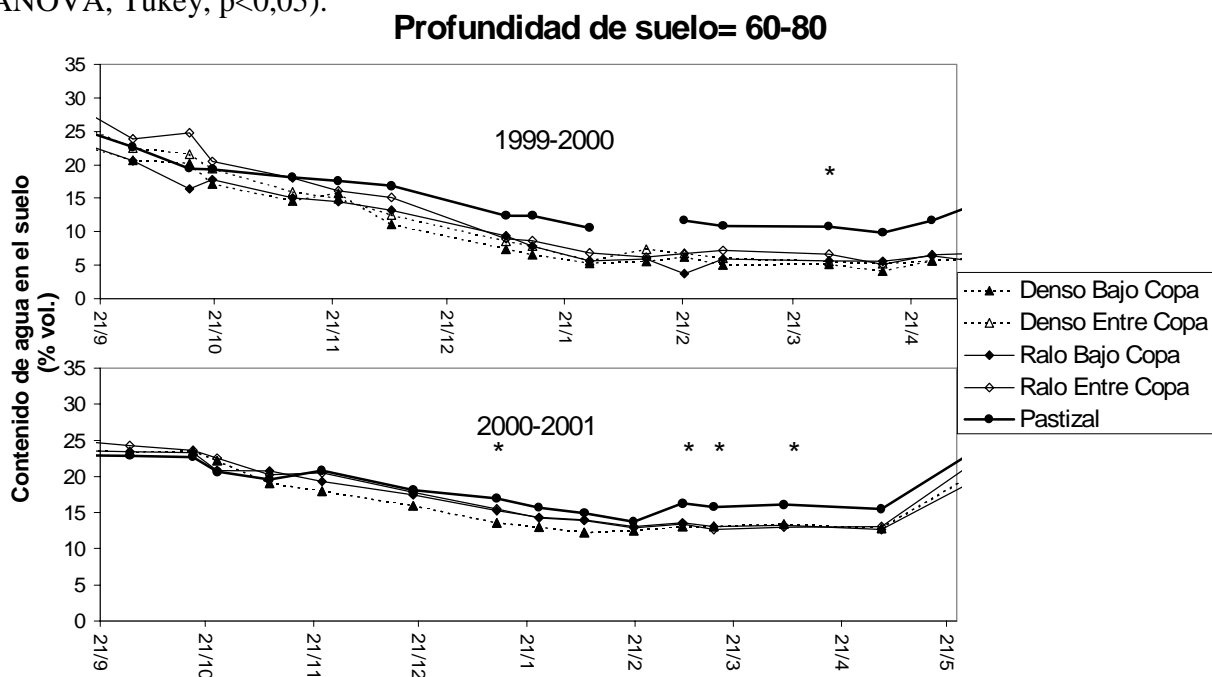


Figura 2.1.6. Promedios del contenido de agua de suelo entre 80-100 cm de profundidad de suelo, en los distintos tratamientos (n=5). La línea correspondiente al pastizal en el primer período de medición (1999-2000) se interrumpe en una fecha debido a que en la misma no se pudo medir el contenido de agua de suelo por fallas en el equipo de TDR. Con asteriscos se indican las fechas en las que se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA, Tukey, $p < 0,05$).

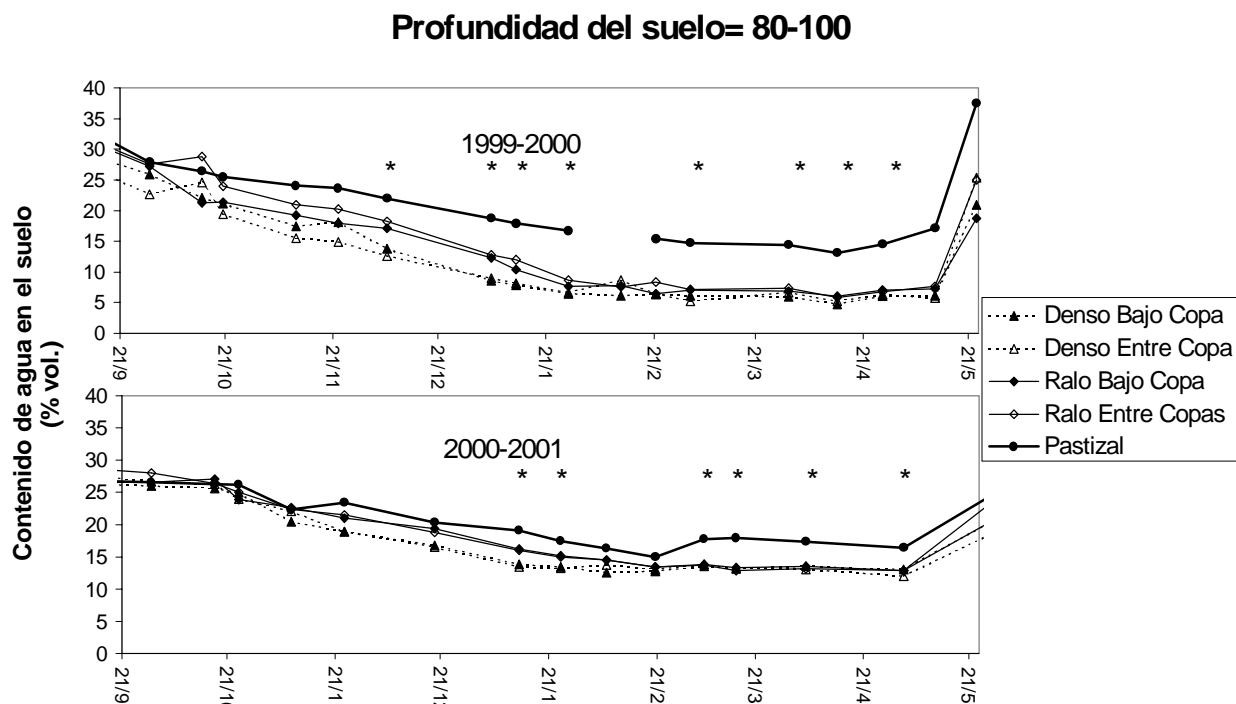


Figura 2.1.7. Promedios del contenido de agua del suelo entre 100-120 cm de profundidad, en los distintos tratamientos (n=5). La línea correspondiente al pastizal en el primer período de medición (1999-2000) se interrumpe en una fecha debido a que en la misma no se pudo medir el contenido de agua de suelo por fallas en el equipo de TDR. Con asteriscos se indican las fechas en las que se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA, Tukey, $p < 0,05$).

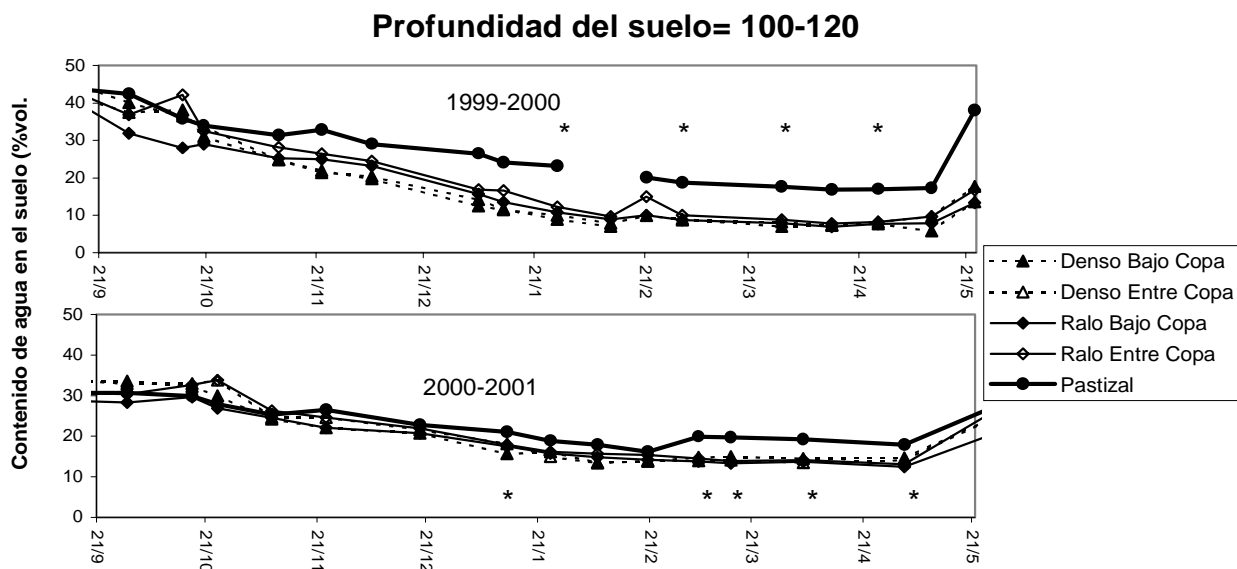
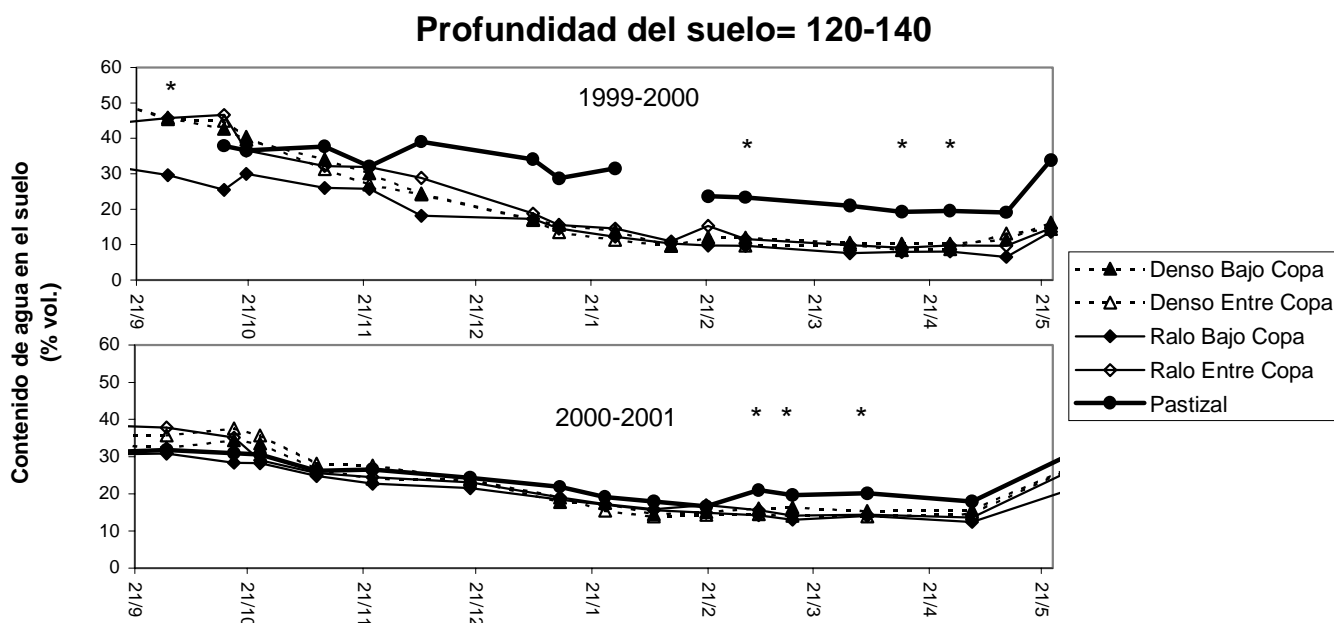


Figura 2.1.8. Promedios del contenido de agua de suelo en los 120-140 cm de profundidad, en los distintos tratamientos (n=5). La línea correspondiente al pastizal en el primer período de medición (1999-2000) se interrumpe en una fecha debido a que en la misma no se pudo medir el contenido de agua de suelo por fallas en el equipo de TDR. Con asteriscos se indican las fechas en las que se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA, Tukey, $p < 0,05$).



En la temporada 1999-2000, las diferencias significativas (ANOVA, *Tests* de Tukey, $p < 0,05$, Tabla 2.1.2 al final del presente capítulo) en el contenido de agua de suelo entre el pastizal y los tratamientos con árboles comenzaron a partir de los 80 cm de profundidad en el mes de diciembre, y en general se mantuvieron a lo largo de toda la temporada. En la temporada 2000-2001, las primeras diferencias significativas (ANOVA, Test de Tukey, $p < 0,05$, Tabla 2.1.3 al final del presente capítulo) entre el pastizal y los SSP con 500 pinos ha⁻¹ se detectaron a partir de los 60 cm de profundidad en el mes de enero. Durante el mes de febrero de 2001 no hubo diferencias entre tratamientos (todos estuvieron igualmente secos), mientras que en los meses de marzo y abril de 2001, volvieron a detectarse diferencias significativas entre el pastizal y algunos de los tratamientos forestados por debajo de los 40 cm de suelo.

Los resultados presentados sugieren que con las densidades y grado de poda de los pinos no se observa una intercepción significativa de agua de lluvia durante los principales períodos de recarga del suelo (otoño-invierno), o bien que existe cierto grado de intercepción de agua por parte de los pinos, pero las diferencias se ven enmascaradas por la menor demanda evaporativa bajo cobertura arbórea. La fórmula de evaporación de Penman o de

evapotranspiración de Penman-Monteith (e.g. desarrolladas en Jones, 1992) muestran que la radiación solar es uno de los principales responsables de estos procesos. Asimismo el viento es otro factor que influye sobre la evapotranspiración, en especial a través de su efecto sobre la resistencia aerodinámica alrededor de las plantas. Si bien no se realizó una cuantificación de la demanda evaporativa en los distintos tratamientos, de acuerdo con las fórmulas mencionadas, la disminución de la radiación incidente a medida que aumenta la cobertura arbórea (ver capítulo 2.2) avala la idea de una menor demanda evaporativa en los sistemas con árboles en comparación con el pastizal. Por otro lado, el viento es menor en sitios arbolados que en sistemas abiertos (ej. Benzarti, 1999) lo cual pudo también haber contribuido a la menor demanda atmosférica en los sistemas silvopastoriles. Asimismo, en los períodos de crecimiento de los pinos en la zona de estudio (octubre a febrero, Gyenge, comunicación personal, 2002), el consumo de agua por parte de los mismos tampoco resultó en una menor cantidad de agua en los horizontes superficiales de suelo. Sin embargo, si bien la cantidad de agua puede ser la misma, esto no significa que la disponibilidad de ésta para los pastos sea igual en todos los tratamientos debido a la competencia con los árboles (ver capítulo 3.1. sobre estado hídrico de las plantas).

Por otro lado, el mayor contenido de agua profunda en el pastizal que en los sistemas silvopastoriles (Figuras 2.1.5 a 2.1.8) indica que los pinos son capaces de tomar agua de lugares inexplorados por el pastizal. Esto significa que en los SSP con pinos se hace un uso más exhaustivo de los recursos hídricos del sitio. Este mayor consumo de agua profunda ha sido también reportado para otros sitios en los que se ha reemplazado el pastizal por forestaciones (e.g. Calder, 1996; Vertessy & Bessard, 1999). Sin embargo, el hecho de que las diferencias hayan sido más marcadas en el año seco que en el húmedo, significa que los pinos extraen agua de zonas profundas del suelo sólo cuando no pueden extraerla de horizontes superficiales. Esto implica que compiten por agua con los pastos en los momentos en que hay agua en el perfil superficial de suelo; en esas condiciones no existiría una separación de nichos en cuanto al horizonte de donde extraen agua ambas formas de vida. Una situación similar se ha observado en sistemas silvopastoriles con avellano y *Dactylis glomerata* (De Montard et al., 1999), en los que ambas formas de vida extraen agua de niveles de suelo similares. La hipótesis de las “dos capas” propuesta por Walter (1971) para explicar la coexistencia de árboles y pastos en las sabanas sugería que en éstas los pastos sólo son capaces de tomar agua de los horizontes superficiales del suelo mientras que los árboles, tomarían agua de los horizontes superficiales y profundos. Sin embargo, la mayor eficiencia en la extracción de agua por parte de la vegetación herbácea haría que se produzca una

separación de nichos en cuanto a los horizontes de donde extraen agua ambas formas de vida. Esta hipótesis ha sido parcialmente avalada por algunos estudios (Scholes & Archer, 1997, y citas en él), especialmente en sabanas secas. Asimismo, una partición en el uso de los recursos hídricos del suelo ha sido reportada para asociaciones de pastos y arbustos en la estepa patagónica (Sala et al., 1989). Sin embargo, estudios llevados a cabo en sabanas húmedas indican que la vegetación leñosa (al menos algunas especies) y herbácea extraen agua de los mismos horizontes superficiales del suelo (Le Roux et al., 1995; Belsky, 1994). En este sentido, en un trabajo realizado en una sabana húmeda africana, Le Roux & Bariac (1998) concluyeron que una de las dos especies arbustivas estudiadas adquiere, al igual que los pastos, la mayor parte del agua de las capas superiores del suelo tanto en la estación seca como en la lluviosa. En contraste, la otra especie arbustiva estudiada toma agua de los horizontes superficiales durante la estación lluviosa pero probablemente utiliza recursos hídricos profundos durante la estación seca (Le Roux & Bariac, 1998). Estos resultados coincidirían con los patrones de uso de agua propuestos para los pinos y pastos en el presente trabajo.

El mismo uso del agua superficial en los sistemas silvopastoriles y del pastizal abierto podría estar indicando que en los primeros sistemas el agua se utiliza más eficientemente ya que se perdería principalmente como transpiración de los pinos y los pastos (aunque parte también por interceptación), mientras que en el segundo caso, grandes cantidades de agua se estarían perdiendo por evaporación del suelo y/o percolación profunda. Si bien no se ha estimado la evaporación, el hecho de que la cobertura vegetal del pastizal sea de alrededor de un 50%, sumado a valores de temperatura del suelo superficial de 70°C en este sistema en contraste con 35°C en el mismo momento (mediodía) en los SSP, sugiere que este proceso debe ser muy significativo en el pastizal. Mediciones de flujo de savia en los pinos de los SSP (Gyenge et al., 2003) indican que la magnitud de la disminución del contenido de agua del suelo puede explicarse por este proceso, debiendo incluir también extracción de agua de niveles más profundos aún que los 1,4 m medidos en la temporada 1999-2000. El índice de área foliar (IAF) de los SSP, medido con un ceptómetro lineal (Delta T Devices, Inglaterra) a una altura del suelo de 1,3 metros, es decir, incluyendo solamente el componente arbóreo, fue de 0,97 y 1,83 para el sistema ralo y denso, respectivamente (temporada 2000-2001). Según Oren et al. (1987, en Irvine et al., 2002), por encima de 1,5 de IAF, la transpiración del sotobosque es despreciable en comparación con la de los árboles. Por ello, en las parcelas ralas (350 pinos ha^{-1}), parte importante de la disminución del agua del suelo podría atribuirse a los pastos y a evaporación del suelo, mientras que en las parcelas densas (500 pinos ha^{-1}), el

consumo de agua se debería básicamente a la transpiración por parte de los pinos. Estas estimaciones refuerzan la idea de que los árboles hacen un uso de los recursos hídricos no sólo más exhaustivo, por utilizar los que están en profundidad, sino que además aprovecharían agua superficial que, de otro modo, se perdería por evaporación. Jackson & Wallace (1999) arribaron a conclusiones similares a partir de un estudio de dinámica de agua en el suelo realizado en un sistema agroforestal con *Grevillea robusta* y maíz, indicando que los árboles en sistemas agroforestales son capaces de utilizar recursos hídricos que de otra manera serían perdidos a través de la evaporación desde el suelo o el drenaje profundo.

Contenido de agua del suelo en la temporada 2001-2002

En las figuras 2.1.9 a 2.1.15 se presenta la evolución del contenido de agua del suelo en los distintos tratamientos y profundidades, durante la temporada 2001-2002. Puede observarse que en superficie el contenido de agua decreció abruptamente desde principios de octubre hasta mediados de febrero (Figura 2.1.9), sin que se observen situaciones de aumento de agua del suelo en fechas intermedias, como ocurrió en la temporada anterior, más húmeda (ver Apéndice con datos de precipitaciones al final del capítulo 3.1). En los horizontes superficiales (0-20 y 20-40 cm) sólo se observaron diferencias significativas entre tratamientos a fines del verano-principios de otoño (Tabla 2.1.4 al final del presente capítulo). En el mes de marzo, el pastizal se diferenció significativamente de algunos tratamientos forestados, conteniendo mayor cantidad de agua en el suelo que los mismos: en la medición del 12 de marzo, el pastizal se diferenció del 350 BC (Tukey, $p < 0,05$) en los primeros 20 cm, y del 500 BC a los 20-40 cm (Tukey, $p = 0,069$); en la medición del 18 de marzo, el pastizal se diferenció de los tratamientos 500 BC, 500 EC y 350 BC (Tukey, $p < 0,05$ en todos los casos) en los primeros 20 cm, y de ambos tratamientos bajo copa (350 BC y 500 BC) a los 20-40 cm (Tukey, $p < 0,05$ en ambos casos). En abril se detectaron diferencias entre tratamientos en los 20 cm superficiales (ANOVA, $p < 0,05$), particularmente entre 350 BC y 350 EC (Tukey, $p = 0,065$). En el mes de abril también se detectaron diferencias significativas entre algunos tratamientos a los 20-40 cm de profundidad de suelo (ANOVA, $p < 0,05$): el pastizal se diferenció de los tratamientos con mayor cobertura (350 BC, 500 BC y 500 EC, Tukey, $p < 0,05$), así como el tratamiento forestado con menor cobertura (350 EC) se diferenció también del resto de los tratamientos con árboles (Tukey, $p < 0,05$). Considerando horizontes del suelo más profundos, a mediados de marzo (medición del 18/3) el suelo del pastizal

contuvo más cantidad de agua que en ambos tratamientos bajo copa (350 BC y 500 BC, Tukey, $p < 0,05$) a los 40-60 cm de profundidad. Asimismo, en la misma fecha, el pastizal se diferenció de todos los tratamientos (350 BC y EC, 500 BC y EC) a los 60-80 cm (Tukey, $p < 0,05$ en todos los casos). En abril, el suelo del pastizal estuvo significativamente más húmedo que el del tratamiento con mayor cobertura (500 BC, Tukey, $p < 0,05$) a los 40-60 cm de profundidad. Al igual que en la temporada anterior, las diferencias entre el pastizal y los tratamientos con árboles a profundidades de suelo mayores a los 80 cm se registraron principalmente en el mes de enero. En ese mes, a los 80-100 cm de profundidad, el suelo del pastizal contuvo más agua que todos los tratamientos forestados (Tukey, $p < 0,05$), mientras que a los 100-120 cm de profundidad, el pastizal se diferenció de todos los tratamientos (Tukey, $p < 0,05$) excepto del tratamiento con 500 pinos ha^{-1} EC. En el mes de febrero, las únicas diferencias significativas se registraron entre el pastizal y tratamiento ralo BC (Tukey, $p < 0,05$) a los 100-120 cm de profundidad de suelo. En el mes de abril, el pastizal sólo se diferenció del tratamiento 350 EC (Tukey, $p < 0,05$) a los 80-100 cm de profundidad. Estos resultados indican que sólo en el mes de abril, es decir, a fines de la temporada de crecimiento, hubo diferencias significativas en el contenido de agua de suelo entre algunos tratamientos forestados entre sí (a los 0-20 cm entre ambos tratamientos con 350 árboles ha^{-1} , y a los 20-40 cm, entre el tratamiento con menor cobertura, 350 EC, y el resto de los tratamientos con árboles). Asimismo, en ningún momento de la temporada se encontraron diferencias en el contenido de agua del suelo a los 120-140 cm de profundidad entre ningún tratamiento, incluyendo el pastizal. En síntesis, en horizontes superficiales (0-40 cm) se observaron diferencias entre tratamientos sólo luego de las lluvias de marzo-abril, cuando se detectó una mayor cantidad de agua en el suelo del pastizal y del tratamiento 350 EC que en los tratamientos con mayor cobertura arbórea. En horizontes profundos (80-120 cm) las diferencias se detectaron principalmente en los meses de enero o febrero, en los que el suelo del pastizal contuvo más agua que en los tratamientos con árboles. Estos resultados coinciden con las conclusiones extraídas a partir de los datos de las temporadas anteriores: la presencia de árboles no modifica la cantidad de agua de suelo en horizontes superficiales, excepto luego de lluvias de poca magnitud. Estos resultados contrastan con los reportados para un ensayo agroforestal con tres densidades de plantación de *Eucalyptus grandis*, en el que el contenido de agua en los 30 primeros cm de suelo disminuyó a medida que aumentó la densidad de plantación, limitando la evapotranspiración del pastizal del sotobosque en los tratamientos más densos (Eastham et al., 1990). Por otro lado, los resultados del presente estudio indican que en los períodos de mayor demanda atmosférica (enero-febrero), los árboles extraen agua

de profundidades de suelo mayores a los 80 cm, haciendo un uso más exhaustivo de los recursos hídricos del sitio.

Como se indicó anteriormente, si bien la presencia de árboles no modifica la cantidad de agua en el suelo superficial, las mediciones de potencial agua de los pastos (ver capítulo 3) indican que en épocas con alta demanda atmosférica los árboles compiten con la vegetación herbácea por los recursos hídricos. Algunos estudios han demostrado que la poda de los árboles puede disminuir la competencia por agua con las especies del sotobosque en sistemas agroforestales ya sea por una disminución de la interceptación de las precipitaciones, un decrecimiento de la demanda de agua de los árboles por poseer menor cantidad de superficie evaporante y/o por una disminución del crecimiento de raíces del componente arbóreo (Jones et al., 1998; Jackson et al., 2000). El impacto de la poda sobre estos procesos depende de la especie arbórea en particular así como de la magnitud de esta práctica silvícola (Jones et al., 1998) por lo que es una temática interesante a investigar en el futuro en sistemas silvopastoriles con pino ponderosa.

Figura 2.1.9. Promedios del contenido de agua a los 0-20 cm de profundidad de suelo, en los distintos tratamientos (n=5). Temporada 2001-2002. Con asteriscos se indican las fechas en las que hubo diferencias significativas entre algunos tratamientos (ANOVA, Tukey, $p < 0,05$, ver texto y Tabla 2.1.4 para mayor detalle).

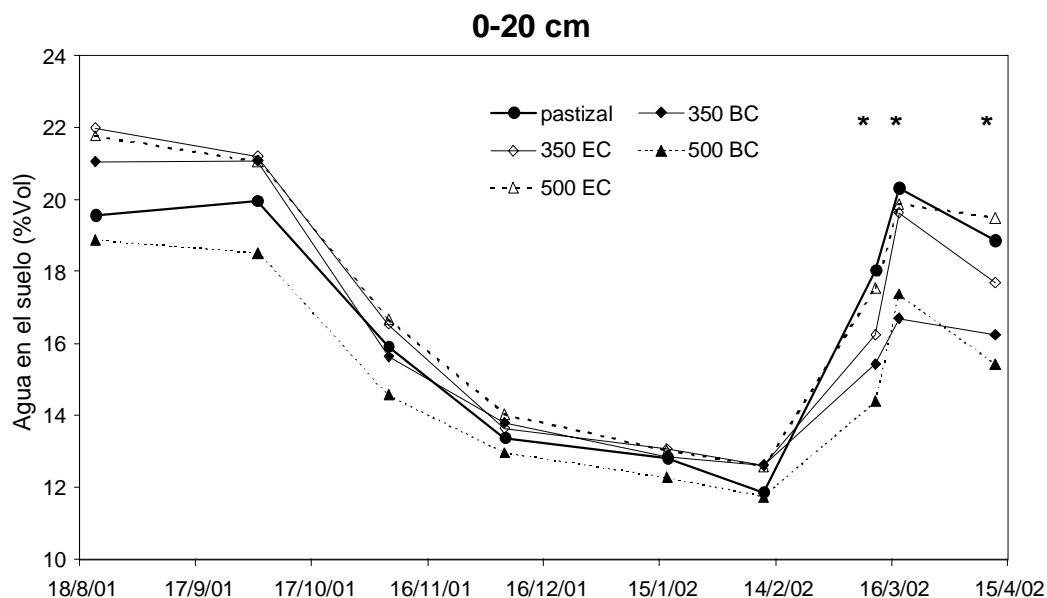


Figura 2.1.10. Promedios del contenido de agua a los 20-40 cm de profundidad de suelo, en los distintos tratamientos (n=5). Temporada 2001-2002. Con asteriscos se indican las fechas en las que hubo diferencias significativas entre algunos tratamientos (ANOVA, Tukey, $p < 0,05$, ver texto y Tabla 2.1.4 para mayor detalle).

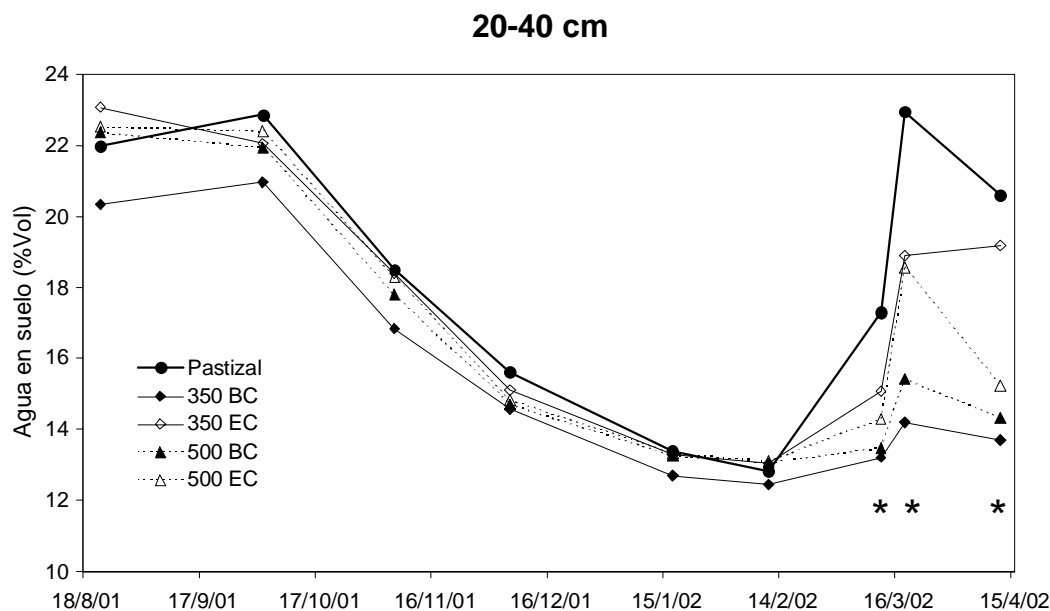


Figura 2.1.11. Promedios del contenido de agua a los 40-60 cm de profundidad de suelo, en los distintos tratamientos (n=5). Temporada 2001-2002. Con asteriscos se indican las fechas en las que hubo diferencias significativas entre algunos tratamientos (ANOVA, Tukey, $p < 0,05$, ver texto y Tabla 2.1.4 para mayor detalle).

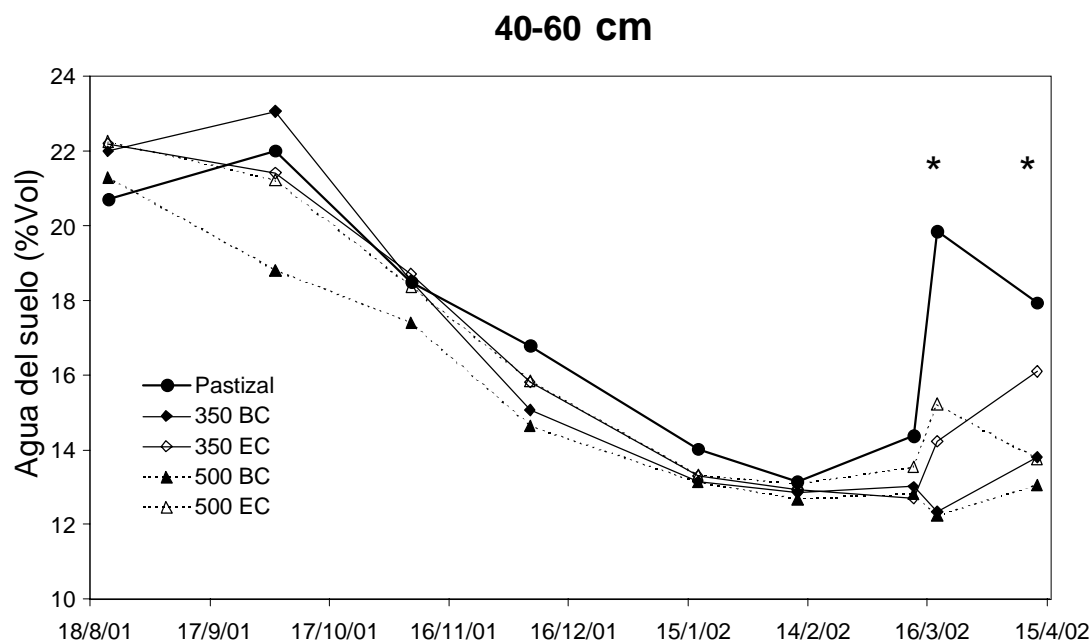


Figura 2.1.12. Promedios del contenido de agua a los 60-80 cm de profundidad de suelo, en los distintos tratamientos (n=5). Temporada 2001-2002. Con asteriscos se indican las fechas en las que hubo diferencias significativas entre algunos tratamientos (ANOVA, Tukey, $p < 0,05$, ver texto y Tabla 2.1.4 para mayor detalle).

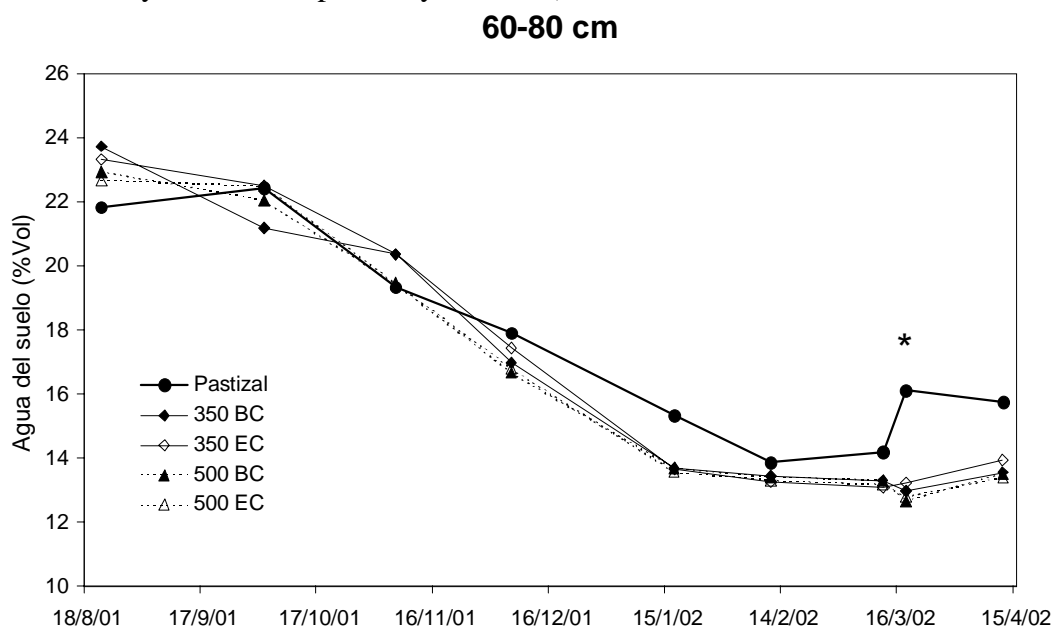


Figura 2.1.13. Promedios del contenido de agua a los 80-100 cm de profundidad de suelo, en los distintos tratamientos (n=5). Temporada 2001-2002. Con asteriscos se indican las fechas en las que hubo diferencias significativas entre algunos tratamientos (ANOVA, Tukey, $p < 0,05$, ver texto y Tabla 2.1.4 para mayor detalle).

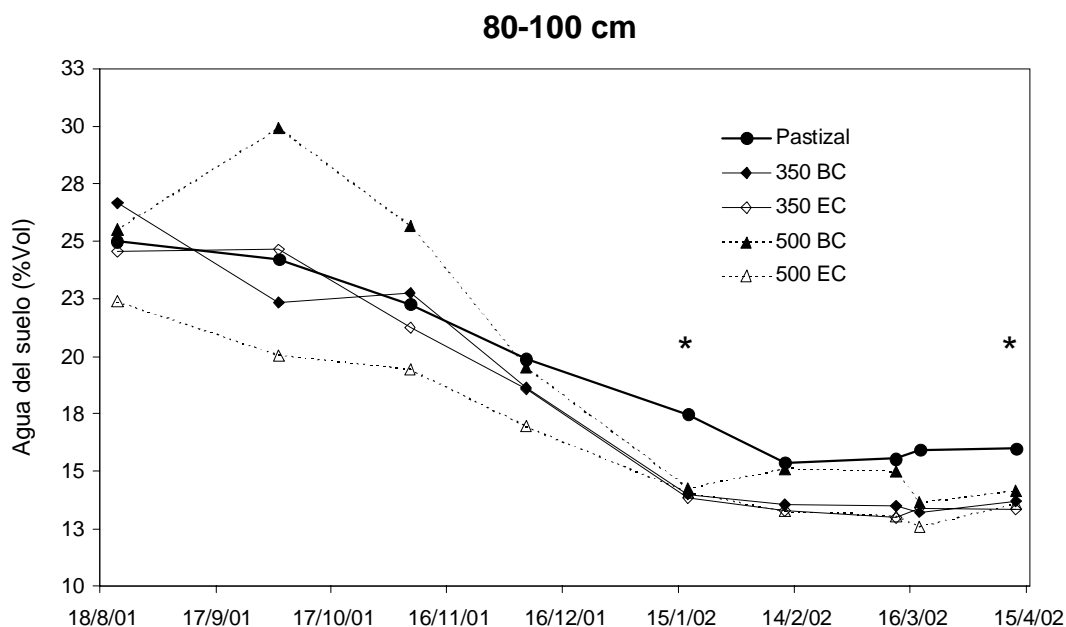


Figura 2.1.14. Promedios del contenido de agua a los 100-120 cm de profundidad de suelo, en los distintos tratamientos (n=5). Temporada 2001-2002. Con asteriscos se indican las fechas en las que hubo diferencias significativas entre algunos tratamientos (ANOVA, Tukey, $p < 0,05$, ver texto y tabla 2.1.4 para mayor detalle).

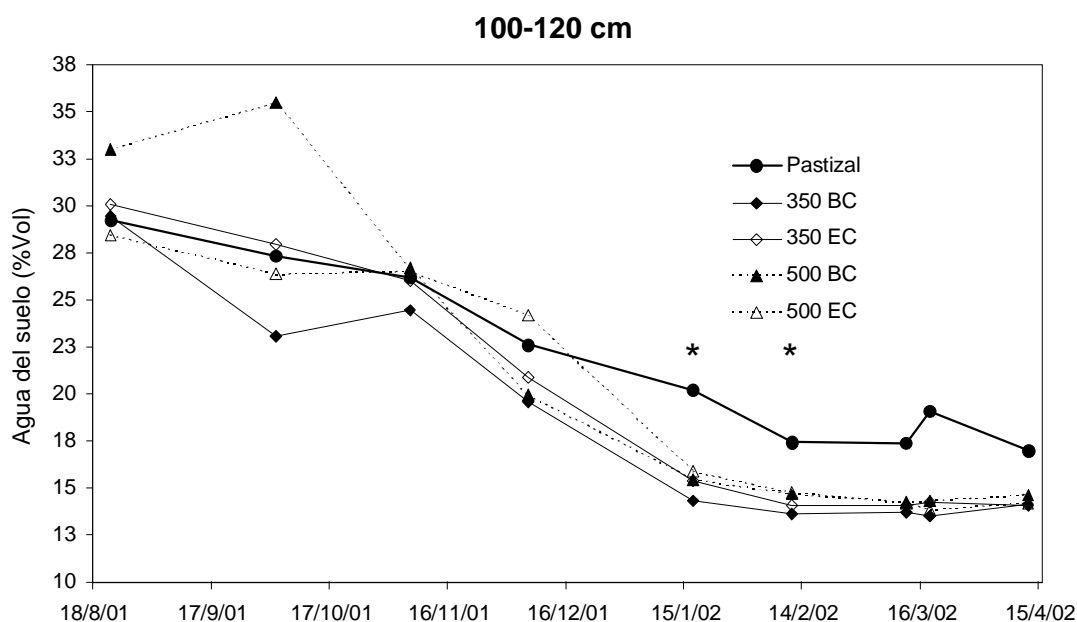
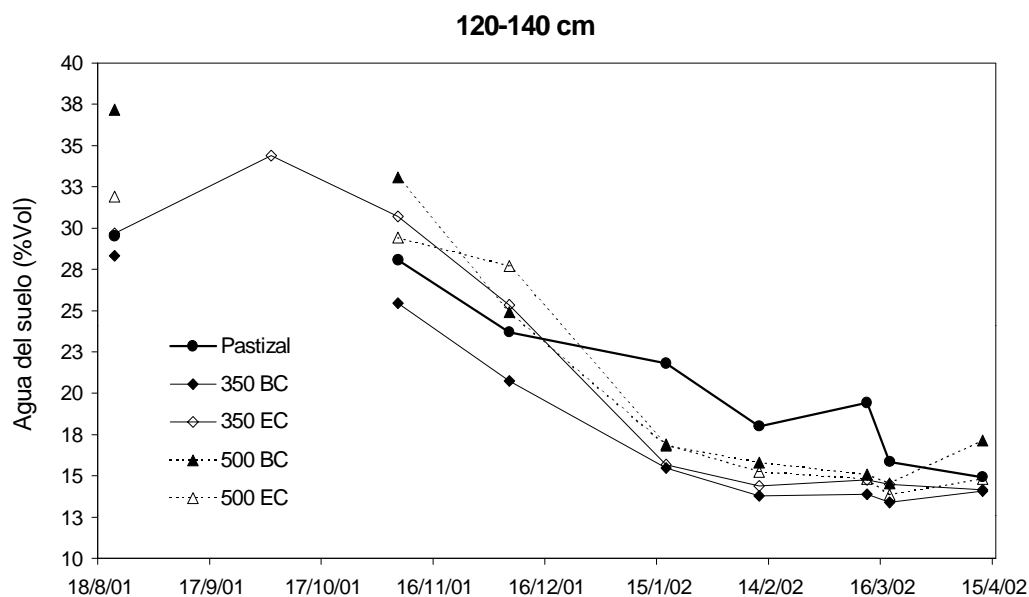


Figura 2.1.15. Promedios del contenido de agua a los 120-140 cm de profundidad de suelo, en los distintos tratamientos (n=5). Temporada 2001-2002. En el mes de octubre no se pudo medir el contenido de agua de suelo en algunos tratamientos (interrupción de las líneas en el gráfico) debido a fallas en el equipo de medición de TDR. En ninguna fecha se registraron diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA, $p > 0,05$).

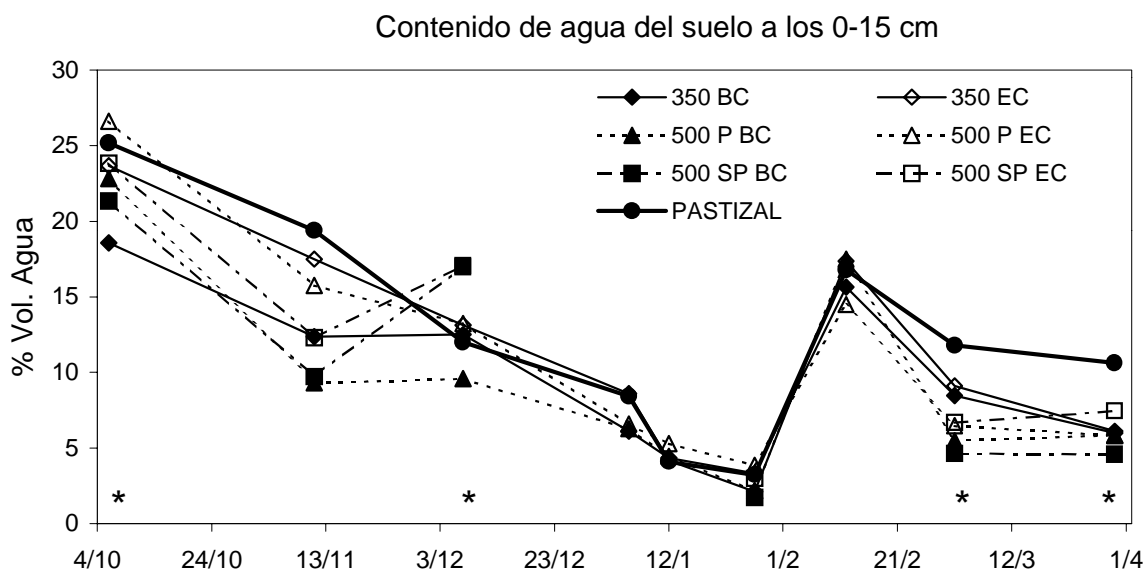


Contenido de agua del suelo en los 15 cm superficiales

Además de las mediciones de contenido de agua del suelo presentadas anteriormente, durante la temporada 1999-2000 se midió también esta variable en los 15 cm superficiales utilizando una sonda de TDR distinta. En este caso, se incluyó el tratamiento de 500 pinos ha¹ sin podar, en el cual no se habían instalado tubos fijos de TDR. Los resultados se presentan en la figura 2.1.16, en la que se puede apreciar que hubo diferencias significativas entre algunos tratamientos en los dos períodos en los que el contenido de agua de suelo fue relativamente alto: el 6/10 el tratamiento 350 BC se diferenció significativamente (Tukey, $p < 0,05$) del 500 EC, conteniendo el suelo de este último tratamiento más agua que el primero; el 7/12 el tratamiento 500 BC se diferenció (Tukey, $p < 0,05$) del 500 SP EC, conteniendo este último más agua que el tratamiento con menor cobertura relativa (el tratamiento 500 SP BC también se diferenció del 500 BC aunque el valor de p fue mayor: Tukey, $p = 0,07$); en ambas mediciones del mes de marzo, el pastizal se diferenció de los tratamientos 500 BC y 500 SP BC, en los cuales el suelo estuvo significativamente más seco que en el tratamiento sin cobertura arbórea (Tukey, $p < 0,05$). Estos resultados indican que en los meses de primavera-principios de verano, cuando aún el contenido de agua del suelo es relativamente alto (si bien viene descendiendo desde el mes de octubre), puede haber algunas diferencias entre tratamientos con alta cobertura arbórea. Estas diferencias en el contenido de agua del suelo podrían deberse a distintas magnitudes en la demanda evaporativa y/o en el consumo de agua por parte de la vegetación del sotobosque entre tratamientos. Sin embargo, con la información disponible no puede asegurarse la causa de estas diferencias. La medición de principios de diciembre llama la atención debido a que el contenido de agua del suelo desciende en casi todos los tratamientos, siguiendo con la tendencia que tenía desde el mes de octubre, pero en ambos tratamientos con mayor cobertura (500 SP BC y EC) el contenido de agua asciende. Si bien no se cuantificó la tasa de transpiración de la vegetación del sotobosque ni las tasas de evaporación del suelo, puede suponerse que en los tratamientos con menor cobertura la cantidad de agua en el suelo fue disminuyendo por estos procesos, mientras que en el tratamiento más denso el agua que pudo ingresar al sistema por las lluvias de noviembre no se consumió en la misma medida. Avalarían esta hipótesis el hecho de que en el sistema sin podar (500 SP BC y EC) sólo había unas pocas matas de *Festuca pallezensis*, las que a su vez estarían sometidas a bajas demandas evaporativas por los bajos niveles de radiación incidente en esos tratamientos (ver capítulo 2.2). Por otro lado, y tal como se había observado a partir de las mediciones de agua en el suelo a los 0-20 cm, se puede ver que el proceso de

intercepción de agua por parte de las copas de los pinos puede jugar un papel importante en la recarga del suelo luego de eventos de lluvia de poca magnitud como los del mes de marzo (ver apéndice con datos de precipitaciones al final del capítulo 3.1). En este sentido, un estudio realizado en una plantación adulta de *Pinus radiata* (Huber & Oyarzún, 1984) mostró que las precipitaciones con aportes inferiores a 20 mm, discontinuadas o de baja intensidad (del orden de los 3 mm/día) permiten intercepciones muy altas ya que la lluvia es retenida casi en su totalidad por las copas. Por el contrario, eventos de lluvia de más de 40 mm conllevan un porcentaje de intercepción menor al 10 % en la misma plantación (Huber & Oyarzún, 1984). En forma similar, en el presente trabajo puede observarse que el evento de lluvia de gran magnitud (de aproximadamente 60 mm) que cayó en el mes de febrero no produjo una recarga diferencial entre los distintos tratamientos, es decir, la intercepción no fue significativa. A profundidades mayores a 20 cm (ver figuras 2.1.3 y 2.1.4) tampoco se observó una recarga diferencial de agua en el pastizal. Esto explicaría por qué a principios de la primavera todos los perfiles se hallan igualmente recargados luego de las lluvias y nevadas de invierno. Los resultados presentados contrastan con los reportados para bosques densos de coníferas en los cuales la intercepción de las precipitaciones supera el 20% de las lluvias del sitio, alcanzando porcentajes de hasta el 39% de las precipitaciones caídas (Iroumé & Huber, 2002, y citas en él).

Figura 2.1.16. Contenido de agua del suelo a los 0-15 cm medido con una sonda de TDR de tipo tridente (temporada 1999-2000, n=3). Con asteriscos se indican las fechas en las que hubo diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA, $p < 0,05$, ver texto para mayor detalle). Las líneas correspondientes a los tratamientos 500 SP BC y EC se interrumpen debido a que en ellos no pudieron realizarse las mediciones del 5 y 12 de enero debido a fallas en el equipo de medición. BC=bajo copa; EC=entre copas; 350/500= número de pinos ha^{-1} ; P=pinos podados; SP=pinos sin podar.



Los resultados obtenidos en el presente trabajo indican que, más allá de las pérdidas de agua por evapotranspiración, y a diferencia del alto impacto que los bosques densos pueden tener sobre el ingreso de agua al sistema, los sistemas ralos como los estudiados sólo producen un retraso en la recarga de agua del suelo a principios de otoño pero no afectan la cantidad de agua de suelo presente al principio de la temporada de crecimiento.

Confirmando los resultados anteriores y la hipótesis acerca de la magnitud de la interceptación de agua durante las primeras lluvias de otoño, en la figura 2.1.17 se presenta el contenido de agua del suelo superficial antes y después de dos períodos de lluvias. Entre los registros de humedad de suelo del 18/2/02 y el 12/3/02 cayeron 59,5 mm, repartidos en 6 días con lluvias (en general, eventos de pequeña magnitud, Tabla 2.1.1), mientras que entre el 12 y el 18/3 cayeron 47,5 mm (Tabla 2.1.1). Los valores de contenido de humedad del suelo no sólo reflejan el aporte de agua por parte de las lluvias, sino que también integran el consumo de agua por las plantas, el drenaje hacia horizontes inferiores y la evaporación ocurrida en los días sin lluvia. Sin embargo, puede observarse una clara tendencia a un menor contenido de agua bajo las copas de los árboles en ambas densidades arbóreas (350 y 500 pinos ha⁻¹) en comparación con las situaciones “entre copas”, presentando todos menos agua que en el pastizal. Las únicas diferencias estadísticamente significativas se detectaron, sin embargo, sólo el 12/3 entre el pastizal y el tratamiento 350 BC (ANOVA; Test de Tukey, $p < 0,05$). El análisis de los datos del día 18/3 muestra que existen leves diferencias entre algunos tratamientos (ANOVA, $p = 0,047$), pero el Test de Tukey no detecta diferencias con un valor de p menor a 0,05 (tratamientos con mayores diferencias: Pastizal y 500 BC: $p = 0,069$).

Figura 2.1.17. Contenido de agua de suelo (promedios y desvíos standard) a los 0-20 cm de profundidad en los distintos tratamientos ($n=5$). Ensayo silvopastoril, Ea. Lemú Cuyen, Pcia. de Neuquén. EC= entre copas, BC= bajo copas. 350/500= número de pinos ha⁻¹. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA, $p < 0,05$)

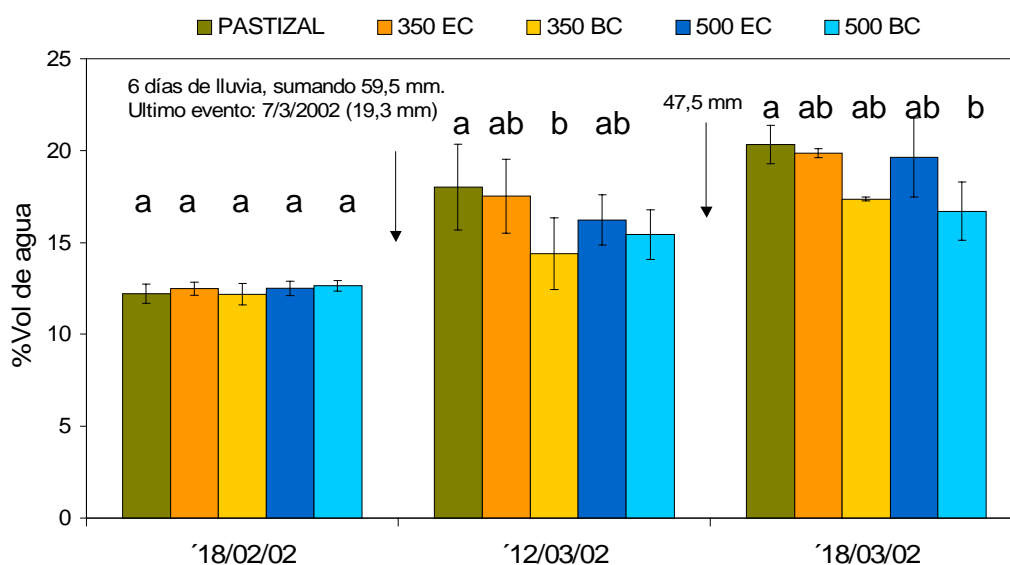


Tabla 2.1.1. Eventos de lluvia entre registros de contenido de agua de suelo, Ea. Lemú Cuyen, Pcia. de Neuquén, año 2002.

Fechas en las que se Registraron lluvias	Precipitación caída (en mm)
25/2	29,8
27/2	8,9
28/2	0,4
2/3	0,3
6/3	0,8
7/3	19,3
13/3	12,5
14/3	18
15/3	2,4
16/3	14,4
17/3	0,1
18/3	0,1

Conclusiones:

A los niveles de cobertura arbórea de los sistemas silvopastoriles estudiados, no hay diferencias en la recarga de agua del perfil de suelo entre tratamientos, excepto durante las primeras lluvias de otoño (si son de poca magnitud) y posiblemente en algún evento pequeño durante el verano. Tampoco existen diferencias significativas entre tratamientos en el contenido de agua en los niveles superiores del perfil de suelo (0-80 cm), explorados por los pastos, a lo largo de toda la temporada de crecimiento. Sin embargo, la magnitud de las diferencias en el contenido de agua en los niveles profundos del suelo entre temporadas (seca vs. húmeda), sugiere que si bien la cantidad de agua es la misma entre el pastizal y los tratamientos forestados, la disponibilidad para los pastos no lo es. Los árboles consumen agua de niveles superficiales de suelo, especialmente en los momentos en los que hay abundancia de este recurso. A su vez, la presencia de árboles modifica la demanda evaporativa para las especies del sotobosque, por lo que es esperable que los requerimientos de agua de las especies del sotobosque en los SSP sea menor que en el pastizal abierto. El balance de estos procesos será distinto de acuerdo a la densidad de raíces de ambas formas de vida, de la cantidad de agua en el perfil, y de la demanda evaporativa en el período en cuestión. De esta forma, es de esperarse que el balance sea positivo en algunos momentos y negativo en otros, siendo el potencial agua de la planta la variable que probablemente refleje el resultado neto de estas interacciones.

Referencias:

Belsky A.J. 1994. Influence of trees on savanna productivity: test of shade, nutrients and tree-grass competition. *Ecology* 75: 922-932.

Benzarti J. 1999. Temperature and water-use efficiency by lucerne (*Medicago sativa*) sheltered by a tree windbreak in Tunisia. *Agroforestry Systems* 43: 95-108.

Breshears D.D., Nyhan J.W., Heil C.E. & Wilcox B.P. 1998. Effects of woody plants on microclimate in a semiarid woodland: soil temperature and evaporation in canopy and intercanopy patches. *International Journal of Plant Science* 159(6): 1010-1017.

Calder I.R. 1996. Water use by forests at the plot and catchment scale. *Commonwealth Forestry Review* 75(1): 19-30.

De Montard F.X., Rapey H., Delpy R. & Massey P. 1999. Competition for light, water and nitrogen in an association of hazel (*Corylus avellana* L.) and cocksfoot (*Dactylis glomerata*). *Agroforestry Systems* 43: 135-150.

Eastham J., Rose C.W., Cameron D.M., Rance S.J., Talsma T. & Charles-Edwards D.A. 1990. Tree/pasture interactions at a range of tree densities in an agroforestry experiment. III. Water uptake in relation to soil hydraulic conductivity and rooting patterns. *Australian Journal of Agricultural Research* 41: 709-718.

Eastham J., Rose C.W., Charles-Edwards D.A., Cameron D.M. & Rance S.J. 1990. Planting density effects on water use efficiency of trees and pasture in an agroforestry experiment. *New Zealand Journal of Forestry Science* 20(1): 39-53.

Gyenge J.E., Fernández M.E. & Schlichter T.M. 2003. Water relations of ponderosa pines in Patagonia: implications for local water resources and individual growth. *Trees: Structure and Function*, en prensa.

Huber A.J. & Oyarzún C.O. 1984. Precipitación neta e intercepción en un bosque adulto de *Pinus radiata* (D. Don). *Bosque* (5) 1: 13-20.

Iroumé A. & Huber A. 2002. Comparison of interception losses in a broadleaved native forest and a *Pseudotsuga menziesii* (Douglas fir) plantation in the Andes Mountains of southern Chile. *Hydrological Processes* 16: 2347-2361.

Irvine J., Law B.E., Anthoni P.M. & Meinzer F.C. 2002. Water limitations to carbon exchange in old-growth and young ponderosa pine stands. *Tree Physiology* 22: 189-196.

- Jackson N.A. & Wallace J.S. 1999. Analysis of soil water dynamics in an agroforestry system based on detailed soil water records from time-domain reflectometry. *Hydrology and Earth System Sciences* 3(4): 517-527.
- Jackson N.A., Wallace J.S. & Ong C.K. 2000. Tree pruning a means of controlling water use in an agroforestry system in Kenya. *Forest Ecology and Management* 126: 133-148.
- Joffre R. & Rambal S. 1988. Soil water improvement by trees in the rangelands of Southern Spain. *Acta Oecologica Oecol. Plant.* 9(4): 405-422.
- Jones H.G. 1992. *Plants and Microclimate, a quantitative approach to Environmental Plant Physiology*. 2nd. Ed. Cambridge Univ. Press. 428 pp.
- Jones M., Sinclair F.L. & Grime V.L. 1998. Effects of tree species and crown pruning on root length and soil water content in semi-arid agroforestry. *Plant and Soil* 201: 197-207.
- Le Roux X. & Bariac T. 1998. Seasonal variations in soil, grass and shrub water status in a West African humid savanna. *Oecologia* 113: 456-466.
- Le Roux X., Bariac T. & Mariotti A. 1995. Spatial partitioning of the soil water resource between grass and shrub components in a West African humid savanna. *Oecologia* 104: 147-55.
- Ong C.K., Black C.R., Wallace J.S., Khan A.A.H., Lott J.E., Jackson N.A., Howard S.B. & Smith D.M. 2000. Productivity, microclimate and water use in *Grevillea robusta*-based agroforestry systems on hillslopes in semi-arid Kenya. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 80: 121-141.
- Oren R., Ewers B.E., Todd P., Phillips N. & Katul G. 1998. Water balance delineates the soil layer in which moisture affects canopy conductance. *Ecological Applications* 8(4): 990-1002.
- Oren R., Waring R.H., Stafford S.G. & Barrett J.W. 1987. Twenty-four years of ponderosa pine growth in relation to canopy leaf area and understorey competition. *For ci.* 33: 538-547.
- Oyarzún C.E., Huber A.W. & Vásquez S.G. 1984. Balance hídrico en tres plantaciones de *Pinus radiata*. I. Redistribución de las precipitaciones. *Bosque* 6(1): 3-14.
- Sala O.E., Golluscio R.A., Laurenroth W.K. & Soriano A. 1989. Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecologia* 81: 501-505.
- Scholes R.J. & Archer S.R. 1997. Tree-Grass interactions. *Annual Review Ecology and Systematics* 28: 517-544.
- Schroth G. 1999. A review of belowground interactions in agroforestry, focussing on mechanisms and management options. *Agroforestry Systems* 43(1-3): 5-34.

Vertessy R.A. & Bessard Y. 1999. Conversion of grasslands to plantations: anticipating the negative hydrologic effects. VI International Rangeland Congress Proceedings, Townsville Queensland, Australia (2): 679-683.

Wallace J.S., Jackson N.A. & Ong C.K. 1999. Modelling soil evaporation in an agroforestry system in Kenya. *Agricultural and Forest Meteorology* 94: 189-202.

Walter H. 1971. *Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation*. En: Burnet J.H. (Ed.) Oliver & Boyd, Edinburgh, UK, 237 pp.

APENDICE: Tabla 2.1.2. TEMPORADA 1999-2000: Contenido de agua del suelo (Promedio y Desvío Standard, en % Vol.) en los distintos tratamientos, fechas y profundidades de suelo. BC= bajo copa; EC= entre copa; cada valor es el promedio de 5 réplicas. Letras distintas indican que hay diferencias significativas entre tratamientos dentro de una misma profundidad de suelo y en una misma fecha (ANOVA, Tukey, $p < 0,05$). En las fechas y/o profundidades que no se presentan letras acompañando los promedios, no hubo diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA, $p > 0,05$).

Fecha	Profundidad (cm)	PASTIZAL		350 pinos ha ⁻¹ , BC		350 pinos ha ⁻¹ , EC		500 pinos ha ⁻¹ , BC		500 pinos ha ⁻¹ , EC	
		Promedio	DS	Promedio	DS	Promedio	DS	Promedio	DS	Promedio	DS
29/9/99	0-20	15.68	4.45	17.89	1.18	19.81	2.61	18.42	1.92	17.85	4.76
	20-40	20.04	4.85	20.67	1.69	23.46	4.04	20.98	3.41	22.20	3.99
	40-60	22.88	5.92	18.99	3.80	24.24	4.64	20.92	3.94	23.58	1.48
	60-80	22.74	8.34	20.61	3.11	23.91	4.74	20.73	3.83	22.49	2.45
	80-100	27.88	7.80	27.21	7.86	27.62	7.16	25.92	3.65	22.68	9.86
	100-120	42.40		31.90 a	11.08	36.78 b	8.06	37.50 b	5.12	40.05 b	1.77
	120-140			29.55	1.20	45.73	2.87	45.90	1.98	45.50	2.83
14/10/99	0-20	14.10	4.78	16.12	1.28	18.77	2.90	15.88	2.46	14.53	4.22
	20-40	19.26	5.09	18.28	2.14	23.02	1.83	18.22	4.03	18.40	3.99
	40-60	20.66	4.69	15.93	3.36	24.57	1.60	19.15	3.54	20.93	1.05
	60-80	19.39	7.41	16.38	4.26	24.78	1.76	20.25	1.70	21.63	0.06
	80-100	26.36	6.90	21.27	5.23	28.78	4.91	22.10	3.18	24.57	2.07
	100-120	35.85	5.16	28.00	9.05	42.15	2.90	38.15	4.60	36.50	
	120-140	37.90	6.51	25.50	1.13	46.60		42.80	2.12	44.90	
20/10/1999	0-20	13.98	4.64	13.65	2.02	16.64	2.14	15.07	2.68	15.06	3.19

	20-40	19.67	5.46	16.70	1.47	19.86	3.25	17.93	2.66	18.48	2.23
	40-60	19.18	4.20	16.73	3.39	20.73	2.68	18.36	2.03	19.59	0.51
	60-80	19.29	7.36	17.79	1.49	20.51	4.23	17.13	2.68	19.41	2.17
	80-100	25.47	7.39	21.36	3.05	24.01	5.59	21.18	2.05	19.48	5.83
	100-120	33.95	5.30	29.03	6.38	32.53	7.49	31.00	6.66	33.85	1.34
	120-140	36.55	4.60	29.98	7.52	36.55	9.31	39.70	1.97	40.45	3.04
10/11/1999	0-20	14.77	5.35	11.75	1.66	14.65	4.36	13.10	2.29	12.50	2.72
	20-40	17.40	4.50	14.71	1.55	15.98	4.30	14.60	2.57	14.74	2.45
	40-60	17.89	5.54	14.44	3.97	16.81	4.83	12.65	4.28	15.93	0.98
	60-80	18.17	6.26	15.07	2.04	18.09	3.88	14.62	2.14	15.97	2.47
	80-100	24.04	6.97	19.24	3.29	20.97	4.90	17.47	2.61	15.55	6.05
	100-120	31.40	2.83	25.20	4.84	28.13	7.55	24.93	5.98	24.80	2.69
	120-140	37.70		25.98	5.11	32.15	9.03	34.10	3.96	31.30	0.42
22/11/1999	0-20	11.47	5.44	7.80	1.63	8.80	2.19	8.11	1.27	8.54	1.82
	20-40	16.10	4.91	12.76	1.76	12.19	1.95	13.34	2.44	11.74	1.12
	40-60	17.44	4.56	13.25	3.86	15.91	3.45	14.20	2.29	14.28	2.09
	60-80	17.59	6.48	14.51	2.57	16.10	1.71	15.81	2.68	14.96	2.83
	80-100	23.70	7.29	17.91	2.91	20.22	2.65	18.10	1.68	14.96	7.02
	100-120	32.85	6.01	25.00	4.13	26.48	6.29	21.97	3.96	21.40	3.11
	120-140	32.10	5.37	25.73	5.80	31.93	4.81	30.10	3.70	27.05	0.35
06/12/1999	0-20	14.37	5.76	12.18	2.80	13.98	4.70	12.98	0.82	14.02	3.14
	20-40	16.36	6.79	11.27	2.92	14.16	4.97	11.53	1.03	12.47	1.10

	40-60	16.13	6.00	11.89	4.10	13.83	4.42	9.32	3.31	11.80	2.10
	60-80	16.82	6.66	13.18	3.72	15.13	4.06	11.15	1.14	12.51	2.03
	80-100	21.92 a	6.73	17.09 ab	4.50	18.22 ab	4.01	13.79 ab	2.76	12.61 b	4.12
	100-120	29.05	9.97	23.18	5.58	24.47	6.81	19.73	2.76	20.45	1.06
	120-140	39.00		18.20	3.11	28.80	6.93	24.47	0.38	24.25	1.63
05/01/2000	0-20	7.14	4.84	6.29	0.43	6.90	3.32	6.00	1.53	5.45	2.56
	20-40	8.61	5.71	7.47	1.32	7.73	3.54	6.83	1.14	7.10	2.38
	40-60	10.72	5.75	7.77	2.48	8.96	3.28	6.74	1.17	8.78	1.86
	60-80	12.41	7.34	9.36	1.60	8.97	2.30	7.35	0.77	8.54	1.75
	80-100	18.73 a	6.24	12.28 ab	3.40	12.78 ab	3.80	8.53 b	1.88	9.00 b	0.41
	100-120	26.45	7.14	15.68	4.23	16.80	7.19	12.53	2.11	14.13	3.38
	120-140	34.10		17.21	5.70	18.75	5.85	17.10	0.26	17.03	2.41
12/01/2000	0-20	5.63	3.48	4.20	0.62	3.38	2.62	4.39	1.37	3.91	1.83
	20-40	7.67	4.92	6.90	1.22	5.91	3.00	6.38	0.94	6.46	1.92
	40-60	10.17	5.43	6.56	2.58	7.47	2.75	5.82	1.92	7.66	1.52
	60-80	12.41	7.53	7.81	1.86	8.66	2.17	6.59	1.47	7.86	0.98
	80-100	17.96 a	6.50	10.39 b	3.09	11.94 ab	4.20	7.82 b	1.68	8.16 b	1.48
	100-120	24.10	4.95	13.55	5.70	16.60	7.57	11.53	1.60	11.75	1.34
	120-140	28.65	8.56	14.57	6.93	15.53	7.93	15.63	0.91	13.50	0.85
27/01/2000	0-20	2.31	1.54	2.80	0.51	3.09	1.73	2.50	0.80	2.95	1.07
	20-40	5.40	1.52	5.27	1.08	5.53	1.10	4.85	1.12	4.89	1.77
	40-60	7.49	3.60	5.65	1.85	5.83	2.36	5.11	1.18	5.97	1.16

	60-80	10.56	5.82	5.68	1.87	6.80	1.79	5.28	1.23	5.67	1.73
	80-100	16.72 a	5.18	7.69 b	2.29	8.70 b	3.01	6.43 b	1.26	6.70 b	1.66
	100-120	23.25 a	3.32	10.80 ab	4.26	12.33 b	5.36	10.00 b	1.97	8.90 b	0.42
	120-140	31.60		12.23	5.90	14.58	6.15	13.87	0.83	11.30	0.71
11/02/2000	0-20			13.64	5.34	18.17	5.90	15.90	3.30	15.60	4.94
	20-40			7.76	3.57	12.86	8.58	12.68	5.28	11.14	3.03
	40-60			5.24	1.26	8.26	6.86	6.88	2.21	6.00	1.15
	60-80			5.93	0.39	6.19	1.03	5.59	0.93	7.35	5.43
	80-100			7.73	2.08	7.55	1.25	6.14	0.63	8.68	4.73
	100-120			8.95	3.27	9.68	2.25	7.93	0.98	7.05	1.75
	120-140			10.30	5.12	10.95	3.98	9.65	2.60	9.83	0.50
21/02/2000	0-20	14.04	5.13	10.68	0.18	14.95		9.78	1.31	12.75	1.91
	20-40	14.80	5.91	7.55	1.06	14.00		7.35	0.14	13.50	0.85
	40-60	12.07	6.92	3.45	2.33	7.95		6.45	0.14	11.90	0.99
	60-80	11.64	7.15	3.75	1.63	6.75		6.20	0.64	6.70	0.42
	80-100	15.44	7.65	6.45	2.33	8.33	1.87	6.35	0.35	6.40	1.84
	100-120	20.10	6.65	10.10		15.00		9.95	2.05		
	120-140	23.70	7.21	9.80		15.30		12.10	1.56		
02/03/2000	0-20	9.41	4.26	6.75	1.26	8.71	2.56	5.69	0.93	5.81	0.73
	20-40	11.95 a	4.88	7.29 ab	1.76	10.36 ab	3.40	6.39 b	0.97	6.95 ab	0.33
	40-60	10.54	5.58	5.28	2.16	8.04	3.16	5.08	1.12	6.90	1.09
	60-80	10.85	6.10	5.91	1.48	7.20	1.68	4.98	1.60	6.04	1.13

	80-100	14.76 a	6.74	7.03 b	1.74	7.83 b	1.74	6.19 b	1.00	5.20 b	2.97
	100-120	18.70 a	6.65	8.73 b	2.89	10.10 ab	3.11	9.03 ab	1.85	8.75 ab	2.47
	120-140	23.25 a	7.85	9.70 ab	3.48	11.63 b	3.45	12.03 b	1.11	9.75 b	1.06
30/03/2000	0-20	10.97 a	5.86	5.68 ab	0.95	7.09 ab	2.70	4.55 b	0.92	5.90 ab	0.80
	20-40	11.19	6.53	5.26	0.96	6.69	2.40	5.21	0.63	6.05	0.78
	40-60	10.26	5.77	4.99	1.18	6.40	1.71	5.21	0.82	6.08	0.47
	60-80	10.80 a	5.64	5.63 ab	1.60	6.66 ab	1.19	5.07 b	1.33	5.53 ab	1.40
	80-100	14.37 a	5.79	6.86 b	1.14	7.37 ab	1.39	5.95 b	0.85	6.64 b	1.37
	100-120	17.65 a	6.29	7.90 b	1.07	8.78 ab	2.16	7.07 b	0.70	8.30 ab	1.35
	120-140	21.00	7.92	7.53	3.06	9.95	1.98	10.55	0.92	10.10	1.65
13/04/2000	0-20	10.61 a	6.07	4.97 ab	2.25	7.18 ab	3.40	3.58 b	0.75	5.88 ab	0.86
	20-40	9.55	7.84	4.58	1.60	5.53	2.35	4.53	0.88	5.05	0.60
	40-60	7.38	4.67	5.21	1.53	4.35	2.05	3.92	1.54	4.28	1.30
	60-80	9.87	6.72	5.57	0.55	5.10	1.20	4.08	1.58	5.15	0.53
	80-100	13.13 a	6.21	6.01 ab	1.14	5.89 ab	1.97	4.69 b	1.30	5.24 ab	1.55
	100-120	16.85	7.71	6.88	1.97	7.83	1.71	7.47	1.46	7.20	0.57
	120-140	19.35 a	6.72	7.95 b	3.04	9.20 b	1.87	10.27 ab	1.44	8.50 b	0.85
26/04/2000	0-20	16.60	5.97	9.60	2.03	12.78	3.88	9.92	1.32	13.77	4.27
	20-40	13.83	9.90	5.69	0.99	7.08	1.43	5.76	1.44	7.03	1.94
	40-60	11.28	8.34	4.95	1.57	6.49	1.11	5.31	1.03	5.73	0.59
	60-80	11.63	7.28	6.41	0.72	6.55	1.24	5.63	0.56	5.63	0.97
	80-100	14.55 a	6.56	7.03 b	0.73	6.72 b	1.79	6.03 b	0.82	6.33 b	1.23

100-120	17.00 a	7.50	7.72 b	1.03	8.28 b	1.20	8.23 b	1.17	7.75 b	0.35
120-140	19.55 a	8.41	8.12 b	1.41	9.77 b	0.51	10.33 ab	0.81	8.70 b	0.42

APENDICE: Tabla 2.1.3. TEMPORADA 2000-2001: Contenido de agua del suelo (Promedio y Desvío Standard, en % Vol.) en los distintos tratamientos, fechas y profundidades de suelo. BC= bajo copa; EC= entre copa; cada valor es el promedio de 5 réplicas. Letras distintas indican que hay diferencias significativas entre tratamientos dentro de una misma profundidad de suelo y en una misma fecha (ANOVA, Tukey, $p < 0,05$). En las fechas y/o profundidades que no se presentan letras acompañando los promedios, no hubo diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA, $p > 0,05$).

Fecha	Profundidad (cm)	PASTIZAL		350 pinos ha ⁻¹ , BC		350 pinos ha ⁻¹ , EC		500 pinos ha ⁻¹ , BC		500 pinos ha ⁻¹ , EC	
		Promedio	DS	Promedio	DS	Promedio	DS	Promedio	DS	Promedio	DS
29/9/00	0-20	19.51	2.99	20.29	1.09	20.53	2.02	18.30	3.12	18.48	4.58
	20-40	23.05	2.96	21.38	1.67	22.41	2.60	19.05	5.15	20.51	4.68
	40-60	22.21	4.32	21.81	2.10	22.59	3.06	19.99	4.64	22.64	2.26
	60-80	22.87	4.34	23.48	1.53	24.27	2.62	23.35	1.36	22.93	2.31
	80-100	26.60	4.47	26.59	2.37	28.03	5.85	26.02	1.97	26.71	10.91
	100-120	30.69	3.53	28.36	6.77	30.37	7.27	33.64	6.18	32.97	6.35
	120-140	31.76	8.91	30.76	8.21	37.85	13.08	32.44	7.15	35.73	3.35
17/10/00	0-20	19.38	2.70	18.82	3.70	20.13	1.32	19.15	1.75	20.41	2.34
	20-40	23.33	2.94	19.61	4.07	22.22	3.05	20.76	3.55	22.07	3.40
	40-60	22.54	2.92	22.20	3.10	22.97	2.32	21.55	3.80	23.36	3.83
	60-80	22.73	4.65	23.26	1.70	23.60	2.97	23.57	1.75	22.44	2.05
	80-100	26.28	4.61	27.01	3.21	26.35	5.17	25.62	2.21	26.30	11.37
	100-120	29.88	5.43	29.69	5.73	32.67	6.18	32.31	4.01	33.01	6.49
	120-140	30.90	7.49	28.33	6.32	35.07	12.47	34.31	5.70	37.58	1.04

24/10/00	0-20	17.68	2.38	16.95	3.34	20.49	2.91	17.47	1.45	18.66	2.63
	20-40	20.61	2.27	18.88	3.29	20.70	2.30	19.39	3.02	20.83	1.59
	40-60	21.02	2.52	20.11	1.77	20.50	3.00	20.77	2.25	21.66	1.69
	60-80	20.70	4.03	20.86	1.89	22.49	1.90	22.21	1.07	21.38	2.66
	80-100	26.15	2.96	23.86	2.06	25.07	4.23	24.97	2.25	24.00	6.12
	100-120	27.98	4.54	26.92	5.51	33.85	3.63	30.02	4.19	33.82	2.69
	120-140	30.52	8.40	28.16	6.45	28.95	5.86	33.52	5.07	35.71	1.46
8/11/00	0-20	16.37	2.21	16.90	1.06	16.91	1.87	15.21	1.28	15.14	1.58
	20-40	18.72	2.01	17.22	2.58	18.38	1.68	16.10	1.50	17.60	1.19
	40-60	18.60	2.61	18.98	1.72	18.32	1.98	17.76	1.36	17.47	1.54
	60-80	19.60	3.40	20.73	1.76	20.28	1.56	19.08	1.72	19.15	2.27
	80-100	22.39	3.10	22.65	2.10	22.39	3.22	20.41	2.47	22.01	5.27
	100-120	25.38	3.52	24.54	4.62	26.24	4.90	24.28	3.66	24.64	4.94
	120-140	26.09	5.60	24.84	5.24	25.50	3.55	26.60	5.25	28.06	1.65
23/11/00	0-20	17.95	2.70	17.38	1.38	18.37	2.67	16.98	1.52	18.17	1.63
	20-40	20.35	2.35	19.01	0.80	19.57	2.45	17.99	1.63	19.39	1.66
	40-60	19.90	2.41	18.50	1.68	19.54	2.78	16.79	2.91	18.80	1.16
	60-80	20.85	3.76	19.35	1.91	20.52	1.87	17.97	2.15	19.07	0.83
	80-100	23.36	3.48	20.99	2.43	21.48	2.80	18.87	2.14	18.87	3.00
	100-120	26.54	3.39	22.04	3.57	24.63	4.06	22.03	2.44	24.61	3.12
	120-140	26.49	6.25	22.69	4.96	24.40	4.05	24.07	1.64	27.57	3.15
19/12/00	0-20	13.54	1.32	13.73	0.51	13.94	0.78	13.72	0.65	14.00	0.72

	20-40	15.90	1.90	14.74	1.40	15.43	1.39	14.89	0.47	15.17	0.64
	40-60	16.60	2.57	16.17	1.51	15.92	1.86	14.74	0.94	15.47	0.90
	60-80	18.17	2.85	17.49	1.85	17.79	1.43	15.97	0.59	16.11	0.49
	80-100	20.35	3.21	19.35	1.35	18.85	1.93	16.77	1.51	16.50	2.37
	100-120	22.75	5.03	20.75	2.76	21.93	2.40	20.68	1.54	21.67	0.20
	120-140	24.24	7.89	21.44	3.89	23.03	3.87	23.70	0.78	23.92	0.78
12/1/01	0-20	16.29	1.77	15.55	2.16	18.46	3.52	16.07	1.83	15.79	0.81
	20-40	17.15	3.37	14.02	1.46	17.73	4.05	14.51	0.97	16.20	1.96
	40-60	16.54	2.67	14.40	1.03	15.66	2.54	13.14	0.79	14.55	1.34
	60-80	16.93 a	3.13	15.30 ab	1.43	15.54 ab	1.32	13.59 b	0.70	13.62 b	0.62
	80-100	19.06 a	3.51	16.25 ab	1.28	16.03 ab	1.42	13.82 b	1.20	13.45 b	1.73
	100-120	21.04 a	1.96	17.54 ab	2.97	17.96 ab	1.54	15.72 b	1.26	18.10 ab	2.18
	120-140	21.80	3.80	18.38	3.68	19.01	2.82	17.79	1.37	19.02	1.79
24/1/01	0-20	12.82	1.55	12.54	1.72	14.11	1.85	12.91	1.04	13.45	0.78
	20-40	14.57	1.66	13.16	1.39	14.51	1.93	13.33	1.38	14.24	0.87
	40-60	14.80	1.74	13.60	1.04	14.49	1.77	12.69	1.48	13.69	1.11
	60-80	15.69	2.13	14.32	1.67	14.25	1.56	13.01	1.29	13.44	0.78
	80-100	17.43 a	2.46	15.14 ab	1.63	14.97 ab	2.11	13.42 b	1.68	13.23 b	1.50
	100-120	18.91	2.25	15.80	2.89	16.18	3.17	16.15	1.91	14.93	1.20
	120-140	19.16	4.17	17.09	3.78	17.18	3.48	17.56	1.22	15.50	0.85
6/2/01	0-20	14.98	2.20	14.37	2.01	16.26	2.45	13.69	0.78	14.17	1.32
	20-40	15.80	2.40	14.14	1.46	16.53	2.88	13.30	0.85	14.31	1.70

	40-60	14.88	1.74	13.76	0.79	14.68	2.43	12.26	0.63	13.19	1.35
	60-80	14.96	2.33	13.98	0.75	13.92	1.45	12.26	0.46	12.38	1.14
	80-100	16.35	2.89	14.51	1.16	14.50	1.52	12.57	1.23	13.69	1.27
	100-120	17.91	3.22	14.84	1.65	15.71	2.85	13.51	1.29	13.39	1.30
	120-140	17.87	4.60	15.53	2.16	15.84	2.45	14.48	1.00	13.92	1.66
20/2/01	0-20	12.09	0.91	12.88	0.51	12.91	0.52	12.25	1.07	11.96	0.97
	20-40	13.33	0.99	13.28	0.75	13.45	0.65	12.70	0.97	12.49	0.68
	40-60	13.58	1.16	13.03	0.65	13.25	0.36	12.36	1.05	12.58	0.86
	60-80	13.75	1.92	13.07	0.63	12.92	0.72	12.51	0.52	12.48	0.55
	80-100	14.96	1.75	13.40	0.79	13.47	1.20	12.76	0.78	13.03	2.38
	100-120	16.19	1.74	14.22	1.51	15.37	1.92	13.82	1.09	14.01	0.42
	120-140	16.57	3.22	14.79	1.61	16.97	2.98	15.06	1.57	14.38	0.36
6/3/01	0-20	13.02	0.78	12.61	0.59	12.77	1.15	12.61	0.44	12.86	0.49
	20-40	14.39	0.98	12.64	1.02	13.20	1.24	12.95	0.49	13.31	0.30
	40-60	15.29 a	1.63	13.05 b	0.63	13.37 b	1.17	13.27 b	0.26	13.28 b	0.48
	60-80	16.31 a	2.43	13.59 b	0.66	13.39 b	0.98	13.10 b	0.78	13.33 b	0.51
	80-100	17.71 a	2.39	13.81 b	0.66	13.67 b	0.90	13.53 b	1.36	13.78 b	1.90
	100-120	19.93 a	2.89	13.80 b	1.07	14.57 b	1.74	14.87 b	0.79	13.87 b	1.01
	120-140	21.02 a	4.34	14.28 b	1.09	15.57 b	1.54	16.12 ab	0.55	14.49 ab	1.43
15/3/01	0-20	17.51	1.94	15.79	0.92	15.74	2.36	16.82	1.23	16.28	0.83
	20-40	17.12	2.22	13.89	0.68	15.64	2.66	14.93	1.44	14.88	1.84
	40-60	15.54 a	1.55	12.77 b	0.27	13.46 b	1.37	13.09 b	0.44	12.97 b	0.97

	60-80	15.76 a	2.35	13.06 b	0.36	12.68 ab	0.90	13.10 b	0.62	13.64 b	2.15
	80-100	17.97 a	2.58	13.33 b	0.56	12.86 b	1.24	13.27 b	0.50	13.11 b	0.66
	100-120	19.66 a	3.10	13.26 b	0.95	13.87 b	1.85	14.97 b	0.97	14.17 b	0.52
	120-140	19.62 a	4.15	13.05 b	0.97	14.12 b	1.44	16.27 ab	0.61	14.10 ab	1.20
4/4/01	0-20	15.62	1.68	13.35	0.69	14.18	1.39	13.64	0.69	13.51	0.70
	20-40	16.29 a	2.28	13.08 b	0.33	13.99 ab	1.75	13.52 b	0.38	13.49 b	0.63
	40-60	15.71 a	1.80	12.85 b	0.27	14.16 ab	1.71	12.66 b	1.39	13.37 ab	0.38
	60-80	16.12 a	2.58	13.23 b	0.32	12.97 b	1.01	13.40 b	0.49	13.21 b	0.43
	80-100	17.37 a	2.98	13.48 b	0.46	13.15 b	1.27	13.52 b	0.52	13.02 b	0.92
	100-120	19.26 a	3.03	13.74 b	0.65	14.14 b	1.12	14.52 b	0.87	13.46 b	0.55
	120-140	20.16 a	3.80	14.02 b	0.26	14.38 b	0.87	15.37 ab	0.37	13.82 b	0.68
2/5/01	0-20	16.59	2.16	14.05	0.88	15.47	2.47	14.68	0.54	14.71	1.13
	20-40	16.93 a	2.59	12.76 b	0.81	13.77 b	2.22	13.48 b	0.30	13.50 b	0.81
	40-60	15.47 a	1.61	12.22 b	1.27	12.91 ab	2.08	12.58 ab	1.83	12.70 ab	1.61
	60-80	15.55	2.47	12.63	0.94	13.05	1.07	12.84	1.83	12.47	1.70
	80-100	16.42 a	2.97	12.83 ab	1.08	12.90 ab	1.24	13.00 ab	1.76	11.95 b	2.26
	100-120	17.93 a	4.33	12.48 b	0.91	13.12 ab	1.12	14.63 ab	0.48	14.10 ab	0.88
	120-140	17.87	4.71	12.36	1.08	13.61	0.64	15.58	0.30	14.65	0.68

APENDICE: Tabla 2.1.4. TEMPORADA 2001-2002: Contenido de agua del suelo (Promedio y Desvío Standard, en % Vol.) en los distintos tratamientos, fechas y profundidades de suelo. BC= bajo copa; EC= entre copa; cada valor es el promedio de 5 réplicas. Letras distintas indican que hay diferencias significativas entre tratamientos dentro de una misma profundidad de suelo y en una misma fecha (ANOVA, Tukey, $p < 0,05$). En las fechas y/o profundidades que no se presentan letras acompañando los promedios, no hubo diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA, $p > 0,05$).

Fecha	Profundidad (en cm)	PASTIZAL		350 pinos ha ⁻¹ , BC		350 pinos ha ⁻¹ , EC		500 pinos ha ⁻¹ , BC		500 pinos ha ⁻¹ , EC	
		Promedio	DS	Promedio	DS	Promedio	DS	Promedio	DS	Promedio	DS
22/08/2001	0-20	19.55	2.48	18.86	3.91	21.75	1.47	21.05	1.37	21.97	3.58
	20-40	21.98	2.91	20.33	3.13	23.08	0.98	22.37	1.93	22.52	2.31
	40-60	20.70	3.52	22.00	2.53	22.21	2.45	21.30	4.12	22.25	1.93
	60-80	21.82	4.24	23.74	1.96	23.31	2.20	22.94	2.43	22.66	1.45
	80-100	25.02	4.59	26.70	4.60	24.57	4.64	25.49	3.52	22.38	4.17
	100-120	29.22	5.00	29.46	7.09	30.02	4.89	32.99	2.88	28.42	3.51
	120-140	29.53	8.81	28.34	6.57	29.70	5.69	37.18	1.26	31.90	5.43
03/10/2001	0-20	19.96	2.51	18.51	3.81	21.04	0.95	21.07	1.51	21.20	3.72
	20-40	22.86	2.31	20.95	1.38	22.04	2.38	21.94	0.63	22.39	3.26
	40-60	22.01	3.78	23.08	0.85	21.42	3.64	18.81	3.27	21.24	3.48
	60-80	22.42	4.28	21.19	1.66	22.51	4.01	22.04	1.50	22.49	0.21
	80-100	24.23	4.03	22.34	2.02	24.63	3.50	29.96	12.06	20.04	5.59
	100-120	27.29	6.12	23.03	6.30	27.90	6.14	35.46		26.36	
	120-140					34.40					

06/11/2001	0-20	15.90	1.55	14.55	2.22	16.67	1.51	15.60	1.51	16.51	1.49
	20-40	18.50	1.86	16.84	2.20	18.40	1.36	17.80	1.19	18.28	1.20
	40-60	18.49	2.14	18.53	1.88	18.73	2.00	17.41	2.28	18.36	1.16
	60-80	19.33	3.39	20.35	1.76	20.35	1.49	19.44	1.49	19.46	0.68
	80-100	22.27	3.36	22.73	2.04	21.25	2.45	25.67	7.23	19.45	3.40
	100-120	26.19	4.27	24.41	4.24	25.99	3.19	26.65	3.41	26.49	3.77
	120-140	28.07	7.41	25.45	5.73	30.72	9.53	33.07	2.02	29.44	4.75
06/12/2001	0-20	13.37	0.60	12.94	1.70	14.01	0.94	13.78	0.52	13.62	0.75
	20-40	15.61	1.08	14.58	0.93	15.10	1.20	14.70	0.77	14.83	0.92
	40-60	16.78	1.69	15.06	1.60	15.81	1.89	14.63	1.08	15.84	1.12
	60-80	17.91	2.38	16.97	0.54	17.43	2.01	16.66	0.70	16.78	1.39
	80-100	19.87	2.64	18.64	1.01	18.58	2.41	19.55	5.18	16.95	2.53
	100-120	22.60	3.01	19.57	2.88	20.85	2.77	19.92	1.01	24.17	0.68
	120-140	23.69	6.04	20.76	3.39	25.33	10.33	24.93	2.28	27.71	0.23
17/01/2002	0-20	12.79	0.69	12.26	1.34	13.01	0.45	12.85	0.41	13.06	0.62
	20-40	13.37	0.63	12.69	0.71	13.29	0.44	13.25	0.42	13.33	0.35
	40-60	14.02	1.22	13.14	0.40	13.29	0.85	13.12	0.63	13.32	0.65
	60-80	15.31	2.39	13.71	0.32	13.65	0.76	13.68	0.14	13.56	0.38
	80-100	17.48 a	2.46	14.01 b	0.28	13.86 b	1.11	14.25 b	1.05	14.09 b	2.10
	100-120	20.18 a	3.18	14.29 b	1.14	15.35 b	1.44	15.43 b	0.65	15.83 ab	0.13
	120-140	21.80	4.58	15.46	1.56	15.67	1.73	16.84	1.01	16.88	0.59
11/02/2002	0-20	11.85	0.54	11.73	1.16	12.56	0.39	12.60	0.30	12.59	0.22

	20-40	12.82	0.25	12.43	0.59	13.02	0.50	13.06	0.38	13.09	0.08
	40-60	13.15	0.57	12.87	0.57	12.93	0.88	12.68	1.06	13.08	0.71
	60-80	13.86	1.56	13.43	0.32	13.25	0.65	13.40	0.21	13.29	0.42
	80-100	15.37 a	2.42	13.55 b	0.15	13.30 ab	0.91	15.12 ab	3.64	13.25 ab	1.11
	100-120	17.41	3.41	13.62	0.70	14.02	0.51	14.64	0.39	14.74	0.55
	120-140	18.00	4.16	13.78	1.25	14.37	1.04	15.81	0.52	15.25	0.81
12/03/2002	0-20	18.01 a	2.33	14.39 b	1.96	17.53 ab	2.01	15.42 ab	1.35	16.23 ab	1.37
	20-40	17.29 a	2.45	13.21 b	0.79	15.06 ab	1.46	13.48 b	0.14	14.29 b	1.04
	40-60	14.38	1.10	13.00	0.47	12.71	1.48	12.82	0.41	13.54	0.51
	60-80	14.17	1.26	13.31	0.18	13.08	0.68	13.30	0.13	13.17	0.36
	80-100	15.54	2.33	13.49	0.21	12.96	1.15	14.99	3.77	13.05	0.62
	100-120	17.39	4.06	13.68	0.63	14.02	0.22	14.20	0.50	14.17	0.07
	120-140	19.40	7.20	13.87	0.64	14.75	0.39	15.06	0.41	14.79	0.55
18/03/2002	0-20	20.32 a	1.04	17.37 ab	0.10	19.86 ab	0.24	16.70 b	1.58	19.62 ab	2.16
	20-40	22.94 a	1.86	14.20 b	0.83	18.89 ab	3.11	15.43 b	1.91	18.55 ab	3.81
	40-60	19.86 a	1.67	12.32 b	0.76	14.22 ab	2.21	12.23 b	0.51	15.22 ab	3.45
	60-80	16.11 a	0.92	12.96 b	0.24	13.22 b	0.37	12.67 b	0.32	12.79 b	0.63
	80-100	15.91	3.01	13.22	0.28	13.40	0.05	13.63	0.89	12.57	1.60
	100-120	19.07	5.95	13.48	0.13	14.24	0.16	14.28	0.33	13.80	
	120-140	15.83		13.39	0.52	14.49		14.55	1.13	13.85	
12/04/2002	0-20	18.86 ab	2.19	15.39 a	2.72	19.48 b	2.27	16.22 ab	1.13	17.69 ab	2.12
	20-40	20.60 a	2.62	13.68 b	1.21	19.18 a	2.37	14.31 b	0.29	15.24 b	2.17

40-60	17.94 a	2.57	13.80 ab	1.89	16.08 ab	4.10	13.05 b	1.07	13.76 ab	0.95
60-80	15.76	2.42	13.56	0.48	13.95	1.68	13.51	0.29	13.39	0.86
80-100	15.98 a	2.48	13.69 ab	0.28	13.33 b	0.86	14.17 ab	0.61	13.59 ab	0.96
100-120	16.96	4.42	14.11	0.32	14.02	0.36	14.61	0.57	14.19	0.62
120-140	14.92	1.22	14.06	0.99	14.15	0.52	17.13	2.78	14.79	0.49

2.1.2. ASCENSO HIDRAULICO

Introducción:

El contenido de agua del suelo bajo distintos niveles de cobertura arbórea depende principalmente del comportamiento de los distintos componentes del balance hídrico en cada lugar, es decir, de la cantidad de agua que ingresa al sistema por las precipitaciones, y la que sale del mismo por los procesos de percolación profunda, escurrimiento superficial y/o evapotranspiración (e.g. Waring & Running, 1998). A su vez, el ingreso de agua al suelo se ve afectado por el proceso de interceptación. Este fenómeno consiste en la evaporación luego o durante un evento de lluvia, del agua que queda depositada en las hojas, y tiene distintas magnitudes de acuerdo a la forma de la copa, al área foliar y disposición de las hojas, y al tipo de evento de precipitación (e.g. Oyarzún et al., 1984). A través de la cuantificación de los mencionados componentes del balance hídrico se ha estimado tradicionalmente el cambio en el contenido de agua del suelo, y por lo tanto, la disponibilidad de agua para la vegetación. Sin embargo, desde hace algunos años, se ha observado la existencia de un fenómeno de aporte de agua adicional por parte de algunas especies de plantas. Este fenómeno de “ascenso hidráulico” (AH, denominado así por Richards & Caldwell en 1987) fue inicialmente propuesto para explicar el relativamente buen estado hídrico de *Prosopis tamarugo* y del suelo superficial en el desierto de Atacama a pesar de que no existían aportes de agua por precipitaciones (Mooney et al., 1980). Posteriormente, este fenómeno se documentó para la especie arbustiva *Artemisia tridentata* (Richards & Caldwell, 1987), y en los años sucesivos para varias otras especies, tanto arbustivas como arbóreas y herbáceas (Caldwell et al., 1998 y citas en él). La característica común en todos los casos es que la especie que asciende agua desde zonas profundas tiene también raíces en contacto con porciones del suelo más secas como el suelo superficial. Asimismo se ha documentado el fenómeno inverso, es decir, la redistribución de agua desde el suelo superficial húmedo hacia zonas profundas más secas (Schulze et al., 1998). La pérdida de agua desde la raíz hacia el suelo se da por diferencias de potencial agua entre ambos, y debido a ello, en general este proceso se ha detectado de noche cuando la planta cierra sus estomas (e.g. Caldwell et al., 1991). De todas maneras, en teoría este proceso podría ocurrir en cualquier momento del día siempre que el potencial agua del suelo sea más negativo que el de la planta, es decir, siempre que haya un gradiente de potencial a través del cual el agua se moverá en un sentido u otro. El valor adaptativo de

esta estrategia residiría en que la planta que asciende agua, la deposita en superficie donde tiene mayor proporción de raíces, y al día siguiente, cuando aumenta la demanda evaporativa, consume primero esta agua que es más rápidamente obtenible en comparación con el agua profunda. Caldwell & Richards (1989) mostraron que la supresión experimental del fenómeno de AH, redujo de un 25 a un 50% la transpiración de *A. tridentata*, indicando que el agua ascendida hidráulicamente puede constituir un porcentaje muy alto del agua transpirada por la planta. Además de los posibles beneficios para la planta en sí, existen potenciales ventajas para plantas vecinas con sistemas radicales someros, las cuales podrían utilizar este recurso. Mediciones de composición isotópica del agua realizadas por Dawson (1993) en una comunidad vegetal donde *Acer saccharum* asciende agua, indicaron que son varias las especies capaces de parasitar y aprovechar esta agua profunda, aunque no todas las especies del sotobosque la usan en la misma proporción. Asimismo, otros estudios han mostrado que matas de *Agropyron desertorum* también aprovechan el agua ascendida por individuos de *A. tridentata* vecinos. Estos resultados indican que este fenómeno podría ser bastante común en la naturaleza y por lo tanto tener importantes impactos sobre el funcionamiento de los ecosistemas.

En el caso de sistemas silvopastoriles con pino ponderosa en la Patagonia, podría llegar a ocurrir el fenómeno de ascenso hidráulico debido a que esta especie arbórea posee un sistema radical profundo (e.g. Ryan et al., 2000) y a la vez, raíces someras (observación personal). Debido a las condiciones semiáridas en esta región, durante el verano normalmente ocurren períodos en los cuales los niveles superficiales del suelo presentan importantes déficits hídricos mientras que los horizontes profundos poseen mayor contenido de agua (ver capítulo 2.1.1). Al momento de planificar y realizar las mediciones presentadas en este trabajo, no se había descrito la capacidad de esta especie de desarrollar el proceso de ascenso hidráulico. Sin embargo, resultados de Irvine et al. (2002) sugirieron que los pinos podrían estar ascendiendo agua desde niveles profundos del suelo, y más recientemente, el fenómeno fue efectivamente documentado para pinos ponderosa de bosques nativos por Brooks et al. (2002). Los primeros autores sugirieron este proceso para explicar el mantenimiento de la respiración del suelo a lo largo de la estación seca en un bosque de EEUU, en el que el agua ascendida hidráulicamente por los pinos mantendría vivas las raíces superficiales y la flora microbiana asociada. Por lo expuesto, y debido a que el fenómeno de ascenso hidráulico podría tener importantes implicancias en las interacciones entre pinos y pastos, el objetivo de esta parte del estudio fue determinar si existe este fenómeno en los sistemas silvopastoriles del N.O. de la Patagonia.

Materiales y métodos:

A fin de determinar si existe el fenómeno de ascenso hidráulico en los sistemas silvopastoriles basados en pino ponderosa, se llevaron a cabo dos tipos de mediciones: potencial agua del suelo con microvoltímetro y flujo de savia de raíces de pino.

Potencial agua del suelo:

Durante el mes de febrero de 2002, se instalaron 20 sensores nuevos de un microvoltímetro Wescor (modelo HR-33T Dew Point Microvoltmeter, EEUU) en distintas posiciones dentro del sistema silvopastoril más denso (500 pinos podados ha⁻¹) y en una zona sin influencia de raíces de pino. Los sensores consistieron en termocuplas insertas dentro de una cápsula, siendo utilizado el método de Punto de Rocío para la determinación del potencial agua del suelo (ver más adelante). Se instalaron 5 sensores a 10 cm de la base del tronco de un pino (cada sensor en un pino distinto), 5 sensores a 50 cm de la base del tronco de un pino (también cada sensor en un árbol diferente), y 5 sensores en la distancia media entre dos hileras de pino (aproximadamente a 2 metros de la base de los troncos). Los 5 sensores restantes se colocaron alrededor de un grupo de matas de gran tamaño de *Festuca pallescens*, donde no llegaban raíces de pino (para mayor seguridad, previamente a las mediciones se realizaron cortes en el suelo con una pala rodeando el sector, a 1 m aproximadamente por fuera de las matas de *F. pallescens*). Todos los sensores fueron instalados a una profundidad de suelo de 20 cm con su eje paralelo a la superficie para disminuir los gradientes térmicos a lo largo del sensor (Briscoe, 1984). Se dejó que transcurriera el tiempo de equilibrio necesario (4 días), y se midió el potencial agua del suelo cada dos horas durante 24 hs. Las mismas lecturas se repitieron una semana después. También se registró la temperatura de suelo previamente a cada medición de potencial agua. Las mediciones fueron realizadas tal como se indica en el manual de uso del microvoltímetro Wescor HR 33T (Dew Point Microvoltmeter Instruction/Service Manual). Sintéticamente, el método requiere que previamente a las mediciones se introduzca en el microvoltímetro el valor del coeficiente de enfriamiento de cada sensor en particular, el cual es provisto por el fabricante para los sensores nuevos (se proporciona el valor para 25°C), y es corregido en base a la temperatura en el momento de la medición. Se establece el cero de la medición con una función del microvoltímetro, y posteriormente se enfría la termocupla por debajo del punto de rocío de manera de que se

condense agua sobre su superficie. Luego se pasa a la función “punto de rocío” y se establece un proceso automático por el cual la temperatura de la termocupla converge hasta la temperatura del punto de rocío. La f.e.m. producida por la diferencia de temperatura entre la unión de la termocupla a la temperatura del punto de rocío y la temperatura ambiente es una función lineal del potencial agua (75 Volt KPa^{-1}) (Briscoe, 1984).

Análisis estadístico de los datos: las posibles diferencias entre tratamientos (Pastizal, Bajo Copa-10 cm, Bajo Copa-50 cm y Entre Copas) fueron puestas a prueba mediante ANOVA y posteriores *tests* de Tukey aplicados a los datos de concentración de agua en el suelo (ver más adelante) correspondientes a cada hora del día. Sin embargo, debido a que el objetivo de este trabajo fue detectar si el fenómeno de ascenso hidráulico ocurre o no y los promedios de los tratamientos pueden enmascarar el aumento del contenido de agua de suelo detectado por algunos sensores, se analizaron también los resultados de cada sensor en particular.

Flujo de savia de raíces de pino

Debido a que las mediciones a campo con microvoltímetro son muy controvertidas (Busso, comunicación personal, Dpto. de Agronomía, UNSur), se decidió utilizar una técnica adicional para determinar si los pinos del sistema silvopastoril realizan el proceso de ascenso hidráulico. En este caso no se midió el posible aumento del potencial agua de suelo (y por lo tanto, de la cantidad de agua), sino que se intentó determinar si existe un flujo inverso de savia (en dirección al extremo de la raíz) en las raíces superficiales de pino a determinadas horas del día. Para ello, se instaló un equipo de flujo de savia (IMKO Micromodultechnic GMBH, Alemania), basado en la técnica de disipación de calor desarrollada por Granier (1985, 1987). Este método, usualmente utilizado para medir flujo de savia en troncos de árboles, no permite detectar cambios en el sentido del flujo. Debido a ello, se modificó el método original de manera de poder medir flujos en ambos sentidos (Gyenge et al., 2002). Esta técnica modificada permite medir sentido de flujo y magnitud relativa del mismo, pero no el valor absoluto de la cantidad de agua que fluye. Se instalaron pares de termocuplas de cobre-constantan en raíces gruesas ($> 1,5 \text{ cm}$ de diámetro) y superficiales de 4 pinos. Los pinos poseían una altura promedio de 12 m, un diámetro a la altura del pecho de 23 cm y poseían un grado de poda tal que la copa comenzaba a 2 m del suelo. Para seleccionar las raíces que serían utilizadas en las mediciones, se excavó cuidadosamente alrededor de la base de los pinos, eligiéndose raíces que se encontraban a 15 cm aproximadamente por debajo del nivel del suelo. Las raíces fueron perforadas con un taladro cuya mecha poseía el diámetro del

tubo de aluminio que rodea a cada termocupla (2 mm). En cada raíz se instalaron 4 termocuplas y una resistencia para generar calor. Una vez instaladas se cubrió el sector donde se hallaban las raíces expuestas con una capa de Mexpol® de 5 mm de espesor y hojarasca de pino. El colector de datos del equipo registró la diferencia de temperatura entre pares de termocuplas cada 10 minutos, durante las 24 hs del día, en 15 días sucesivos (durante febrero de 2002). Cada par de termocuplas (dos pares por raíz) constaba de una termocupla situada cerca de la fuente de calor y otra de referencia alejada de la misma.

Resultados y discusión:

Potencial agua del suelo:

Como se mencionó anteriormente, las mediciones realizadas a campo utilizando microvoltímetros son muy controvertidas por algunos autores (e.g. C. Busso y R. Brown, USDA, Utah, EEUU), aunque hay otros (e.g. M.M. Caldwell), que las siguen utilizando. Los autores que relativizan su utilidad indican que las condiciones de gradientes térmicos que naturalmente se desarrollan en el suelo superficial, pueden producir resultados aleatorios, sin que pueda determinarse a ciencia cierta la confiabilidad de cada dato. Por esta razón, en este trabajo se presentan los resultados obtenidos, pero se advierte que deben ser tomados con cautela y como una primera aproximación.

Los resultados en ambos días de medición fueron muy similares entre sí; por ello se presentan los de un solo día (11-12 de febrero de 2002) (Figura 2.1.2.1). Puede apreciarse que, contrariamente a lo esperado, uno de los tratamientos en los que se produjo un cambio importante en el potencial agua de suelo (desde 0,2 hasta 1,1 MPa entre mediciones extremas en cada uno de los 5 sensores) se verificó en la situación de pastizal. Los valores máximos de potencial se registraron a las 21 a 23 hs. en los distintos sensores, y en algunos de ellos, el potencial agua de suelo comenzó a descender desde esa misma hora. El tratamiento donde se produjo el mayor cambio en el potencial agua del suelo fue el de 50 cm de distancia a la base de los troncos. En este caso, uno de los sensores varió en más de 3,0 MPa en el transcurso de 24 hs., mientras que los otros 4 sensores variaron entre 1,0 y 2,0 MPa. Con los mencionados sensores, los máximos potenciales se registraron a horas muy distintas durante el día: a las 15, 19, 7 y 11 de la mañana, sin que se observe ningún patrón común en el comportamiento del potencial agua del suelo. En la situación “entre copas” se produjo una variación máxima de

aproximadamente 0,8 MPa, registrándose los máximos valores de potencial durante el atardecer y noche, y descendiendo alrededor de las 5 a 7 de la mañana (excepto un sensor que mostró un patrón diferente, Figura 2.1.2.1). En la situación “bajo copa, 10 cm”, el potencial agua de suelo varió muy poco dentro de los períodos de 24 hs. en comparación con los otros tratamientos (la variación máxima fue de 0,3 MPa). Sin embargo, en este último tratamiento, el potencial agua de suelo fue superior al del resto de las situaciones, con un potencial agua mínimo promedio de $-1,05$ MPa, mientras que en los otros tratamientos los valores mínimos promedio se ubicaron entre $-1,91$ y $-2,77$ MPa (Tabla 2.1.2.1). Esto indicaría un mayor contenido de agua disponible en el suelo cerca de la base de los troncos, en comparación con las otras situaciones estudiadas. Esta mayor humedad de suelo en la base de los troncos no fue detectada por las mediciones de TDR debido a que no se instalaron tubos tan cerca de los troncos y la utilización de la sonda tridente no es posible allí debido a la alta esponjosidad del suelo.

Los mayores gradientes térmicos fueron detectados en las mediciones de las 13 y 15 hs., por lo que se considera que los valores de potencial agua de suelo correspondientes a estas horas podrían ser los que poseen mayor error de medición.

Figura 2.1.2.1. Diferencia entre el potencial agua de suelo (en MPa) a cada hora y el potencial agua mínimo medido por el respectivo sensor, en los distintos tratamientos. Fecha de medición: 11 a 12/2, 2002. En la figura superior derecha (tratamiento Bajo Copa, 50 cm) el eje secundario corresponde al sensor 4.

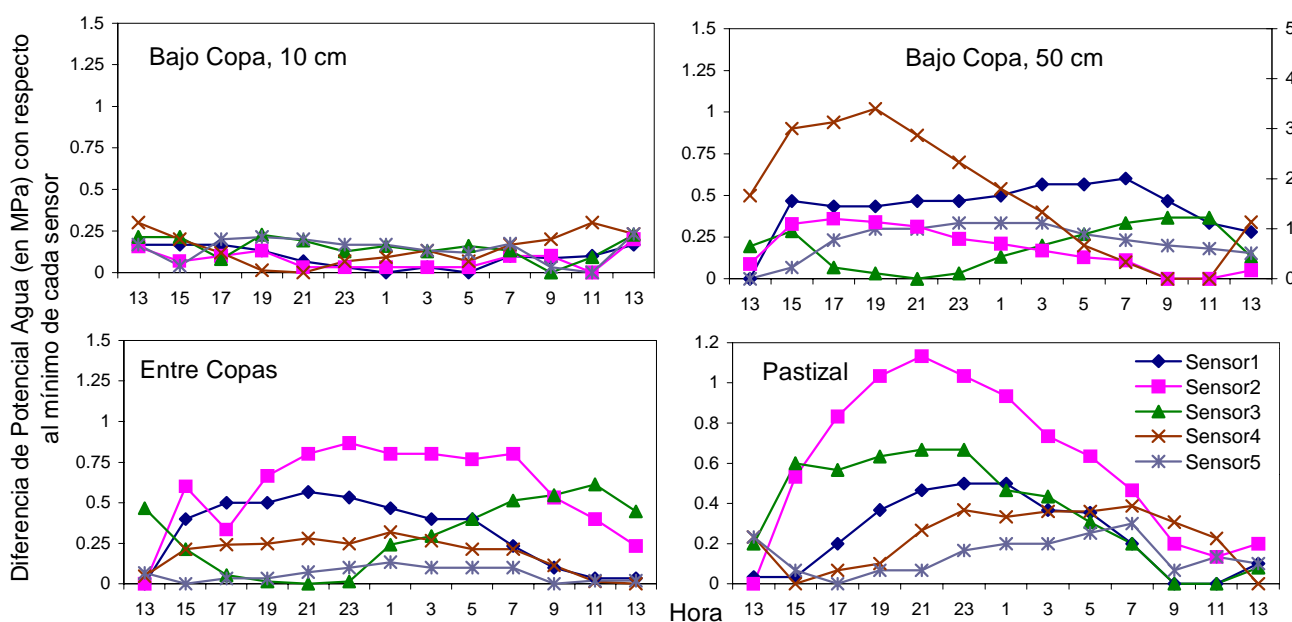


Tabla 2.1.2.1. Potencial Agua de suelo mínimo (MPa) registrado por cada uno de los sensores instalados en los distintos tratamientos en el período de medición 11 al 12 de febrero de 2002. BC=bajo copa; EC=entre copas; 10 cm, 50 cm y 2 m= distancia del sensor a la base del tronco de un pino.

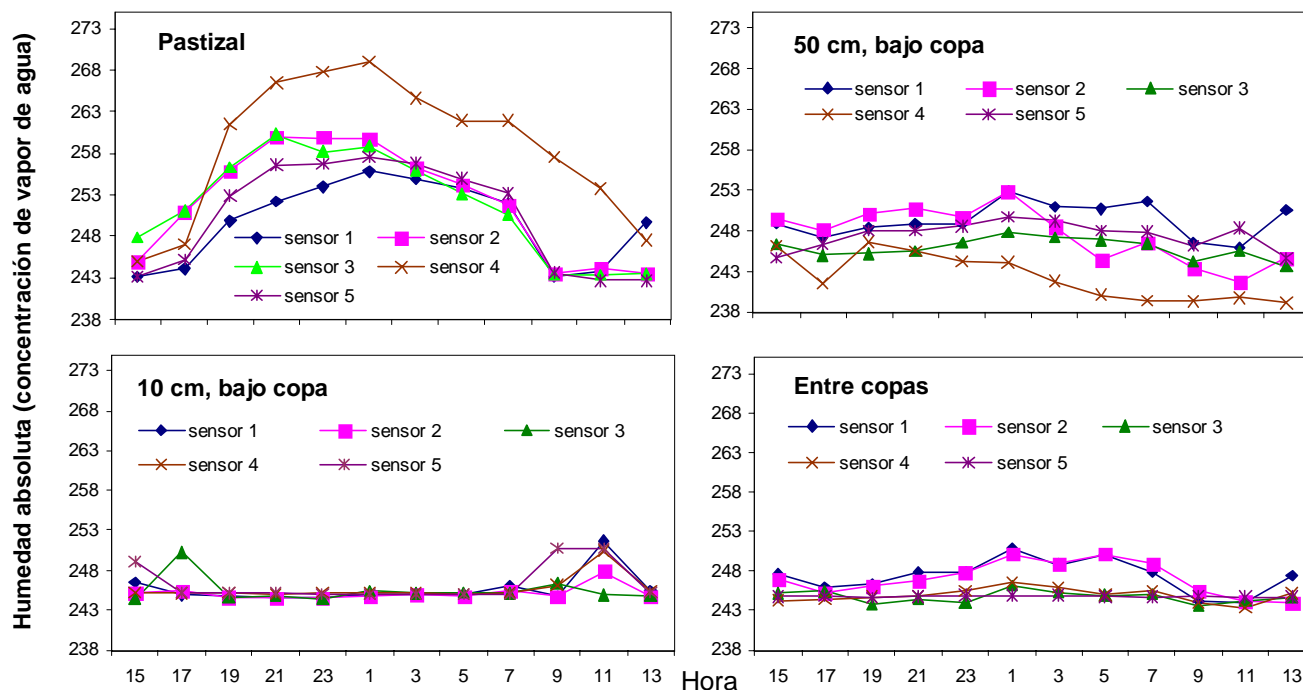
	BC, 10 cm	BC, 50 cm	EC, 2 m	Pastizal
Sensor1	-1,10	-0,60	-1,60	-2,30
Sensor2	-1,17	-3,37	-1,93	-2,73
Sensor3	-1,36	-2,03	-2,61	-2,07
Sensor4	-0,73	-6,67	-2,35	-2,20
Sensor5	-0,87	-1,17	-1,03	-2,73

El microvoltímetro estima potencial agua del suelo, a través de la medición de la humedad relativa de la fracción de aire del suelo, ya que existe una relación lineal entre ambas variables (Briscoe, 1984). Debido a ello, el potencial agua del suelo (la HR) puede llegar a cambiar por el simple cambio en la temperatura del mismo, aún sin un aporte de agua adicional. El vapor de agua del suelo podría condensarse por la noche, y el agua evaporarse nuevamente durante el día, mostrando un patrón similar al que esperaríamos por el fenómeno de ascenso hidráulico, a pesar de que éste no estuviera ocurriendo. Para la planta, es el potencial agua del suelo y no la humedad absoluta del mismo, el factor determinante de la absorción de agua, pero a fin de determinar si existe o no un aporte de agua extra en algunas horas del día, es importante determinar el contenido absoluto de humedad (concentración en masa de vapor de agua). Para ello, a partir de los datos de potencial agua del suelo, se calculó la humedad relativa y junto con el dato de temperatura correspondiente a cada medición, se obtuvo la humedad absoluta. Esta última variable se presenta en la Figura 2.1.2.2. para las distintas situaciones y para cada uno de los sensores. Claramente se observa un aumento en la humedad absoluta del suelo en la situación de pastizal, registrada en los 5 sensores instalados en la mencionada situación. El aumento en la concentración de agua del suelo se produjo aproximadamente desde las 5 de la tarde, y descendió abruptamente desde las 7 de la mañana del día siguiente. Asimismo, aunque con una menor magnitud que en el pastizal, se observó un aumento en el contenido de agua del suelo en el tratamiento Entre Copas, registrado por dos de los sensores allí instalados. Este aumento se produjo desde las 23 hs. aproximadamente, descendiendo el contenido de agua a partir de las 7 de la mañana del día siguiente. En ninguna de las dos situaciones bajo copa se observó un patrón claro de aumento

del contenido de agua por las noches, aunque algunos de los sensores instalados a 50 cm de la base de los troncos mostraron fluctuaciones en el contenido de agua del suelo. A diferencia de los resultados de potencial agua, la concentración de agua en el suelo fue muy similar entre los distintos tratamientos (ANOVA, $p > 0,05$), excepto por el aumento nocturno del contenido de agua en el pastizal. En este sentido, entre las 19 y las 7 hs. el pastizal se diferenció significativamente de todos los tratamientos (ANOVA, Tukey, $p < 0,01$), y en ningún momento hubo diferencias significativas entre las situaciones bajo y entre copas. Sin embargo, a pesar de que al promediar las lecturas de los cinco sensores de cada tratamiento no se detectaron diferencias entre las situaciones con cobertura arbórea, debe tomarse en cuenta que dos de los cinco sensores instalados en la situación Entre Copas detectaron un aumento en la concentración de agua por la noche. Por otro lado, a diferencia de los resultados de potencial agua, no se detectó una mayor humedad en la situación “bajo copa, 10 cm”, indicando que las diferencias de potencial allí se deberían, no a una mayor cantidad absoluta de agua, sino a su mayor disponibilidad debido posiblemente a menores temperaturas del suelo.

De acuerdo con estos resultados, el proceso de ascenso hidráulico se estaría produciendo por parte de matas grandes de *F. palleescens* (más de un metro de diámetro externo) y/o la vegetación acompañante (*Baccharis magellanica*), aunque 3 de los 5 sensores estaban en sitios donde se supone que sólo había raíces de coirón blanco. Este resultado está de acuerdo con los valores de potencial agua antes del amanecer: la mata más grande del grupo en torno al cual se pusieron los sensores registró $-0,7$ MPa, mientras que matas del SSP tenían en la misma fecha potenciales agua menores a $-1,8$ MPa. El mismo día, el promedio de potencial agua antes del amanecer de otras matas grandes del pastizal fue de $-0,6$ MPa. Esta capacidad de desarrollar el fenómeno de ascenso hidráulico también ha sido descrita para otra especie de pasto que crece en forma de mata, *Agropyron desertorum* (Caldwell, 1990) así como para otras siete especies de hierbas o pastos (Caldwell et al., 1998, y citas en él). Asimismo, se detectó un aumento en el contenido de agua del suelo en la situación Entre Copas, en donde hay abundante cantidad de matas de *F. palleescens*, pero también raíces de pino, por lo que no puede saberse cuál de estas especies es la responsable de este fenómeno. En contraste con esto, los sensores no detectaron un aumento de agua en las situaciones bajo copa, donde había pequeñas matas de *F. palleescens* (en la situación BC 50 cm) o no había pastos (en la situación BC 10 cm). En ambas posiciones había raíces de pino. Sin embargo, esto no quiere decir que necesariamente el fenómeno no esté ocurriendo, sino simplemente podría significar que no se colocaron sensores en lugares apropiados para detectarlo.

Figura 2.1.2.2. Humedad absoluta (concentración en masa de agua, en gr m^{-3}) del suelo en los distintos tratamientos calculada a partir del potencial agua y temperatura del suelo; fecha de medición: 11-12 de febrero de 2002.



Flujo de savia en raíces de pino

De las 4 raíces en las que se colocaron termocuplas, se presentan los resultados de 2 de ellas, que fueron las que mostraron los patrones más consistentes (Figura 2.1.2.3). En la figura se presentan los resultados de sólo tres días de medición debido a que en el resto de los días los patrones fueron semejantes. Puede observarse un comportamiento opuesto de la lectura de ambos pares de sensores de flujo de savia que, debido al diseño del método, indican lo siguiente (una explicación detallada del método se encuentra en Gyenge et al., 2002):

Par de sensores 1 >0: flujo cero o hacia el extremo distal de la raíz

Par de sensores 1 <0: flujo hacia el extremo proximal de la raíz (hacia el tallo)

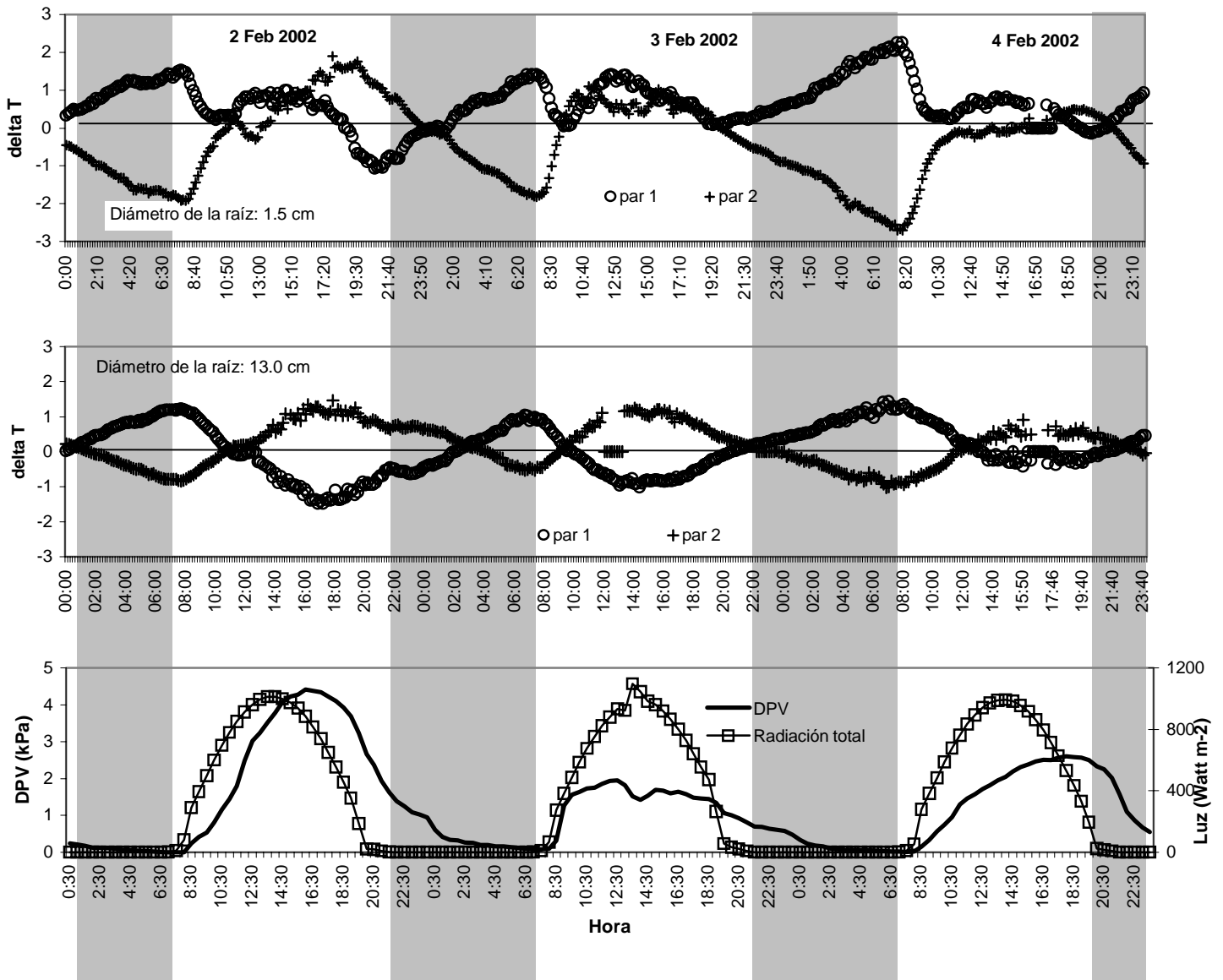
Par de sensores 2 >0: flujo cero o hacia el tallo

Par de sensores 2 <0: flujo hacia el extremo distal de la raíz

La figura muestra que a determinadas horas del día, principalmente durante la noche, ocurre un flujo de savia inverso al normal (es decir, hacia el extremo distal de la raíz), consistente con el proceso de ascenso hidráulico. El pico de este proceso se produce en el momento inmediatamente anterior a la salida del sol, y coincide con el momento de menor flujo de savia en el tronco de estos pinos (Gyenge, comunicación personal). La magnitud de este flujo inverso (medida por la diferencia de temperatura entre sensores de cada par), es mayor en las noches subsiguientes a días con bajo déficit de presión de vapor (DPV) en la atmósfera, que en las noches que siguen a un día con mucha demanda. En la misma figura puede verse la marcha del déficit de presión de vapor y la radiación en cada día. La toma de agua por parte de las mismas raíces (flujo normal) se produce desde el mediodía o a partir de la tarde, y la magnitud de este flujo es menor en los días con bajo DPV.

Estos resultados indicarían que los pinos redistribuyen agua en el perfil de suelo, aportando agua a los niveles superiores más secos durante la noche. Con este método de medición no puede estimarse la magnitud de este aporte de agua, así como tampoco puede evaluarse si los pastos son capaces de utilizar estos recursos hídricos. Aparentemente, las raíces pierden agua hacia el suelo siempre que la demanda del tronco no sea mayor que éste. Por esta razón, la mayor magnitud de este flujo inverso se da antes del amanecer cuando se frena el flujo de agua en el tronco, o el mismo flujo inverso comienza antes en el transcurso del día, cuando la demanda atmosférica es baja. Resultados similares han sido descriptos para *Grevillea robusta* y *Eucalyptus camaldulensis* utilizando medidores de flujo de savia instalados en las raíces de ambas especies arbóreas (Burgess et al., 1998). Estos autores sugieren que el aporte de agua en las capas superiores del suelo en los momentos de sequía permitiría a estas especies el mantenimiento de un sistema radical activo en superficie lo que les conferiría ventajas competitivas para extraer recursos hídricos aportados por eventos de lluvia pequeños. Una situación similar podría postularse para el caso de pino ponderosa y permitiría entender su posible influencia negativa en el estado hídrico de los pastos en momentos de extrema sequía (ver resultados de potencial hídrico de *F. pallescens* en la temporada 2001-2002, capítulo 3.1).

Figura 2.1.2.3. Diferencias de temperatura entre sensores de dos pares de termocuplas, instalados en 2 raíces de pino ponderosa. Marcha de déficit de presión de vapor (DPV) y radiación global en los días de medición registrados por una estación meteorológica ubicada en el sitio de estudio (Ea. Lemú Cuyen, Pcia. de Neuquén). Los círculos corresponden al par de sensores 1 y las cruces al par de sensores 2.



Conclusiones:

Si bien los resultados indican que los pinos realizarían el fenómeno de ascenso hidráulico, al menos en días durante los cuales el perfil superior del suelo está muy seco (como ocurrió durante el mes de febrero de 2002), aún se desconocen la magnitud de este proceso, la frecuencia de su ocurrencia a lo largo de todo el año, y las implicancias del mismo

en las interacciones árbol-pastos o en el balance hídrico local. Estudios cuantitativos de la magnitud del fenómeno de AH han mostrado que el agua depositada por medio de este proceso puede significar entre 14 a más de un 30% de la evapotranspiración del organismo que lo realiza (Caldwell et al., 1998). De ser así, la cuantificación de su magnitud en una especie como pino ponderosa, que en la zona de estudio es capaz de transpirar 83 litros de agua por día en promedio para un organismo de 23 cm de DAP durante toda la estación de crecimiento (Gyenge et al. 2003), es de vital importancia a la hora de evaluar el impacto de la misma sobre los recursos hídricos locales.

Por otro lado, el estudio de Dawson (1993) mostró que distintas especies herbáceas acompañantes de individuos de *Acer saccharum* utilizaban en diferentes proporciones el agua ascendida hidráulicamente por esta especie arbórea. El uso de esta agua influyó positivamente sobre el potencial hídrico de las plantas y sobre su crecimiento. Sería interesante investigar en el futuro si el agua ascendida por los pinos en los sistemas silvopastoriles estudiados es aprovechada en alguna medida por las especies del sotobosque, y qué implicancias tiene sobre el crecimiento de las mismas. Estas investigaciones deberían, al igual que en el estudio de Dawson mencionado, utilizar la técnica de isótopos estables del agua para identificar y cuantificar el uso de agua de distintas fuentes por parte de los pinos y pastos.

Asimismo, los resultados presentados indicarían que no sólo los pinos redistribuyen agua en el perfil de suelo. Los datos de potencial agua del suelo sugieren que matas grandes de *F. palleescens* también serían capaces de ascender agua y depositarla en niveles superficiales. Es de suponer que esto sólo ocurre en matas con un sistema radical muy desarrollado, y que cualquier cambio en la asignación de biomasa que pueda ocurrir en condiciones de sombreado, podría afectar esta capacidad. Esto podría tener consecuencias asociadas no sólo con el estado hídrico de la planta sino también con otros procesos del suelo, tales como el ciclado y redistribución de nutrientes. Finalmente, los resultados de este trabajo avalarían las conclusiones de Caldwell et al. (1998) acerca de que el proceso de ascenso hidráulico es un fenómeno general asociado a los sistemas radicales, ampliamente difundido en diferentes *taxa* y ecosistemas.

Como se presentó al principio del presente capítulo relacionado con el recurso agua, la hipótesis postulada fue que la disponibilidad de agua en el suelo superficial aumenta a medida que lo hace la cobertura arbórea, por efecto de la disminución de la evaporación y el aporte de agua por ascenso hidráulico. Esto ocurre hasta un nivel umbral más allá del cual la disponibilidad decrecerá debido al efecto de la intercepción de agua por los pinos. Los

resultados acerca del contenido de agua del suelo, medido en tres temporadas sucesivas con distintas condiciones climáticas, indican que la presencia de árboles en ningún momento aumenta la cantidad de agua superficial, por lo que se rechazó gran parte de la hipótesis formulada. Si bien la radiación incidente en el sotobosque disminuye a medida que aumenta la cobertura (ver próxima sección), y en consecuencia, las tasas de evaporación de agua deberían ser menores bajo el dosel arbóreo, esto no se vio reflejado en el contenido de agua superficial. Esto podría deberse a que las menores pérdidas de agua por evaporación se vieran compensadas por un mayor consumo de agua superficial por parte de las árboles y/o a un menor ingreso de agua al sistema por el fenómeno de intercepción de las precipitaciones. En relación a este último, los resultados obtenidos permiten inferir que la intercepción de las precipitaciones sólo influenciaría la cantidad de agua del suelo luego de eventos de lluvia de poca magnitud. Sin embargo, a medida que aumenta la cobertura arbórea, también lo hace la magnitud del fenómeno de intercepción como pudo observarse a partir de las leves diferencias en el contenido de agua bajo y entre las copas de los pinos. Finalmente, si bien no se vio reflejado en el contenido de agua del suelo, los resultados preliminares presentados en este estudio permitirían avalar la existencia del fenómeno de ascenso hidráulico, que sería desarrollado no sólo por los pinos sino también por matas grandes de *Festuca pallescens*.

Referencias:

- Briscoe, R.D. 1984. Thermocouple psychrometers for water potential measurements. Proceedings of the NATO Advanced Study Institute on "Advanced Agricultural Instrumentation", II Ciocco (Pisa), Italy, May 27-June 9.
- Brooks J.R., Meinzer F.C., Coulombe R. & Gregg J. 2002. Hydraulic redistribution of soil water during summer drought in two contrasting Pacific North-West coniferous forests. *Tree Physiology* 22: 1107-1117.
- Burgess S.S.O., Adams M.A., Turner N.C. & Ong C.K. 1998. The redistribution of soil water by tree root systems. *Oecologia* 115: 306-311.
- Caldwell M.M. 1990. Water parasitism stemming from hydraulic lift: a quantitative test in the field. *Israel Journal of Botany* 39: 395-402.
- Caldwell M.M. & Richards J.H. 1989. Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots. *Oecologia* 79: 1-5.
- Caldwell M.M., Dawson T.E. & Richards J.H. 1998. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia* 113: 151-161.

Caldwell M.M., Richards J.H. & Beyschlag W. 1991. Hydraulic lift: ecological implications of water efflux from roots. En: Plant root growth, an ecological perspective. Ed. D. Atkinson, Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK. pp: 423-436.

Dawson T.E. 1993. Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* 95: 565-574.

Granier A. 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Ann Sci For* 42(2) : 193-200.

Granier A. 1987. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sapflow measurements. *Tree Physiology* 3 : 309-320.

Gyenge J.E., Fernández M.E. & Schlichter T.M. 2002. Modificación al método de Granier para la detección de la dirección de flujo de savia en raíces: estudio en *Pinus ponderosa*. Actas de la XI Reunión Latinoamericana de Fisiología Vegetal, XXIV Argentina de Fisiología Vegetal, I Congreso Uruguayo de Fisiología Vegetal (Versión CD Rom).

Gyenge J.E., Fernández M.E & Schlichter T.M. 2003. Water relations of ponderosa pines in Patagonia: implications for local water resources and individual growth. *Trees: Structure and Function*, en prensa.

Irvine J., Law B.E., Anthoni P.M. & Meinzer F.C. 2002. Water limitations to carbon exchange in old-growth and young ponderosa pine stands. *Tree Physiology* 22: 189-196.

Mooney H.A., Gulmon S.L., Rundel P.W. & Ehleringer J. 1980. Further observations on the water relations of *Prosopis tamarugo* of the northern Atacama desert. *Oecologia* (Berlin) 44: 177-180.

Oyarzún C.E., Huber A.W. & Vásquez S.G. 1984. Balance hídrico en tres plantaciones de *Pinus radiata*. I. Redistribución de las precipitaciones. *Bosque* 6(1): 3-14.

Richards J.H. & Caldwell M.M. 1987. Hydraulic lift: substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia* 73: 486-489.

Ryan M.G., Bond B.J., Law B.E., Hubbard R.M., Woodruff D., Cienciala E. & Kucera E. 2000. Transpiration and whole-tree conductance in ponderosa pine trees of different heights. *Oecologia* 124:553-560.

Schulze E.-D., Caldwell M.M., Canadell J., Mooney H.A., Jackson R.B., Parson D., Scholes R., Sala O.E. & Trimbom P. 1998. Downward flux of water through roots (i.e. inverse hydraulic lift) in dry Kalahari sands. *Oecologia* 115: 460-462.

Waring R.H. & Running S.W. 1998. Water cycle. En: Forest ecosystems: analysis at multiple scales. 2^{da}. Ed. Academic Press, EEUU, pp: 19-58.

2.2. RADIACION BAJO DISTINTAS COBERTURAS ARBOREAS

Introducción

La radiación es fundamental para la vida de las plantas por distintas razones: es esencial para la síntesis de compuestos de C (fotosíntesis); provee energía que se convierte en calor o conduce procesos como la transpiración; influye, a través de su cantidad y calidad en procesos fotomorfogénicos; y por último, puede llegar a inducir mutaciones por efecto de la radiación de onda corta como los rayos ultravioletas o X (Jones, 1992). Por estas razones, el conocimiento de la distribución de radiación en distintos microambientes, permite entender muchos de los procesos que allí se desarrollan, desde el crecimiento de las plantas hasta la evaporación de agua del suelo. En un sistema formado por árboles y especies del sotobosque, el ambiente lumínico en este último es un determinante clave de los patrones de vegetación y procesos del ecosistema, y varía espacialmente más que cualquier otro recurso utilizado por las plantas (Bazzaz, 1996, en: Martens et al., 2000). La penetración de la radiación a través del dosel arbóreo es un fenómeno complejo controlado por la cantidad y distribución de los elementos del dosel, sus características espectrales, junto con los ángulos entre los rayos solares y las superficies de dichos elementos (e.g. Pukkala et al. 1991).

La importancia relativa de los recursos hídricos y la radiación en la determinación de los procesos de un ecosistema, cambia en el continuo pradera-bosque (Lauenroth et al., 1993); la luz es generalmente el factor limitante en los bosques cerrados, mientras que el agua (y otros recursos subterráneos) es más limitante en las praderas y sabanas (Breshears et al., 1997). Por esta razón, a medida que la cobertura arbórea aumenta en sistemas silvopastoriles, la radiación puede llegar a constituir el factor limitante para el desarrollo de los pastos del sotobosque. A diferencia de la competencia por agua y/o nutrientes, la competencia por luz siempre es asimétrica en sistemas con plantas grandes (árboles) y chicas (pastos). En este sentido, Cannell & Grace (1993) han calculado que cuando el índice de área foliar del componente arbóreo supera 1,5, casi toda la radiación es interceptada por este componente, y muy poco llega a las especies del sotobosque. De ser así, éste sería un límite a tomar en cuenta, desde el punto de vista de la competencia por radiación, para el desarrollo de sistemas mixtos de vegetación como son los sistemas silvopastoriles.

Se han desarrollado numerosos modelos de transmisión de luz a través del dosel de distintas especies de árboles, aunque la mayoría de ellos fallan a la hora de simular los

patrones espaciales de distribución de luz en un sotobosque a una escala fina (Meloni & Sinoquet, 1997; y citas en él), o sino, requieren de un volumen de información para parametrizarlos que sólo puede obtenerse con una gran cantidad de recursos financieros y humanos. Para modelar la producción primaria de bosques, en general sólo se usa el valor medio de irradiancia transmitida (e.g. los análisis de crecimiento de Monteith, 1972). Sin embargo, la relación entre el proceso de fotosíntesis y la intercepción de radiación por especies del sotobosque, puede ser entendida y predicha mejor usando la distribución de radiación (Meloni & Sinoquet, 1997). Para ello, las mediciones de la radiación transmitida a distintas horas del día en distintas posiciones dentro de un sistema con árboles (e.g. Feldhake, 2001) puede ser de utilidad para describir la influencia del componente arbóreo sobre las condiciones microclimáticas que experimentan las plantas del sotobosque.

En este capítulo se analiza la cantidad de radiación que llega al sotobosque bajo distintos niveles de cobertura de pino ponderosa. Para ello, se analizan datos de esta variable medidos en distintas situaciones espaciales en el sitio de estudio y, a partir de ellos, se construye un modelo simple empírico de radiación transmitida en función de la cobertura arbórea. Adicionalmente, se presenta un modelo teórico simple para predecir la radiación transmitida al sotobosque al atravesar el dosel arbóreo, y los niveles de radiación que llegan a un punto (x,y) del espacio en un sistema con árboles.

La hipótesis formulada (hipótesis 2 de la sección Introducción) en relación a este capítulo fue que la radiación que llega al sotobosque disminuye a medida que aumenta la cobertura arbórea, siendo menor bajo las copas de los pinos que en los espacios entre copas.

2.2.1. MODELO EMPIRICO DE RADIACION

Materiales y Métodos

Se midió el nivel de radiación fotosintéticamente activa (RFA) bajo distintos niveles de cobertura arbórea, durante un día en el mes de noviembre (9/11/2000), un día en el mes de diciembre (7/12/2000) y un día en enero (24/1/2001). En todos los casos, los días fueron soleados. Las mediciones se llevaron a cabo cada una hora, desde las 8-9 hs. hasta las 18 hs., utilizando dos ceptómetros lineales de 1 m de longitud (Delta T Devices, Inglaterra). Los puntos muestrales fueron los mismos en todos los meses:

- Pastizal abierto
- Plantación de 350 pinos ha⁻¹: bajo copa norte (BC N), bajo copa sur (BC S), bajo copa este (BC E), bajo copa oeste (BC O), entre copas norte-sur (EC N-S), entre copas este-oeste (EC E-O).
- Plantación de 500 pinos podados ha⁻¹: las mismas 6 posiciones que en el tratamiento anterior.
- Plantación de 500 pinos sin podar ha⁻¹: las mismas 6 posiciones que en los tratamientos anteriores.

En todos los casos, las mediciones se llevaron a cabo con 3 réplicas.

Se midió la cobertura arbórea sobre cada punto muestral con un densiómetro esférico (Robert Lemmon Forest Densimeters, modelo A, EEUU) , y se relacionó este valor con los distintos valores de RFA por hora y su integral a lo largo del día.

Análisis estadístico de los datos:

El modelo empírico que se desarrolló relaciona la RFA a cada hora, expresada como fracción de la RFA medida a esa hora en el pastizal abierto, con la cobertura arbórea (ésta se refiere a un parámetro que describe el micrositio y no la cobertura arbórea promedio a nivel de rodal). Se realizaron análisis de regresión no lineales (Zar, 1996), para cada mes, para cada posición (BC N, BC S, BC E, BC O, EC N-S, EC E-O), y haciendo agrupamientos con los datos de las posiciones BC y EC por separado, sin tomar en cuenta los puntos cardinales. Los modelos fueron ajustados mediante el método de mínimos cuadrados por el programa Table Curve 2D (Jandel Scientific, AISN Software) y se compararon entre sí cuando tuvieron el mismo exponente mediante el test de F (ver más abajo). En los casos en los que no se encontraron diferencias significativas entre dos o más modelos, se presenta un modelo común con los datos agrupados. Asimismo, mediante análisis de regresión lineal se relacionó la integral de RFA en los tratamientos Bajo y Entre Copas, expresada como fracción de la integral en el pastizal, con la cobertura arbórea. En este caso también se utilizó el método de mínimos cuadrados para ajustar cada modelo. Las rectas de regresión correspondientes a la integral diaria de radiación de ambos tratamientos (BC y EC) se compararon mediante el test de F (Neter & Wasserman, 1974):

$$F_{obs} = \left[\frac{(SSE(R) - SSE(F)) / 2}{(SSE(F) / (n_2 - 4))} \right]$$

Donde $SSE(R)$ = suma de cuadrados del error de la recta con todos los datos juntos (datos de BC + datos de EC); $SSE(F)$ = suma de cuadrados del error de una recta (BC) + suma de cuadrados del error de la otra recta (EC); n_1 y n_2 = número de datos de cada recta. Si el $F_{obs} > F_{crít. (0,05; 2; n_1+n_2-4)}$ se rechazó la hipótesis nula de igualdad entre ambas rectas.

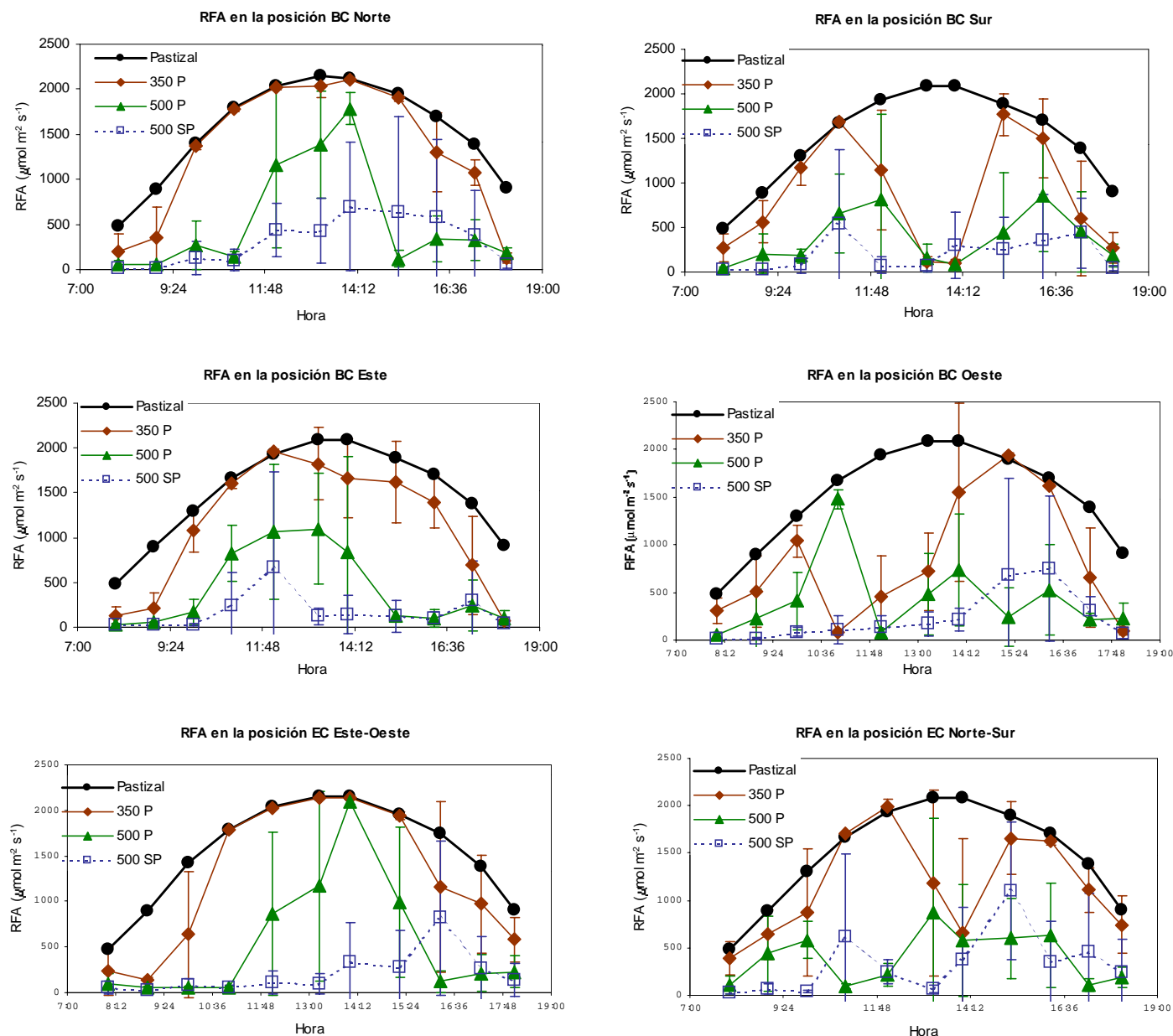
Resultados y discusión:

Como es de esperarse, el nivel de radiación que llega al sotobosque disminuye a medida que aumenta la cobertura arbórea, es decir, el índice de área foliar del rodal. Existe una gran variación en la cantidad de RFA que incide en cada tratamiento a las distintas horas del día (ver desvíos standard en la figura 2.2.1.1.), a pesar de que la plantación arbórea tiene un arreglo espacial regular (exceptuando por las fallas de plantación que generan pequeños claros). En promedio, en las posiciones BC norte, BC Este y EC Este-Oeste, la mayor cantidad de RFA se recibe al mediodía, siendo los niveles de RFA que inciden en el tratamiento con 350 pinos ha^{-1} muy similares a los del pastizal abierto (Figura 2.2.1.1). En contraste, en las posiciones BC Sur y BC Oeste, los mayores niveles de radiación inciden a la mañana y a la tarde (Figura 2.2.1.1). En el tratamiento con 500 pinos ha^{-1} sin podar, los niveles de radiación por encima del punto de compensación lumínica de las hojas de las especies herbáceas estudiadas ($50 \mu moles m^{-2} s^{-1}$, (este estudio, ver capítulo 4)), sólo se verifican durante muy pocas horas al día (considerar el desvío de los datos en la figura 2.2.1.1). Si se considera que el punto de compensación lumínica de la planta entera es mayor aún que dicho valor, se puede comprender por qué en dicho tratamiento, las especies estudiadas no sobreviven (ver capítulo 3.4).

El nivel de radiación incidente en los cuatro puntos cardinales debajo de las copas de los pinos se cuantificó de manera de obtener una descripción adecuada de la luz incidente bajo las copas, pero no fue objetivo de este trabajo comparar cada una de las cuatro posiciones entre sí. Lo mismo ocurre con respecto a los muestreos en las posiciones entre copas. Debido a ello, en los análisis que se presentan a continuación se utilizaron todos los datos correspondientes a la posición BC o EC sin tomar en cuenta los puntos cardinales. Esto es así debido a que sólo se han hecho estas dos distinciones, BC y EC, en las demás variables

medidas en el transcurso de este trabajo (agua en suelo, potencial agua y crecimiento de las plantas).

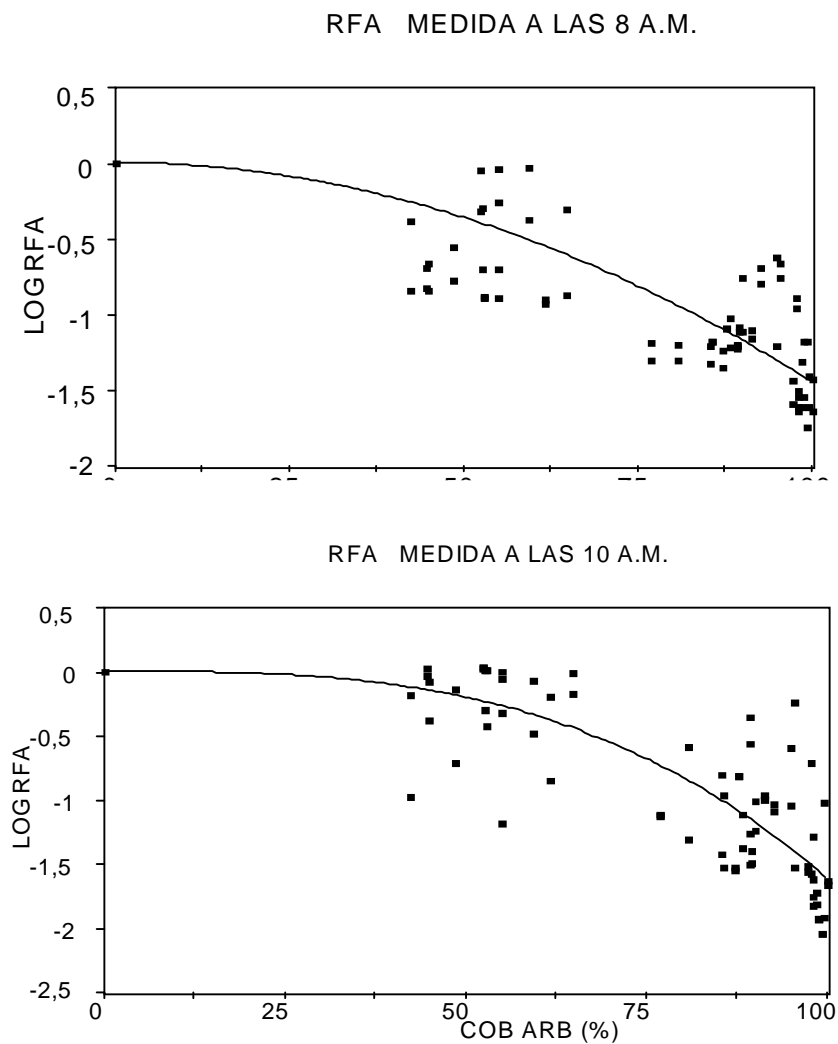
Fig 2.2.1.1. Radiación fotosintéticamente activa en los distintos tratamientos, medida el 7/12/2000 en la situaciones Bajo Copa (BC) Norte, BC Sur, BC Este, BC Oeste, Entre Copas (EC) Este-Oeste, EC Norte-Sur. Cada línea representa el promedio de 3 réplicas (\pm Desviación Standard). P=árboles podados; SP=árboles sin podar; 350/500= número de árboles ha^{-1} .



En las figuras 2.2.1.2 y 2.2.1.3 se presentan las curvas de RFA en las posiciones BC y EC, respectivamente, para algunas horas del día (se presentan ejemplos con distintos tipos de comportamiento). Las regresiones fueron similares para cada mes muestreado, por lo que se presentan los resultados obtenidos agrupando los datos de diciembre y enero. En la tabla

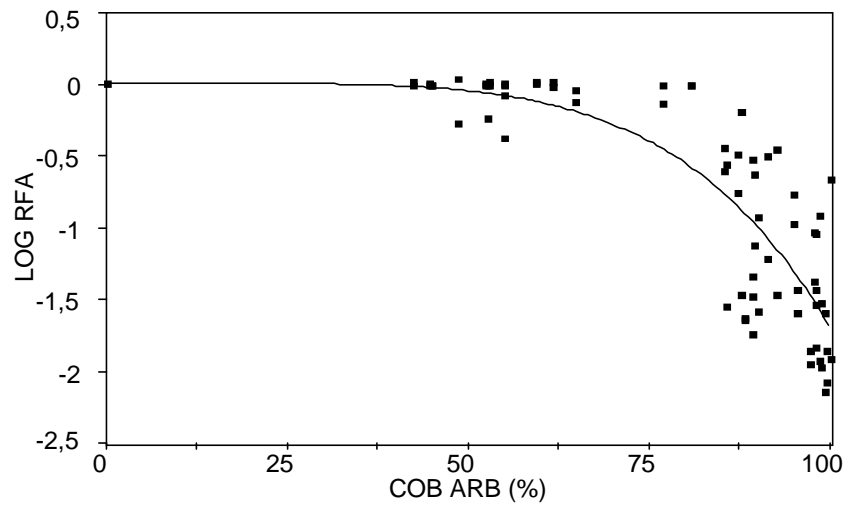
2.2.1.1 y 2.2.1.2 se presentan los parámetros de las regresiones ajustadas a cada curva, así como el tipo de regresión. La función matemática ajustada: $\log RFA = a (\text{cob. arb.})^b$, no tiene un sentido biológico sino que se intentó aplicar un modelo simple que ajustara bien a los datos.

Fig. 2.2.1.2- Radiación (RFA) relativa al pastizal en la Posición Bajo Copa, en función de distintas coberturas arbóreas medida en los meses de diciembre y enero (8 AM: exponente (b): 2; 10 AM: exp. 3; 3 PM: exp. 5; 6 PM: exp. 1). Cada símbolo representa una medición individual.



...continuación de la figura 2.2.1.2.

RFA MEDIDA A LAS 3 P.M.



RFA MEDIDA A LAS 6 P.M.

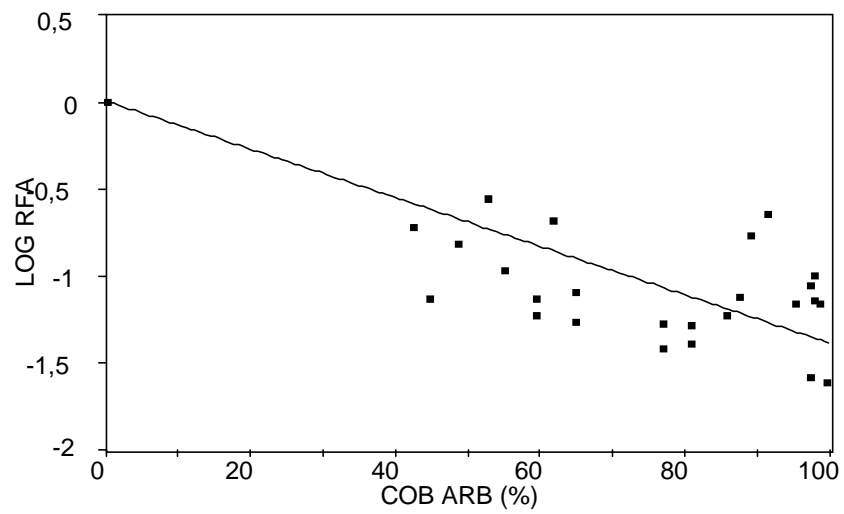


Fig. 2.2.1.3. RFA relativa al pastizal, en función de distintas coberturas (en %), en la posición Entre Copas, medida en los meses de diciembre y enero. (10 AM: exponente (b)=1; 11 AM: exp=2; 4 PM: exp=3). Cada símbolo representa una medición individual.

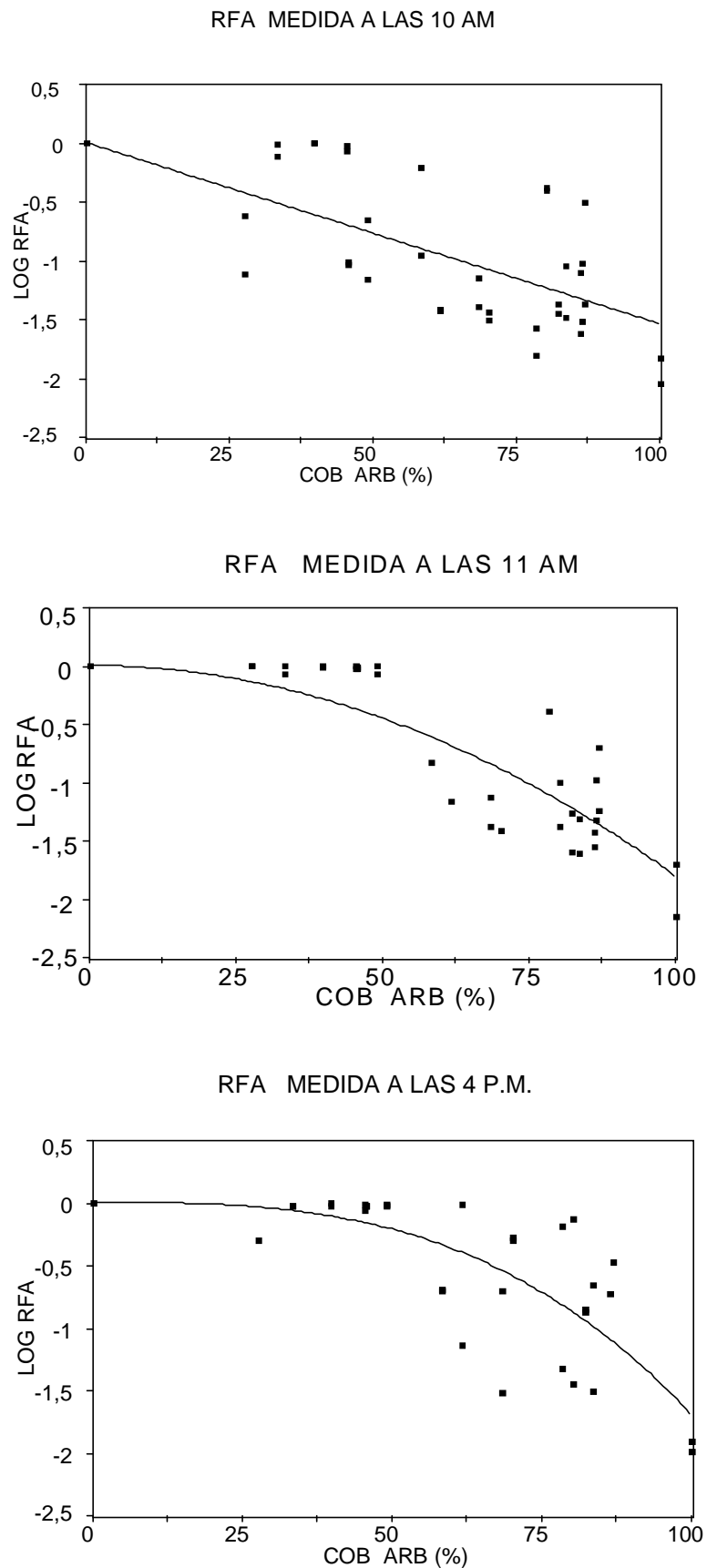


Tabla 2.2.1.1: Parámetros de las regresiones ajustadas a los datos de RFA (en escala logarítmica) en función de la cobertura (%), en la posición Bajo Copa, meses de diciembre y enero. EXP= exponente (parámetro b). Error Std.= error standard del parámetro a.

Hora	BAJO COPA			Ajuste		
	EXP.	Parámetro a	Error Std.	R ² ajust.	Valor de F	p
8-9	2	-1,543E-04	4,16E-16	0,468	129,56	<0,0001
10	3	-1,610E-06	6,698E-08	0,645	133,86	<0,0001
11-12-16	5	-1,55E-10	4,83E-12	0,590	306,76	<0,0001
13-14	3	-1,146E-06	6,89E-08	0,335	55,03	<0,0001
15-16	5	-1,612E-10	5,49E-12	0,689	324,27	<0,0001
17	5	-1,252E-10	6,883E-12	0,5831	97,55	<0,0001
18	1	-1,392E-02	7,481E-04	0,2562	10,01	<0,0001

Tabla 2.2.1.2: Parámetros de las regresiones ajustadas a los datos de RFA (en escala logarítmica) en función de la cobertura (%), en la posición Entre Copas. EXP= exponente (parámetro b). Error Std.= error standard del parámetro a.

Hora	ENTRE COPAS			Ajuste		
	EXP.	Parámetro a	Error Std.	R ² ajust.	Valor de F	p
8-9	1	-0,0138	0,0007	0,331	37,71	<0,0001
10	1	-1,538E-02	1,111E-03	0,4217	28,03	<0,0001
11	3	-2,111E-06	1,277E-07	0,7555	103,11	<0,0001
12-13- 14-15	3	-1,271E-06	8,23E-08	0,468	92,46	<0,0001
16	3	-1,689E-06	1,646E-07	0,5635	42,39	<0,0001
17-18	2	-1,5E-04	9,26E-06	0,461	57,47	<0,0001

Los curvas de RFA en función de la hora muestran que existen ciertos horarios (funciones con exponente 5, ver por ejemplo, figura 2.2.1.2 correspondiente a las 15 hs. BC) en los cuales la radiación es máxima en un amplio rango de coberturas, y que decae rápidamente a partir de un valor umbral de aproximadamente 75% de cobertura. Por el contrario, en otras horas del día, la función es más gradual (exponente 2 ó 3 en las funciones), siendo lineal en los momentos en los que la mayor proporción de la radiación es difusa (a la

mañana temprano y a la tarde). Los datos calculados en base al gráfico de Monteith & Unsworth (1990, pág. 44) indican que la proporción de radiación difusa con respecto a la directa en un día claro es igual a 1 (es decir, representa el 50% de la radiación total) cuando el ángulo de elevación solar (θ) es igual a 20° (correspondiente a las 7 a.m. y 6 p.m. el día 1/1 en el sitio de estudio), mientras que la radiación difusa representa aproximadamente el 30% de la radiación directa (24% de la total) cuando $\theta = 50^\circ$ (10 a.m. y 5 p.m. el 1/1 en el sitio de estudio), y el 25% de la radiación directa (20% de la total) cuando $\theta = 70^\circ$ (12 del mediodía el 1/1 en el sitio de estudio). Por otro lado, a partir del análisis de los exponentes de las distintas funciones, puede verse que, excepto para las horas del mediodía, el exponente es mayor en la situación bajo copas que entre copas. Esto implicaría que a niveles similares de cobertura, se recibiría mayor cantidad de radiación bajo las copas de los pinos que entre copas. Esto es así para coberturas menores a 85% aproximadamente, ya que por encima de éstas los niveles de radiación incidente son siempre muy bajos (por ejemplo, en el tratamiento 500 SP). Asimismo, puede observarse que existen ciertas horas en las cuales la dispersión de los datos es muy grande. Esto se da principalmente al mediodía, cuando existe una gran heterogeneidad en la distribución de la radiación en el sotobosque.

El hecho de que a niveles similares de cobertura arbórea a determinadas horas del día llegue una menor cantidad de radiación al sotobosque en la posición entre copas que bajo copas puede parecer contraintuitivo. Sin embargo se puede explicar si se considera la latitud en la cual se llevaron a cabo las mediciones ($\cong 41^\circ\text{S}$). A altas latitudes, las sombras se encuentran la mayor parte del día desplazadas con respecto al eje vertical del árbol, sombreando más los espacios entre árboles que bajo la misma copa. Esto se ve reforzado por la gran altura existente entre la base de la copa y el suelo, como producto de la poda. Patrones similares fueron encontrados por Kuuluvainen & Pukkala (1987), a altas latitudes en el hemisferio norte.

La integral de RFA diaria en cada cobertura, expresada como fracción de la integral de RFA en el pastizal, muestra un decrecimiento lineal con la cobertura, a partir de un valor de cobertura umbral, y con pendiente similar entre las posiciones “bajo” y “entre copas” (Fig. 2.2.1.4a y b). Sin embargo, el valor umbral a partir del cual decrece la radiación tiende a ser menor para la posición entre copas que para bajo copas, mostrando nuevamente el patrón antes mencionado de un menor nivel de radiación entre las copas de los árboles, comparando niveles equivalentes de cobertura. A pesar de la mencionada tendencia, no se detectaron diferencias significativas entre ambas rectas de regresión (valor de $F_{obs}=2,88$ y $F_{crít}=3,26$). Esto podría deberse a que en la mencionada integral tiene un peso relativo alto la RFA

incidente en horas cercanas al mediodía, debido a que a esas horas se reciben los mayores niveles de radiación. A esas horas los patrones de radiación no difieren tanto entre las situaciones BC y EC como en las horas de la mañana y la tarde (ver exponentes de las regresiones en las Tablas 2.2.1.1 y 2.2.1.2, que a las 13 y 14 hs., cuando el sol se ubica en su máxima elevación a la latitud de la zona de estudio, los exponentes de ambos tipos de regresión son iguales a 3). Estos resultados concuerdan con simulaciones realizadas por Martens et al. (2000), quienes concluyeron que en un rango de cobertura arbórea de entre 0 y 80%, el promedio de radiación en el sotobosque decreció en forma casi lineal, y dichos valores medios no cambiaron con la distribución espacial de los árboles. Sin embargo, la varianza de los datos aumentó a valores intermedios de cobertura arbórea, y fue dependiente del arreglo espacial de los árboles.

Fig. 2.2.1.4.a: Integral de radiación a lo largo del día en función de la cobertura arbórea (%), expresada como fracción de la radiación en el pastizal; datos tomados en el mes de diciembre de 2001. Se presenta la parte lineal de la relación entre variables. Ambas rectas no difieren entre sí estadísticamente ($F_{obs}=2,88$; $F_{crít}=3,26$).

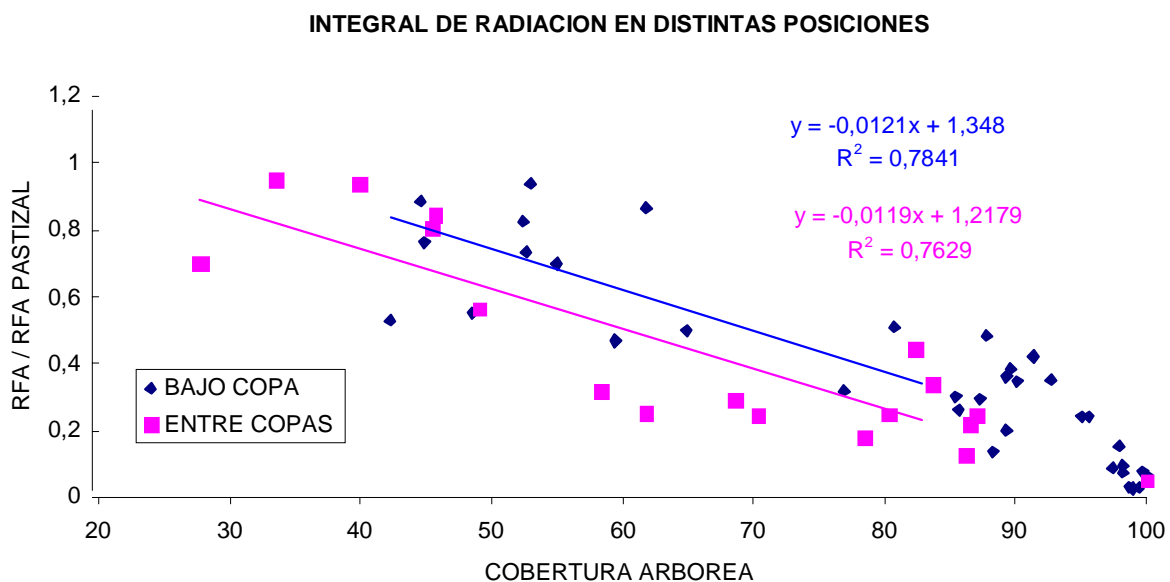
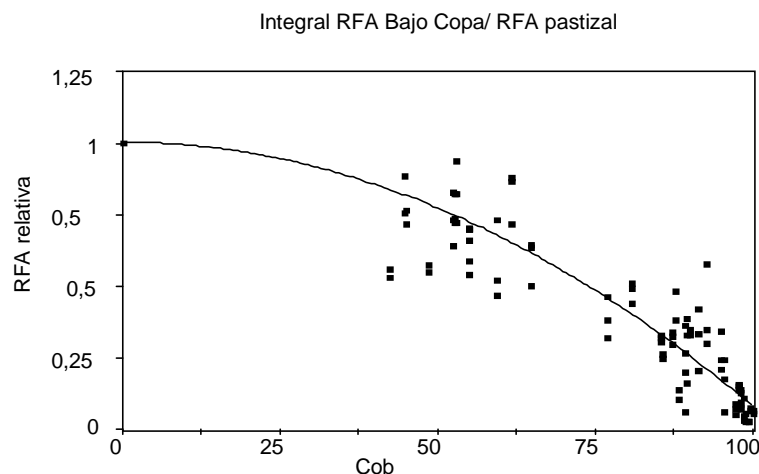


Fig. 2.2.1.4.b: Integral de radiación en las posiciones bajo y entre copas, tomando todos los datos, y obligando a la función a pasar por el 1 (para cobertura 0); datos tomados en el mes de diciembre de 2001. Bajo copa: función: $y = 1 + a x^2$, $a = -9,17E-5$; R^2 ajust=0,8257; $F=451,28$. Entre copas: función: $y = 1 + a x$, $a = -8,999E-3$; R^2 ajust=0.7437; $F=140.37$. Cada punto representa una medición individual.



En base a las regresiones anteriores se calculó el nivel de radiación (integral diaria) que llega en promedio a los distintos tratamientos (pastizal, 350 BC y EC, 500 P BC y EC). Para ello, se tomaron los niveles de cobertura medidos sobre las matas de pasto a las cuales se les midió el crecimiento en las distintas temporadas. Los resultados se presentan en la Tabla 2.2.1.3. Los valores fueron cambiando en las distintas temporadas debido a que la cobertura promedio aumentó en cada tratamiento por el crecimiento de los árboles. En la última temporada tuvo que realizarse una segunda poda en el tratamiento con 500 pinos ha^{-1} y en algunos árboles del tratamiento de 350 pinos ha^{-1} (se podaron 2 verticilos hasta alcanzar una altura de poda de 6 metros) debido a que el dosel había comenzado a cerrarse.

Tabla 2.2.1.3: Coberturas arbóreas promedio (en %, \pm SD) y radiación (RFA) total a lo largo del día (entre las 8 y las 18 hs), como fracción de la RFA en el pastizal, en los distintos tratamientos y temporadas de medición. BC= bajo copa; EC= entre copas; 350/500= árboles ha^{-1} . Cada valor de cobertura arbórea es el promedio de 3 mediciones.

	350 BC		350 EC		500 BC		500 EC	
	Cobertura	RFA	Cobertura	RFA	Cobertura	RFA	Cobertura	RFA
1999-00	41,8 (9,0)	0,78	31,8 (11,4)	0,66	72,3 (6,7)	0,37	63,2 (4,5)	0,28
2000-01	68,9 (11,5)	0,43	49,3 (4,7)	0,44	86,4 (6,7)	0,16	60,7 (3,4)	0,3
2001-02	64,3 (8,6)	0,5	60,4 (10,4)	0,31	75,6 (3,5)	0,32	71,1 (2,4)	0,2

En la temporada 1999-2000, se recibió más radiación en las situaciones bajo copa que en las situaciones entre copas a pesar de que la cobertura arbórea en las primeras era mayor que en las segundas. Esto se explica por la poca diferencia de cobertura arbórea entre situaciones (de aproximadamente el 10%) y por los patrones de radiación en función de la cobertura para cada una de ellas. Asimismo, en esa temporada, fueron muy marcadas las diferencias entre ambas densidades arbóreas, recibándose en promedio 72 y 33% de radiación, con respecto al pastizal, en los tratamientos ralo y denso, respectivamente. En la temporada 2000-2001, aumentó marcadamente la cobertura en todos los tratamientos, especialmente en las situaciones bajo copa. Esto significó una drástica reducción de la radiación incidente en cada tratamiento, que fue aproximadamente un 44% en el tratamiento ralo, y sólo un 20% en el denso. En el invierno de 2001 se podó gran parte de los árboles, por lo que la radiación aumentó en las situaciones bajo copa de ambos tratamientos, y disminuyó en las situaciones entre copas. Considerando las tres temporadas, puede decirse que el tratamiento ralo recibió siempre más del 30% (hasta un 78%) de radiación con respecto al pastizal, mientras que el denso, recibió menos de 40% de RFA. El tratamiento denso BC constituye el límite para la supervivencia de las dos especies estudiadas (*Stipa speciosa* y *Festuca pallescens*) (ver capítulo 3.4), por lo que podría concluirse que niveles de radiación menores al 15-20% de la RFA recibida en el pastizal son incompatibles con el desarrollo de estas especies.

Los resultados presentados aquí se obtuvieron en días claros, sin nubes, donde el aporte de la fracción de radiación difusa es poco significativo en comparación con la luz directa. Sin embargo, el efecto de la radiación difusa puede llegar a ser muy importante en sistemas silvopastoriles. Feldhake (2001) sostiene que en días con un nivel de nubosidad que reduce la radiación en un 25%, la radiación bajo las copas de *Robinia pseudoacacia* aumenta con respecto a la radiación que se recibe en los días soleados. Esto se debe al aumento de la radiación difusa en días nublados. Como resultado, las plantas creciendo bajo las copas, si bien reciben menor cantidad de luz que en las posiciones más alejadas del árbol, reciben niveles de radiación mucho más constantes en el tiempo debido al aporte de luz difusa. Dado que la eficiencia en el uso de la luz difusa por la vegetación es mayor que para la directa (Sinclair et al., 1992; Healey et al., 1998), esto puede explicar, al menos en parte, la persistencia de especies bajo sombra aún cuando reciben poca radiación directa. En el caso del sitio de estudio, no se evaluó el aporte de radiación difusa en días nublados, aunque se

presume que a lo largo de la temporada de crecimiento, éste no es demasiado significativo debido a la gran cantidad de días diáfanos que caracteriza las temporadas secas en la región.

En relación a la hipótesis inicialmente planteada, los resultados permitieron verificar la disminución de los niveles de radiación incidente a medida que aumenta la cobertura arbórea. Sin embargo, contrariamente a lo esperado, la magnitud de esta disminución fue levemente mayor en las situaciones Entre Copas que Bajo Copas debido al movimiento de sombras a altas latitudes.

2.2.3. MODELO TEORICO DE RADIACION

Los modelos simples desarrollados anteriormente surgen de mediciones de radiación bajo distintos niveles de cobertura arbórea realizadas en el área de estudio. Si bien este tipo de información tiene la ventaja de permitir conocer el promedio de radiación (sin tomar en cuenta las diferencias debidas a los días nublados) que recibieron las plantas a las cuales se les midieron otras variables tales como potencial hídrico o crecimiento, su utilidad es limitada para otro tipo de análisis. La posibilidad de realizar inferencias acerca de lo que podría llegar a ocurrir en otros sitios, ubicados en diferentes latitudes, sólo puede hacerse a través del desarrollo de un modelo teórico que tome en cuenta los movimientos de la Tierra en torno al sol y su influencia a distintas latitudes.

El siguiente modelo fue desarrollado a partir de información de geometría solar extraída principalmente de Jones (1992) y de Monteith & Unsworth (1990). El modelo fue inicialmente desarrollado utilizando macros del programa Excell (Windows, Microsoft, EEUU), para calcular la radiación total incidente y en el cono de sombra proyectada por un solo árbol, la ubicación de la sombra en una grilla ortogonal x-y y el tamaño de la sombra. Estas variables se pueden obtener para cualquier latitud, día del año, y en intervalos de media hora durante todo el día. El modelo sólo incluye la fracción de luz directa, por lo que predice la luz en forma más acertada para los horarios en los cuales ésta es la fracción dominante de la radiación total. La radiación difusa puede representar de un 10 hasta un 30% de la radiación total en días claros (Jones, 1992). A continuación se describe brevemente el desarrollo del modelo:

1- Cálculo de elevación solar ($\sin \beta$ o β)

La elevación solar β es el ángulo del sol sobre el horizonte. Se calcula un ángulo para cada una de las 24 horas de los 365 días del año.

$$\text{Sen}\beta = \cos \theta = \text{sen } \lambda * \text{sen}\delta + \cos \lambda * \cos\delta * \cos h \quad \text{Ec. 1}$$

Donde θ es el ángulo zenit del sol o complemento de la elevación solar; λ es la latitud del observador; y δ es la declinación solar, es decir, el ángulo entre el rayo solar y el plano ecuatorial (Ec.2).

$$\delta = 23,4 * \cos (160 * (t+ 10) / 365) \quad \text{Ec.2}$$

donde t_d es el número de día del año.

$$h = 15 * (t - t_0) \quad \text{Ec.3}$$

donde t es el tiempo en horas y t_0 es la hora del mediodía solar.

2- Cálculo de Irradiancia (I) sobre una superficie horizontal (ley del coseno de Lambert)

$$I = I_0 * \text{sen}\beta = I_0 * \cos\theta \quad \text{Ec. 4}$$

donde I_0 es la Irradiancia que llega a la atmósfera (Ec.5) y θ es el ángulo complementario a la elevación solar (diferencia entre la elevación solar y el Zenith).

$$I_0 = 1370 \text{ Watt m}^{-2} * \tau^m \quad \text{Ec.5}$$

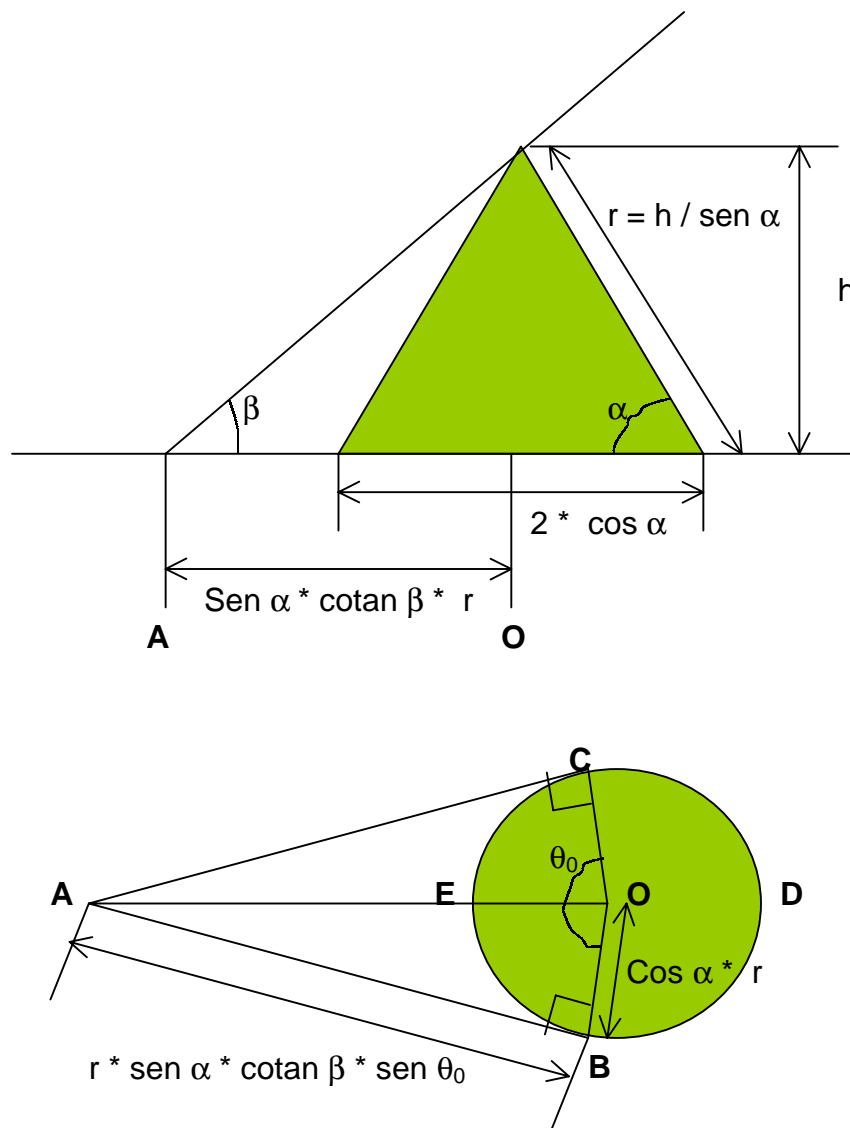
donde 1370 Watt m^{-2} es la constante solar (Φ); τ es la transmisibilidad de la atmósfera sin nubes, es decir, la fracción de la radiación solar que pasa cuando $m=1$ (varía entre 0,55 a 0,7; y puede ser un poco mayor en lugares más elevados), y m es la masa óptica aérea que es aproximadamente $= (P/P_0)/\text{sen } \beta$, donde P =presión atmosférica en el lugar, y P_0 =presión atmosférica a nivel del mar.

3- Cálculo de la irradiancia que llega al suelo luego de atravesar un árbol (I'), Ley de Beer

$$I' = I * e^{-k * IAF} \quad \text{Ec.6}$$

donde I es la irradiancia calculada anteriormente, k =coeficiente de extinción (que es aproximadamente 0,52 para las coníferas, según Pierce & Running, 1988), y IAF = índice de área foliar del árbol. Si bien k depende del ángulo de incidencia solar, en este modelo simple, se asume como constante.

4- Cálculo del área de la sombra que proyecta un cono (Acono)



Si el sol se encuentra encima del cono ($\beta > \alpha$), la sombra es la base del cono:

$$A_{\text{cono}} = \pi * r^2$$

Si $\beta < \alpha$, entonces el área del cono de sombra es igual a dos triángulos rectángulos AOB, donde

$$AO = \text{sen } \alpha * \text{cotan } \beta * r$$

$$BO = \text{cos } \alpha * r$$

$$AB = \text{sen } \alpha * \text{cotan } \beta * \text{sen } \theta_0 * r$$

$$A_{\text{cono}} = (AO * BO) / 2 * 2 = r^2 * \text{sen } \alpha * \text{cos } \alpha * \text{cotan } \beta \quad \text{Ec.7}$$

Si consideramos el tronco, el cono de sombra se desplazará a una distancia x de la base del mismo que puede calcularse:

$$x = h' / \operatorname{tg}\beta \quad \text{Ec.8}$$

donde h' es la altura del tronco.

A partir del modelo desarrollado en Excell, se puede obtener la luz que llega a una posición x-y determinada con respecto a un árbol, durante todo el día y a intervalos de media hora. Para ello se desarrolló el siguiente protocolo:

Dirección de la sombra

Se puede calcular la velocidad con que se mueve la sombra sobre el eje este-oeste (0-180° respectivamente), en base al número de horas de luz de cada día:

$$\text{Velocidad (en grados/hora)} = 180^\circ / n \quad \text{Ec.9}$$

donde n es el número de horas de luz, y es igual a:

$$n = \exp [(7,42 + 0,045 * \lambda) / 3600] * (\operatorname{sen} ((t_d + 79) * 0,01721)) + 12 \quad \text{Ec.10}$$

donde λ es la latitud y t_d es el día del año.

Conociendo la distancia de un punto a la base del árbol (d), se puede calcular la velocidad en metros por hora de la sombra a esa distancia del árbol (cuanto más cerca esté del árbol, más lentamente se moverá la sombra). Para ello, se calcula el perímetro (en metros) de una circunferencia considerando a d como su radio (Perímetro = $2\pi d$), y la velocidad en metros por hora equivalente a la calculada en grados por hora (Ec. 9 y 10) se obtiene por una regla de tres simple considerando la equivalencia entre 360° y el perímetro en m calculado para dicho valor de d . Para saber a qué hora estará el centro de la sombra sobre un punto a una distancia d de un tronco y con un ángulo entre este punto y el eje este-oeste ρ , se calcula cuántas horas (de acuerdo a la velocidad calculada con la Ec.9) tardará la sombra en llegar a cubrir ρ grados, y se suma este número de horas a la de salida del sol. En base al ancho de la sombra a la distancia d del tronco (ver Ec.11 más adelante), y la velocidad de movimiento de la misma en metros/hora, se puede saber por cuánto tiempo permanecerá la sombra en ese lugar.

Para calcular el ancho de la sombra a d metros del tronco se requieren la distancia a la que comienza la sombra (Ec. 8) y el tamaño del cono (Ec. 7). Se calcula la longitud L del cono = segmento AO (ver desarrollo de la Ec. 7), y se verifica la posición del punto con respecto al cono de sombra:

- se ubica dentro del cono si $d > x$ calculado en Ec. 8, y $d < (x+L)$
- se ubica fuera del mismo si $d > (x+L)$ o si $d < x$ calculado por Ec. 8.

En el primer caso (el punto considerado se encuentra dentro del cono de sombra), se calcula el ancho de la sombra en ese punto:

$$\text{Ancho de la sombra a la altura del punto} = L' \cdot 2 / \operatorname{tg} \varepsilon \quad \text{Ec.11}$$

donde $L' = \text{Distancia del punto a la punta del cono} = (L+x) - d$; $\varepsilon = \text{ángulo entre la base del cono y el lado} = \operatorname{arc} \operatorname{tg} (L \cdot 2 / \text{base cono})$

En una segunda etapa, se utilizó el programa MatLab para incorporar más árboles al cálculo de sombras, pudiendo utilizarse en el caso de disposiciones regulares de los mismos. Se desarrolló un programa en el cual se incorporan como datos de entrada: latitud, día del año, hora del día, área foliar, altura de copa de los árboles, altura total de los árboles, posiciones de los distintos árboles (en una grilla x-y), y el resultado es una matriz donde se indica la radiación que llega a cada punto. Se puede reiterar el protocolo para las distintas horas del día y un programa sencillo calcula la matriz sumatoria, es decir, una matriz donde se indica la integral de radiación a lo largo del día para los distintos puntos x-y. Las fórmulas de ubicación de las sombras utilizadas en Matlab se extrajeron de Quesada et al. (1987), habiéndose realizado algunas correcciones en la formulación de algunas de ellas.

Ubicación de la sombra en el espacio (fórmulas utilizadas en Matlab)

La ubicación de una sombra triangular en el sistema ortogonal x-y, donde y es el eje en la dirección del rayo solar, satisface el siguiente sistema de ecuaciones:

$$\text{Ec. a: } y \geq h \operatorname{cotg} \beta$$

$$\text{Ec. b: } y \leq (b/a \operatorname{cotg} \beta) x + (h+b) \operatorname{cotg} \beta$$

$$\text{Ec. c: } y \leq -(b/a \operatorname{cotg} \beta) x + (h+b) \operatorname{cotg} \beta$$

donde $\beta = \text{elevación solar}$; $h = \text{altura del tronco}$; $a = \text{radio de copa}$; $b = \text{altura de la copa}$.

Para ubicar dicha sombra en un plano ortogonal cuyo eje y coincida con el norte geográfico (en la dirección de las y positivas), hay que rotar el sistema de ejes anterior (en el cual el eje y se ubica en la dirección del rayo solar) $180^\circ + Z$, donde $Z = \text{azimuth}$.

Z= ángulo medido sobre el terreno formado entre el plano que contiene al ángulo de elevación solar y el norte (o sur) geográfico del meridiano que pasa por el punto donde se encuentra el observador. Con respecto al norte geográfico se calcula como:

$$\cos Z = (\text{seno } \delta - \text{seno } \lambda \text{ seno } \beta) / (\cos \lambda \cos \beta)$$

Este ángulo azimutal debe ser positivo a cero por la mañana, y negativo después del mediodía solar. Para ello se introduce un condicional en la fórmula.

La rotación de ejes mencionada más la traslación de los mismos de acuerdo con la posición x- y del árbol (antes se asumió que era cero-cero), se produce de acuerdo a las siguientes fórmulas:

$$x' = -(x-x_j) \cos Z + (y-y_j) \text{ seno } Z$$

$$y' = -(x-x_j) \text{ seno } Z - (y-y_j) \cos Z$$

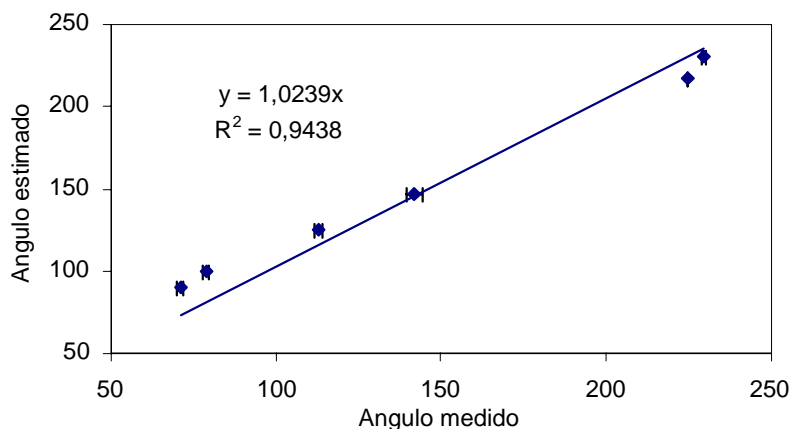
donde x' e y' pertenecen al sistema ortogonal universal, x e y son los valores de las variables en el sistema ortogonal inicial y x_j e y_j son las coordenadas de la posición del árbol.

Resultados y Discusión

En la figura 2.2.2.1 se presentan los ángulos del eje de las sombras (con respecto al norte geográfico) medidos en dos días (7 de diciembre y 17 de enero) y a distintas horas del día, y los ángulos estimados por el modelo teórico. Para la estimación se utilizó como mediodía solar las 13,25 hs, y las mediciones fueron realizadas con brújula a las 11, 12, 14, 15, 17 y 18 hs en las sombras de tres árboles a cada hora. Se corrigió el ángulo medido por la brújula, con respecto al norte magnético, para obtener el ángulo con respecto al norte geográfico (10° de diferencia en el año 2000). Los mayores errores de estimación se obtuvieron a las 17 y 18 hs, en las que el modelo asumió una duración mayor del día con respecto a las mediciones. Esto puede deberse a la fórmula de horas de luz utilizada (extraída de bibliografía) que utiliza parámetros estimados empíricamente y que posiblemente no se ajustan adecuadamente a la latitud en la que fueron hechas las mediciones. De todas maneras, se obtuvo un buen ajuste entre los valores medidos y estimados ($y = 1,024 x$; R^2 ajustado = 0,944) por lo que se considera que el modelo es útil para predecir la posición de las sombras durante la mayor parte del día. Con respecto a la longitud de las sombras, el modelo también predice satisfactoriamente esta variable ($y = 0,981 x$; R^2 ajustado = 0,9104, donde y = valor estimado y x el medido). En este caso, se introduce más error de estimación tanto en la medición de campo (altura de los árboles con clinómetro) como en la longitud de la sombra

que estima el modelo debido a la resolución espacial utilizada (1 m x 1 m). Por otro lado, la validación de la estimación de radiación por parte del modelo no pudo realizarse con los equipos de medición disponibles debido a que el presente modelo teórico sólo incluye la fracción de radiación *total* directa, mientras que los ceptómetros utilizados en las mediciones de campo miden radiación *fotosintéticamente activa* directa más difusa. Por otro lado, el modelo teórico requiere el conocimiento del índice de área foliar (IAF) y del coeficiente de extinción de radiación (k) de los árboles. Para las simulaciones presentadas (ver más adelante) se usó como aproximación un valor posible de IAF para pino ponderosa y un valor promedio de k para diversas especies de *Pinus*. Sin embargo, la adecuada estimación de ambos parámetros requiere de mediciones y del desarrollo de ecuaciones específicas para los árboles del sitio de estudio ya que la cantidad de área foliar que puede tener un árbol depende directamente de las condiciones ambientales del sitio (pluviometría, etc.) (Carey et al., 1998). A pesar de ello, debido a que se utilizaron fórmulas para la estimación de la radiación (Ley del coseno de Lambert y de Beer) ya validadas por otros autores, se considera que no es estrictamente necesario validar los valores de radiación que estima el modelo.

Figura 2.2.2.1. Validación del modelo teórico. Angulos del eje de la sombra con respecto al norte geográfico medidos y estimados por el modelo teórico. Se obligó a la función a pasar por el cero, siendo ése la ordenada al origen. Cada símbolo representa el promedio (\pm Desvío Standard) de 3 mediciones.



En los dos mapas lumínicos ubicados al final del capítulo se presentan los resultados de dos simulaciones realizadas con el modelo teórico. Los mapas muestran las sumatorias de radiación (como porcentaje de la sumatoria en un lugar abierto) a lo largo de un día (entre las 8 y las 19 hs) en dos situaciones de iguales condiciones de plantación pero diferente latitud. Las condiciones fueron las siguientes: plantación a 5 m x 6 m (333 árboles ha⁻¹); altura de los

árboles: 13 m; altura de copa: 6 m; índice de área foliar: 4. En el sitio más tropical (al norte del trópico de Capricornio), y para la fecha simulada (principios de verano), las sombras se ubican hacia el norte de los árboles debido a que el sol pasa por el trópico, es decir, al sur de los mismos. Asimismo, y debido a que el sol se desplaza más verticalmente, las sombras se concentran más en los sitios “bajo” que “entre” copas. Por el contrario, y tal como se midió en el ensayo silvopastoril de Patagonia, a latitudes de 40° S, las sombras se desplazan al sur de los árboles, por lo que quedan más sombreados los espacios entre copas que aquellos bajo copas.

En conclusión, el modelo teórico presentado, con el grado de desarrollo alcanzado, es útil para simular distintos arreglos espaciales de plantación y tratamientos silvícolas (distintos grados de poda cambiando el índice de área foliar), a distintas latitudes. Esta información es de utilidad en el diseño y manejo de sistemas silvopastoriles. La predicción de variables como el crecimiento de las plantas requiere, sin embargo, modelos más complejos que incluyan el cálculo de radiación difusa.

Referencias:

Bazzaz F.A. 1996. Plants in changing environments: linking physiological, population, and community ecology. Cambridge Univ. Press, England.

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.

Cannell M.G.R. & Grace J. 1993. Competition for light: detection, measurement and quantification. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 1969-1979.

Carey E.V., Callaway R.M. & Delucia E.H. 1998. Increased photosynthesis offsets costs of allocation to sapwood in an arid environment. *Ecology* 79(7): 2281-2291.

Feldhake C.M. 2001. Microclimate of a natural pasture under planted *Robinia pseudoacacia* in Central Appalachia, West Virginia. *Agroforestry Systems* 53: 297-303.

Healey K.D., Rickert K.G., Hammer G.L. & Bange M.P. 1998. Radiation use efficiency increases when the diffuse component of incident radiation is enhanced under shade. *Australian Journal of Agricultural Research* 49: 665-672.

Jones H.G. 1992. Plants and Microclimate. A quantitative approach to Environmental Plant Physiology. Second Edition. Cambridge Univ. Press, England. 428 pp.

Kuuluvainen T. & Pukkala T. 1987. Effect of crown shape and tree distribution on the spatial distribution of shade. *Agricultural and Forest Meteorology* 40: 215-231.

Lauenroth W.K., Urban D.L., Coffin D.P., Parton W.J., Shugart H.H., Kirchner T.B. & Smith T.M. 1993. Modelling vegetation structure-ecosystem process interactions across sites and ecosystems. *Ecological Modelling* 67: 49-80.

Martens S.N., Breshears D.D. & Meyer C.W. 2000. Spatial distributions of understory light along the grassland/forest continuum: effects of cover, height, and spatial distribution of tree canopies. *Ecological Modelling* 126 (1): 79-93.

Meloni S. & Sinoquet H. 1997. Assessment of the spatial distribution of light transmitted below young trees in an agroforestry system. *Ann. Sci. For.* 54: 313-333.

Monteith J.L. & Unsworth M. 1990. *Principles of Environmental Physics*. 2nd Ed. Arnold, 291 pp.

Monteith J.L. 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 9: 747-766.

Neter J. & Wasserman W. 1974. *Applied Linear Statistical Models. Regression, Analysis of Variance, and Experimental Design*. R.D.Irwin Inc., Illinois, EEUU.

Pierce L.L. & Running S.W. 1988. Rapid estimation of coniferous forest leaf area index using a portable integrating radiometer. *Ecology* 69: 1762-1767.

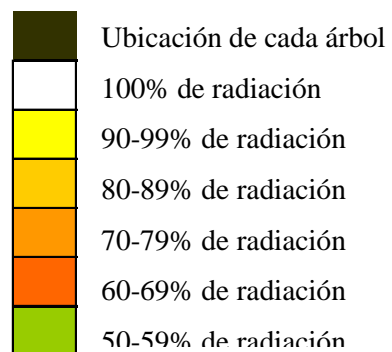
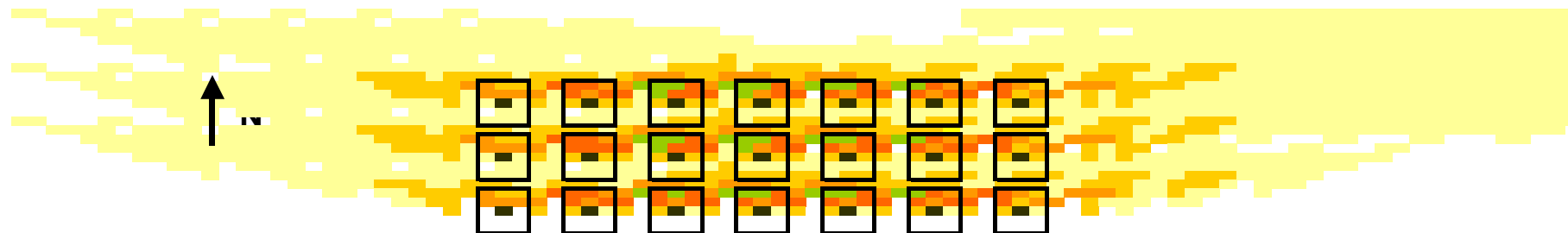
Pukkala T., Becker P., Kuuluvainen T. & Oker-Blom P. 1991. Predicting spatial distribution of direct radiation below forest canopies. *Agricultural and Forest Meteorology* 55: 295-307.

Quesada F., Somarriba E. & Vargas E. 1987. Modelo para la simulación de patrones de sombra de árboles. Serie Técnica-Informe Técnico 118, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), Costa Rica, 91 pp.

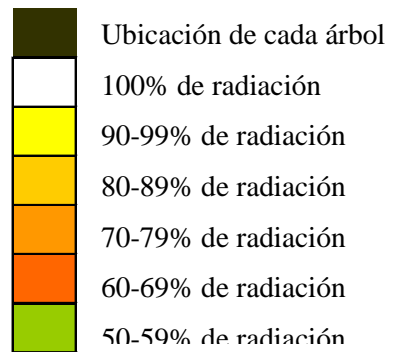
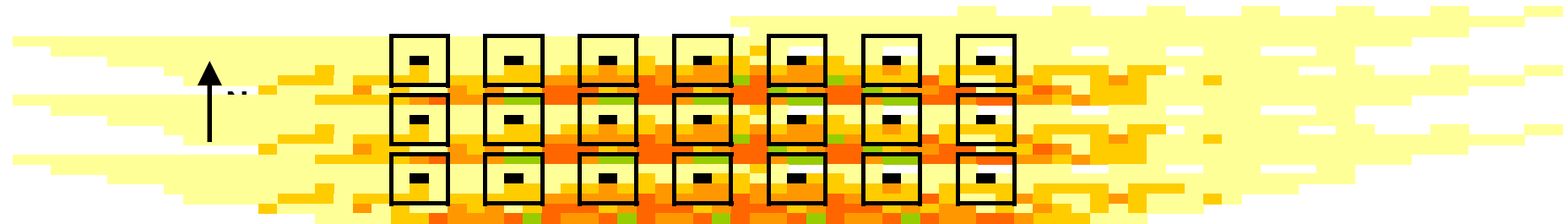
Sinclair T.R., Shiraiwa T. & Hammer G.L. 1992. Variation in crop radiation-use efficiency with increased diffuse radiation. *Crop Science* 32: 1281-1284.

Zar J.H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall Int. Ed., USA, 662 pp y apéndice.

MAPA DE LA INTEGRAL DE RADIACION DIARIA (8-19 HS) CORRESPONDIENTE A UNA PLANTACION DE PINO CON 333 ARBOLES/HA (4 M X 5 M). ALTURA DE LOS ARBOLES: 13 M, ALTURA DE COPA: 6 M, IAF: 4: FECHA: 21 DE DICIEMBRE. LATITUD: 10°SUR. (cada cuadrado representa 1 m x 1m)



MAPA DE LA INTEGRAL DE RADIACION DIARIA (8-19 HS) CORRESPONDIENTE A UNA PLANTACION DE PINO CON 333 ARBOLES/HA (4 M X 5 M). ALTURA DE LOS ARBOLES: 13 M, ALTURA DE COPA: 6 M, IAF: 4: FECHA: 21 DE DICIEMBRE. LATITUD: 40°SUR. (cada cuadrado representa 1 m x 1m)



CAPITULO 3- RESPUESTA DE LOS PASTOS A
DISTINTAS DISPONIBILIDADES DE RECURSOS
EN SISTEMAS SILVOPASTORILES

3- RESPUESTA DE LOS PASTOS A DISTINTAS DISPONIBILIDADES DE RECURSOS EN SISTEMAS SILVOPASTORILES

En el presente capítulo se presentan los resultados relativos a distintas variables de las plantas que pueden cambiar en respuesta a la variación en la disponibilidad de recursos en los distintos microsítios. En algunos casos, son variables de respuesta que integran los efectos negativos y/o positivos de la presencia de árboles. En otros, si bien tienen esta misma característica, a la vez son variables cuyo cambio contribuiría a la aclimatación de los individuos a la sombra. Como ejemplo del primer tipo, se estudió el estado hídrico y el crecimiento de las plantas en los distintos tratamientos de cobertura arbórea. El segundo tipo de variables incluye la asignación de biomasa entre estructuras aéreas y subterráneas, el área foliar específica, y la arquitectura de las matas. Puede considerarse, además, que el crecimiento es una variable que integra los cambios o variaciones que hayan ocurrido en todas las demás. Las hipótesis planteadas fueron:

- El estado hídrico de los pastos es mejor a medida que aumenta la cobertura arbórea, especialmente en los meses o temporadas más secas.
- La asignación de biomasa cambia en las matas creciendo a la sombra, las cuales asignan mayor cantidad del carbono fijado a hojas (y por lo tanto, menos a raíces) que plantas creciendo a pleno sol, de manera de aumentar la superficie de captación de luz. El mejor estado hídrico de las plantas bajo sombra contribuye al cambio en asignación de biomasa en el mismo sentido.
- El área foliar específica de las matas creciendo bajo sombra es mayor que en las matas de sol.
- La arquitectura de las matas de sombra se modifica de manera de aumentar la captación de luz, a través de la disminución en el ángulo de las hojas con respecto a la horizontal.
- El crecimiento de las plantas de *F. palleescens* es similar bajo sombra que a pleno sol debido a que, para esta especie, el agua es un recurso más limitante que la radiación. En contraste, el crecimiento de *S. speciosa* es menor a medida que aumenta la cobertura arbórea debido a que la radiación es más limitante que el agua para esta especie.

3.1- ESTADO HÍDRICO

Introducción:

El agua es crucial para el desarrollo de las plantas debido a que interviene en todos sus procesos fisiológicos y constituye entre un 80-95% de la biomasa de los tejidos no leñosos (Lambers et al., 1998). Las partes aéreas de las plantas pierden agua continuamente por evaporación o transpiración, por lo que el establecimiento de relaciones hídricas apropiadas es fundamental para su supervivencia (Larcher, 1995). La demanda de agua por parte de las plantas es enorme, ya que si bien incorporan más del 90% de los nutrientes absorbidos y entre 10 y 70% del C fijado en nuevos tejidos, menos del 1% del agua absorbida es retenida en biomasa (Lambers et al., 1998). Para cumplir con esta alta demanda, que es una consecuencia inevitable de la fotosíntesis, las plantas extraen agua del suelo. El estado hídrico de los suelos, las plantas y la atmósfera se describe comúnmente en términos de su Potencial Agua, el cual es una medida de la energía libre para realizar un trabajo (e.g. Lambers et al., 1998). La disponibilidad de agua para una planta debe ser juzgada no sólo a partir de parámetros del suelo, sino también a partir del potencial agua de la hoja bajo condiciones de estado estacionario o de equilibrio (potencial agua de pre-alba). Este valor es especialmente informativo ya que se corresponde aproximadamente con el potencial agua de la rizósfera (Larcher, 1995). Así, numerosos estudios han utilizado esta variable para evaluar patrones de competencia o complementariedad en el uso de los recursos hídricos entre distintas formas de vida (e.g. Le Roux & Bariac, 1998). Asimismo, Myers (1988) propuso utilizar la integral del potencial agua de pre-alba a lo largo de todo el período de crecimiento, en lugar de los valores puntuales, como una medida que se correlaciona mejor con los patrones de crecimiento a largo plazo. Similarmente, el uso de la integral de potencial agua como medida del estrés acumulado, se correlacionó mejor con los valores de conductancia estomática en dos especies de *Eucalyptus*, que los valores de potencial agua correspondientes a la fecha de medición (White et al., 1999).

Como se ya mencionó, las hojas pierden agua indefectiblemente a través de sus estomas como consecuencia del proceso de fotosíntesis en las células del mesófilo; por ello, los estomas realizan el control a corto plazo de mayor importancia sobre las relaciones hídricas de las plantas (Lambers et al., 1998). La tasa de transpiración depende de la apertura estomática y de la demanda atmosférica la cual, a su vez, es función de la radiación neta como

puede deducirse de la comúnmente utilizada ecuación de Penman-Monteith (e.g. en Jones, 1992, página 112-116). Por esta razón, en los ambientes más sombreados existe una menor demanda evaporativa, lo cual puede mejorar el estado hídrico de las plantas no sólo por tener una menor demanda para el proceso de transpiración sino también porque podrían tener mayor disponibilidad de agua en el suelo por una menor evaporación directa desde el mismo (e.g. Breshears et al., 1998; Joffre & Rambal, 1988). De acuerdo con esto, mediciones realizadas en el arbusto mediterráneo *Myrtus communis* creciendo en distintos ambientes lumínicos mostraron que las plantas de sombra presentaron valores de potencial agua siempre mayores en comparación con las plantas de sol, y que esto se debió a las menores pérdidas de agua por transpiración (Mendes et al., 2001). Sin embargo, otros estudios han mostrado que las plantas que proporcionan sombra pueden a la vez competir por el agua con las especies del sotobosque si sus sistemas radicales se superponen y si el recurso es limitante (e.g. De Montard et al., 1999). Por ello, el efecto neto que pueden ejercer los árboles sobre el estado hídrico de los pastos del sotobosque (balance de las interacciones de facilitación y competencia) va a depender en forma compleja del tipo de asociación (características fenológicas y estructurales de las especies) y época del año, es decir, de los cambios en los ambientes físico y biológico a través del tiempo (e.g. Callaway et al., 1991; Callaway & Walker, 1997).

En base a los antecedentes expuestos, el objetivo de esta parte del estudio fue conocer el estado hídrico y su variación estacional, de individuos de *Stipa speciosa* y *Festuca pallescens* creciendo bajo distintos grados de cobertura arbórea. De esta forma se intentó obtener una medida integrada de la disponibilidad de agua en el suelo y de la demanda evaporativa en los distintos micrositios y períodos dentro de la temporada de crecimiento.

Materiales y Métodos:

A fin de determinar el estado hídrico de individuos de *Stipa speciosa* y *Festuca pallescens* creciendo bajo distintos grados de cobertura arbórea, se les midió el potencial agua de pre-alba, en forma quincenal o mensual con una Cámara de Presión (PMS Instruments Co, Corvallis, USA). Las mediciones en *S. speciosa* se realizaron durante la temporada de crecimiento 1999-2000, y las realizadas en *F. pallescens*, durante 2000-2001 y 2001-2002.

Durante la primera temporada de medición, se muestrearon de 3 a 4 individuos creciendo en el pastizal, 350 pinos ha^{-1} bajo copa (350 BC), 350 pinos ha^{-1} entre copas (350 EC), 500 pinos ha^{-1} podados bajo y entre copas (500 P BC y 500 P EC, respectivamente), 500 pinos ha^{-1} sin podar bajo y entre copas (500 SP BC y 500 SP EC). En la segunda y tercera temporadas, se midieron 4-5 individuos en cada tratamiento, aunque en la última temporada no se midió en el tratamiento de 500 pinos ha^{-1} sin podar debido a la excesiva cobertura en el mismo. En todos los casos el potencial agua se midió en una lámina individual extraída de cada mata. Los individuos muestreados fueron distintos en cada fecha de medición, siendo elegidos al azar dentro de cada tratamiento. De cada individuo se extrajo un macollo cortado al nivel del suelo, se colocó en un sobre cerrado y se midió inmediatamente el potencial agua (no más de 5 minutos luego de cortado el macollo). Debido a la baja temperatura y alta humedad relativa en los horarios en que se realizaron las mediciones (entre 3:30-4:00 A.M. y el amanecer (5:00-7:00 A.M. dependiendo de la fecha)), aún en los meses del verano, no se consideró necesario envolver a las hojas a medir en bolsas plásticas.

A fin de determinar posibles diferencias en la humedad relativa del aire y la temperatura del mismo entre tratamientos (pastizal, 350 pinos ha^{-1} , 500 pinos podados ha^{-1} y 500 pinos sin podar ha^{-1}), estas variables fueron medidas en 4 oportunidades durante la primavera del año 2000 (ver en la sección de resultados las fechas y horas de medición). Ambas variables se midieron con un termohigrómetro digital (Thies Clima, Alemania) a 60 cm aproximadamente del suelo. En cada fecha y hora, se realizaron 3 mediciones en el pastizal y 6 en cada tratamiento forestado (3 bajo las copas y 3 entre copas de los árboles).

Las coberturas promedio en cada tratamiento y en cada año se presentan en la Tabla 3.1.1. Estas fueron determinadas mediante un densiómetro esférico (Robert Lemmon Forest Densimeters, USA, model A), midiendo en distintas posiciones dentro de cada parcela, y promediando las distintas lecturas. Para cada densidad arbórea y grado de poda de la plantación se midió la cobertura en 3 a 5 parcelas correspondientes, y dentro de las mismas, se midió la cobertura en 3 posiciones bajo copa y 3 entre copas determinadas al azar. A su vez, cada lectura individual del densiómetro fue el promedio de 4 mediciones sobre el mismo punto, en la dirección de los puntos cardinales.

Tabla 3.1.1: Coberturas arbóreas (Promedio y Desvío Standard) en los distintos tratamientos y temporadas de medición. BC= bajo copa; EC= entre copas; 350/500= árboles ha⁻¹, P=pinos podados, SP= pinos sin podar. Cada valor es el promedio de 3-5 réplicas.

	350 BC	350 EC	500 P BC	500 P EC	500 SP BC	500 SP EC
1999-00	41,8 (9,02)	31,8 (11,4)	72,3 (6,9)	63,2 (4,5)	96,4 (2,4)	72,6 (7,1)
2000-01	68,9 (11,5)	49,3 (4,7)	86,4 (6,7)	60,7 (3,4)	---	---
2001-02	66,3 (8,0)	62,5 (9,5)	75,0 (3,1)	69,8 (3,1)	---	---

Para cada tratamiento y temporada se calculó la integral de Potencial agua, según Myers (1988):

$$\int \Psi = \text{abs} [\sum (\Psi_i - c) n]$$

donde $\int \Psi$ = Integral de potencial agua; abs= valor absoluto; Ψ_i = es el potencial agua promedio para el intervalo de tiempo i; c= valor de potencial agua máximo medido en todo el período de medición (en el caso del presente estudio, cada temporada de crecimiento); n= número de días que conforman el intervalo de tiempo i.

A fin de determinar el estrés hídrico acumulado a la largo de todo un día, se midió el potencial agua de hojas de individuos de *F. pallescens* creciendo bajo distintos niveles de cobertura arbórea, en un día soleado de la temporada 2000-2001, cada una hora. Para ello, se seleccionaron 3 individuos al azar del tratamiento pastizal, 3 individuos del de 350 pinos ha⁻¹ y 3 individuos del de 500 pinos ha⁻¹, sin tomar en cuenta la posición BC o EC.

Para estimar la relación existente entre el potencial agua de la hoja y la tasa de transpiración de la misma, estas variables se midieron en individuos de los distintos tratamientos, a distintas horas durante un día en el mes de noviembre y otro día en diciembre de 2001. La tasa de transpiración se midió con un analizador de gases infrarrojo (Licor 6200, Lincoln, Nebraska, EEUU).

Análisis estadístico de los datos:

Los valores de potencial agua de pre-alba de los distintos tratamientos fueron comparados entre sí en cada fecha de medición mediante ANOVA y *tests* LSD ($\alpha=0,05$). Se utilizó este test para comparar los tratamientos debido a que, por ser menos estricto que el test

de Tukey utilizado en otras comparaciones, permite detectar pequeñas diferencias entre tratamientos.

Las mediciones de humedad relativa y temperatura del aire en los distintos tratamientos fueron comparados mediante ANOVA y posteriores *tests* de Tukey.

Con los datos provenientes de las matas de *F. palleescens* donde se midió el potencia agua de las hojas durante el día, se calculó la integral de potencial agua diaria para cada tratamiento (n=3) según la fórmula de Myers (1988) anteriormente mencionada. Se puso a prueba la hipótesis de que no existen diferencias entre tratamientos mediante ANOVA y posteriores *tests* de Tukey.

Las mediciones de potencial agua de la hoja y transpiración realizadas en matas de *F. palleescens* se correlacionaron mediante el índice de correlación de Pearson, para lo cual previamente se puso a prueba el supuesto de normalidad en la distribución de ambas variables (Zar, 1996).

Resultados y Discusión:

Temporada 1999-2000, estado hídrico de *S. speciosa*:

En la Tabla 3.1.2 se presenta la variación del potencial agua de equilibrio (pre-alba) de individuos de *S. speciosa* creciendo en los distintos tratamientos (promedios, desvíos standard y se indica si existen diferencias significativas entre tratamientos, *tests* LSD, $p < 0,05$, $n = 3-4$). La comparación entre tratamientos por fecha muestra que durante la primavera, cuando hay abundante agua en el perfil de suelo y a la vez la demanda atmosférica no es demasiado elevada, las plantas de los tratamientos con coberturas arbóreas altas presentaron diferencias significativas con respecto a las que se encontraban bajo coberturas menores: el 6/10 las plantas del tratamiento 500 SP EC tuvieron un mejor estado hídrico que las del resto de los tratamientos y el 21/10 las plantas del mismo tratamiento (500 SP EC) tuvieron potenciales agua más altos que las de ambos tratamientos con 350 pinos ha^{-1} . El 11/11 las matas creciendo BC y EC del tratamiento 500 SP tuvieron un mejor estado hídrico que las que estaban en el pastizal y en el resto de los tratamientos EC (350 EC y 500 P EC). El 23/11 las matas del 500 SP EC y del 500 P BC se encontraban en mejor estado hídrico que las de los tratamientos con menor cobertura arbórea (pastizal, 350 EC y 500 EC, Tabla 3.1.2).

Tabla 3.1.2. Potencial agua de pre-alba (promedio y desvío standard, en -MPa) medido en individuos de *S. speciosa* en los distintos tratamientos en la temporada 1999-2000. Distintas letras dentro de cada columna indican diferencias significativas entre tratamientos (LSD, $p < 0,05$). BC= bajo copa; EC= entre copas; P=pinos podados; SP= pinos sin podar; 350/500= árboles ha⁻¹.

Fecha	1999																	
	06-Oct		21-Oct		11-Nov		23-Nov		07-Dic		30-Dic							
Tratamiento	Prom.	DS	Prom.	DS	Prom.	DS	Prom.	DS	Prom.	DS	Prom.	DS						
350 BC	1,05	0,15	b	1,97	0,55	b	1,97	0,55	ab	1,50	0,52	abc	2,46	0,30	a	2,10	1,04	a
350 EC	1,14	0,14	b	2,07	0,23	b	2,07	0,23	b	2,17	0,31	c	1,73	0,51	a	2,00	0,87	a
500 BC	1,44	0,69	b	1,27	0,51	ab	1,27	0,51	ab	1,00	0,30	a	2,32	0,22	a	1,63	1,17	a
500 EC	1,45	0,63	b	1,52	0,16	ab	1,52	0,16	b	1,97	0,47	c	1,84	0,48	a	1,20	0,20	a
500SP BC	1,32	0,14	b	1,21	0,51	ab	1,21	0,51	a	1,13	0,32	ab	2,37	0,19	a	1,80	0,30	a
500SP EC	0,69	0,09	a	0,96	0,54	a	9,6	0,54	a	0,97	0,23	a	2,07	1,15	a	1,18	0,58	a
Pastizal	1,20	0,20	b	1,40	0,72	ab	1,40	0,72	b	1,83	0,86	bc	1,88	0,83	a	1,60	0,70	a

Fecha	2000																	
	12-Ene		27-Ene		12-Feb		02-Mar		30-Mar		13-abril							
Tratamiento	Prom.	DS	Prom.	DS	Prom.	DS	Prom.	DS	Prom.	DS	Prom.	DS						
350BC	2,03	1,01	a	2,13	0,25	a	1,70	0,44	ab	3,05	0,50	b	0,56	0,15	ab	2,02	0,54	c
350EC	2,60	0,30	a	1,77	0,32	a	2,38	0,12	ab	2,13	0,18	ab	0,45	0,11	a	2,4	0,31	cd
500BC	2,67	0,21	a	2,07	0,21	a	1,13	0,67	a	2,31	0,92	ab	1,04	0,43	b	1,05	0,20	be
500EC	2,80	0,20	a	2,23	0,57	a	2,13	0,18	ab	2,05	0,39	ab	0,76	0,41	ab	1,26	0,10	b
500SP BC	2,17	0,85	a	2,17	0,55	a	1,47	0,89	ab	1,86	0,13	ab	0,89	0,39	ab	0,48	0,29	a
500SP EC	2,10	0,20	a	2,33	0,76	a	2,55	1,52	b	1,30	0,91	a	0,53	0,14	ab	0,57	0,24	ae
Pastizal	2,33	0,32	a	2,47	0,31	a	2,03	0,31	ab	2,06	1,09	ab	0,52	0,13	ab	2,89	0,22	d

Durante los meses de diciembre y enero, no se detectaron diferencias significativas entre ningún tratamiento, estando todas las plantas con valores de potencial agua muy bajos. En febrero, las únicas diferencias significativas se detectaron entre las plantas del tratamiento 500 P BC y las del 500 SP EC, estando en mejor estado hídrico las del primer tratamiento. A principios de marzo, las plantas del 500 SP EC tuvieron potenciales agua más altos que en el tratamiento 350 BC, mientras que a fines de marzo las plantas del 350 EC estuvieron en mejor estado hídrico que las del tratamiento 500 P BC. Estos resultados indican que durante los momentos con abundante agua en el perfil de suelo las plantas de tratamientos con coberturas relativamente altas (500 P BC y 500 SP EC) tendieron a estar mejor que en los tratamientos con menor cobertura, posiblemente debido a la disminución de la demanda evaporativa sumada a la abundancia del recurso agua. Sin embargo, en la época más seca de la estación de crecimiento (diciembre y enero), todos los pastos estuvieron igualmente estresados, indicando que la disminución de la demanda bajo los árboles no fue suficiente para compensar los altos déficits hídricos en la atmósfera y/o el suelo. Cuando comenzaron las lluvias de principios de otoño, el potencial agua de todos los pastos aumentó (ver valores del 30 de marzo en comparación con fechas inmediatas anteriores, Tabla 3.1.2), aunque se verificó una tendencia (no significativa estadísticamente) que mostraba que los que se hallaban bajo las copas de los pinos tardaron un poco más en recuperarse en comparación con los pastos de la misma densidad arbórea que estaban entre copas. Esto podría estar ligado a los efectos de la interceptación de agua por parte de los pinos que impidió la rápida recarga del suelo (ver capítulo 2.1). En el mes de abril, los pastos de casi todos los tratamientos con árboles se encontraron en mejor estado hídrico que en el pastizal abierto (Tabla 3.1.2), y su potencial agua fue significativamente mayor (mejor estado hídrico) a medida que aumentó la cobertura arbórea (500 SP > 500 P > 350 P > Pastizal).

En la Tabla 3.1.3, se presenta la integral de potencial agua para cada tratamiento, donde se puede observar el mejor estado hídrico acumulado de los individuos creciendo en los tratamientos con 500 pinos ha⁻¹ en comparación con el pastizal o bajo las coberturas menores (350 BC y EC). Asimismo, se puede observar que los pastos de los tratamientos 350 BC y EC presentaron un mayor estrés acumulado que los del pastizal. Esto podría deberse a que, en estas coberturas arbóreas bajas, la demanda atmosférica es casi tan alta como en el pastizal (ver valores de radiación en capítulo 2.2), y que a la vez

existe cierto grado de competencia por agua con los árboles. El balance de las interacciones es en este caso, a diferencia de los tratamientos más densos, negativo.

Tabla 3.1.3. Integral de potencial agua de pre-alba (en MPa.Días) para el período 6-Octubre de 1999 al 30-Marzo de 2000. Cada valor es el promedio de n=3-4.

	Int. Pot. Agua (MPa.días)
PASTIZAL	258,03
SSP 350-P, BC	276,67
SSP 350-P, EC	265,82
SSP 500-P, BC	235,02
SSP 500-P, EC	252,95
SSP 500-SP, BC	211,76
SSP 500-SP, EC	187,47

Los resultados presentados acerca del estado hídrico de individuos de *S. speciosa* indican que existen interacciones de facilitación por agua, al menos en algunos períodos de la temporada de crecimiento (al principio y al final de la misma) y bajo coberturas arbóreas relativamente altas. El balance positivo en estas situaciones podría deberse a una disminución de la demanda atmosférica bajo o entre las copas de los árboles, y/o a un mayor contenido de agua en el suelo (aunque de poca magnitud debido a que no fue detectado por las mediciones de TDR, ver capítulo 2.1). Esta posible mayor disponibilidad de agua en el suelo podría estar ligada a una menor evaporación bajo cobertura arbórea (Breshears et al., 1998) y/o al aporte de agua por ascenso hidráulico (Richards & Caldwell, 1987).

Temporada 2000-2001, mediciones en *F. palleescens*

En la Tabla 3.1.4 se presenta la variación del potencial agua de pre-alba (promedio y desvío standard) de individuos de *F. palleescens* creciendo en los distintos tratamientos de cobertura arbórea. A diferencia de la temporada 1999-2000, la presente temporada se caracterizó por una abundante disponibilidad de agua en el perfil superficial de suelo (ver capítulo 2.1), debido a lluvias periódicas durante todos los meses. Esto se vio reflejado en el buen estado hídrico de los pastos durante toda la temporada (comparar con valores de *Stipa* de la temporada anterior).

Tabla 3.1.4. Variación del potencial agua de pre-alba (en -MPa) medido en individuos de *Festuca pallescens* creciendo en los distintos tratamientos, en la temporada 2000-2001. Se presentan los promedios y desvíos standard de 4 individuos por tratamiento y fecha de medición. Letras diferentes dentro de cada columna indican diferencias significativas entre tratamientos (LSD, $p < 0,05$). BC= bajo copa; EC= entre copas.

Fecha	2000														
	29-Sept.			25-Oct			23-Nov			07-Dic		20-Dic			
Tratamiento	Prom.	DS		Prom.	DS		Prom.	DS		Prom.	DS	Prom.	DS		
350 BC	0,72	0,25	ab	0,56	0,48	a	0,32	0,05	a	0,48	0,32	a	0,39	0,26	a
350 EC	0,56	0,11	ab	0,54	0,12	a	0,33	0,20	a	0,50	0,20	a	0,45	0,11	ab
500 P BC	0,43	0,08	a	0,41	0,23	a	0,54	0,05	ab	0,49	0,15	a	0,36	0,08	a
500 P EC	0,54	0,17	ab	0,39	0,15	a	0,44	0,18	a	0,44	0,15	a	0,43	0,13	ab
500 SP BC	0,70	0,19	ab	0,71	0,40	a	0,23	0,13	a	0,66	0,19	a	0,29	0,24	a
500 SP EC	0,42	0,15	ab	0,35	0,41	a	0,28	0,24	a	0,84	0,47	a	0,35	0,07	a
PASTIZAL	0,74	0,24	b	0,42	0,16	a	0,82	0,37	b	0,50	0,13	a	0,74	0,25	b

Fecha	2001																	
	11-Ene			25-Ene			07-Feb		20-Feb		06-Mar		04-Abr					
Tratamiento	Prom.	DS		Prom.	DS		Prom.	DS	Prom.	DS	Prom.	DS	Prom.	DS				
350 BC	0,78	0,10	c	0,41	0,06	a	0,28	0,06	a	0,60	0,26	ab	0,64	0,19	a	0,90	0,47	b
350 EC	0,35	0,14	ab	0,46	0,13	a	0,34	0,04	a	0,76	0,26	b	0,69	0,18	a	0,79	0,15	b
500 P BC	0,15	0,13	a	0,46	0,13	a	0,25	0,08	a	0,45	0,12	ab	0,70	0,34	a	0,56	0,04	ab
500 P EC	0,45	0,23	abc	0,40	0,09	a	0,27	0,04	a	0,49	0,02	ab	0,80	0,35	a	0,60	0,18	ab
500 SP BC	0,27	0,03	ab	0,39	0,07	a	0,31	0,06	a	0,31	0,06	a	0,59	0,14	a	0,56	0,09	ab
500 SP EC	0,63	0,40	bc	0,35	0,08	a	0,34	0,18	a	0,44	0,09	ab	0,66	0,14	a	0,61	0,16	ab
PASTIZAL	0,44	0,19	abc	0,34	0,00	a	0,27	0,03	a	0,58	0,35	ab	0,66	0,18	a	0,38	0,17	a

Al igual que en el caso de *Stipa speciosa*, hubo fechas en las que las plantas creciendo bajo cobertura arbórea relativamente alta se encontraron en mejor estado hídrico que bajo coberturas menores: el 29/9 las matas del tratamiento 500 P BC tuvieron mayores potenciales agua que las del pastizal; el 23/11 las matas del pastizal se encontraron en peor estado hídrico que en todos los tratamientos forestados excepto que en el 500 P BC; el 20/12 las plantas del pastizal también tuvieron potenciales agua más bajos que los tratamientos con mayor cobertura (350 BC, 500 P BC, 500 SP EC y BC); el 11/1 las matas del 500 P BC se encontraron en mejor estado hídrico que las del 350 BC y 500 SP EC, y en la misma fecha las plantas del 350 BC también se encontraron en peor estado hídrico que en los tratamientos 350 EC y 500 SP BC; el 20/2 las plantas del 500 SP BC presentaron potenciales agua significativamente mayores que las del 350 EC. El 4/4 se revirtió la tendencia anterior y las matas del pastizal tuvieron un mejor estado hídrico que en ambos tratamientos con 350 pinos ha^{-1} . En las otras 5 fechas de medición no se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (Tabla 3.1.4). De acuerdo con estos resultados, la integral de potencial agua a lo largo de toda la temporada (Tabla 3.1.5) muestra que existe una tendencia a un menor estrés acumulado en las plantas creciendo a altas coberturas arbóreas que en el pastizal o en el tratamiento 350 BC. El peor estado hídrico de las plantas en este último tratamiento podría deberse, nuevamente, a la gran demanda atmosférica en el mismo (similar a la del pastizal) acompañada de competencia por agua con los árboles.

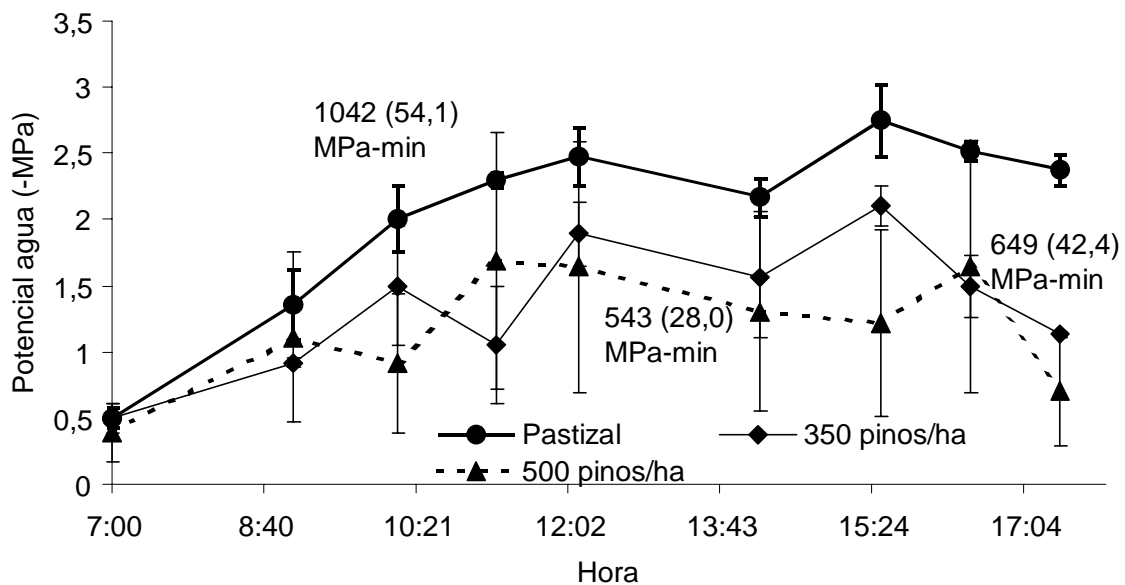
Tabla 3.1.5. Integral de potencial agua para la temporada 2000-2001 (correspondiente a los valores presentados en la Tabla 3.1.4). Cada valor es el promedio de $n=4$.

Integral de Potencial Agua	
(MPa.días)	
350 BC	73,7
350 EC	67,7
500 BC	53,6
500 EC	60,7
Pastizal	72,7

La variación del potencial agua de las hojas de individuos de *F. palleescens* creciendo en distintos tratamientos, durante todo un día, se muestra en la figura 3.1.1. En la misma figura se presenta la integral de potencial agua *diaria*, mostrando una

tendencia a la disminución del estrés a medida que aumenta la cobertura arbórea. Las diferencias en la integral diaria de potencial agua de las hojas fueron significativas entre las plantas del pastizal y las de los dos tratamientos con árboles (350 P y 500 P, ANOVA, *test* de Tukey, $p < 0,05$). Sin embargo, no se detectaron diferencias significativas entre las integrales de potencial agua diaria de los tratamientos forestados (*test* de Tukey, $p > 0,05$). Los mayores valores de potencial agua (menos negativos) correspondieron siempre a hojas que estaban sombreadas en el momento de la medición.

Figura 3.1.1: Potencial agua de hojas de *F. pallescens* creciendo en distintos tratamientos, a distintas horas del día. Cada punto es el promedio (\pm error standard) de 3 individuos (los mismos 3 individuos de cada tratamiento se midieron a lo largo del día). En la misma figura se indica la integral diaria del potencial en cada tratamiento (promedio y error standard; $n=3$).



El potencial agua de las hojas (en valor absoluto) se correlacionó positivamente con la tasa de transpiración de las mismas (r de Pearson= 0,774; $p < 0,05$; $n=23$; figura 3.1.4). Esto indica que las diferencias en el potencial agua de las hojas en los distintos tratamientos pueden reflejar diferencias en las tasas de transpiración debidas a diferencias en la demanda evaporativa. En este sentido, los datos de temperatura del aire y humedad relativa en los distintos tratamientos sólo mostraron diferencias significativas (ANOVA, Tukey, $p < 0,05$) entre algunos tratamientos en dos de las cuatro oportunidades en las que se midieron estas variables (Tablas 3.1.6 y 3.1.7): el 17 de

octubre de 2000 a las 11:30 hs. la HR fue mayor y la temperatura del aire menor en el tratamiento con 500 pinos ha^{-1} sin podar que en todos los otros tratamientos, y el 25 de octubre a las 13:30 hs., la HR en el tratamiento 500 SP fue mayor que en el resto de los tratamientos, y la temperatura del aire fue significativamente mayor en el pastizal que en todos los tratamientos forestados. Sin embargo, las mediciones realizadas a la mañana y mediodía del 23 de noviembre no mostraron diferencias entre tratamientos. Esto indicaría que en algunas oportunidades puede llegar a haber una menor demanda evaporativa en los tratamientos con árboles que en el pastizal, ya sea por una mayor HR (especialmente bajo coberturas arbóreas altas) y/o una menor temperatura del aire. Sin embargo, las grandes diferencias en los niveles de radiación incidente en los tratamientos forestados (por ejemplo, ver figura 2.2.1.1), particularmente en ambos tratamientos con 500 pinos ha^{-1} , podado y sin podar, sugieren que la disminución de la radiación sería la principal responsable de la menor demanda evaporativa bajo cobertura arbórea. Mediciones realizadas en una especie herbácea tropical creciendo bajo cobertura arbórea también mostraron diferencias diarias en la marcha de potencial agua entre tratamientos (plantas sombreadas vs. plantas creciendo a cielo abierto), a pesar de que no se encontraron diferencias en los valores de equilibrio o pre-alba (Cruz et al., 1993). Este mejor estado hídrico diario pudo ser la causa, en el mencionado estudio, de la mayor captura de nutrientes en las plantas creciendo a la sombra de los árboles, y en consecuencia, de su crecimiento similar con respecto a las plantas del pastizal abierto, a pesar de recibir mucha menos radiación (Cruz et al., 1993).

Figura 3.1.2: Tasa de transpiración vs. potencial agua de hojas de *F. pallescens* creciendo bajo distintas coberturas arbóreas y a distintas horas del día. Coeficiente de correlación de Pearson: 0,77 ($p < 0,05$; $n = 23$). Cada símbolo representa una medición individual.

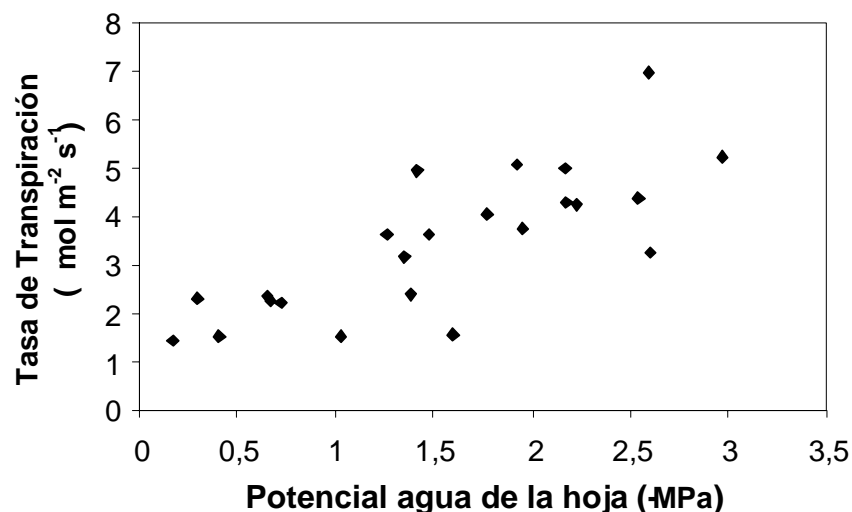


Tabla 3.1.6. Humedad relativa del aire medida en los distintos tratamientos: 350 pinos ha⁻¹; 500 pinos podados ha⁻¹; 500 pinos sin podar ha⁻¹ y pastizal. En los tratamientos forestados cada valor es el promedio y desvío de 6 mediciones (3 bajo copas y 3 entre copas), en el pastizal se tomaron 3 mediciones por fecha y hora. Letras diferentes dentro de cada fila indican diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA, Tukey, p< 0,05).

HUMEDAD RELATIVA DEL AIRE									
Fecha	Hora	350 P		500 P		500 SP		PASTIZAL	
		Promedio	desvio	Promedio	desvio	Promedio	desvio	Promedio	desvio
17/10/00	11:30	25,5 a	2,2	25,9 a	1,0	31,5 b	3,5	25,6 a	0,8
25/10/00	13:30	20,3 a	1,0	23,7 b	0,9	21,7 a	1,5	20,5 a	0,9
23/11/00	09:30	32,8 a	0,8	33,0 a	1,8	34,2 a	1,6	36,5 a	4,8
23/11/00	13:30	20,7 a	2,3	19,0 a	0,9	21a	0,9	16,7 a	2,9

Tabla 3.1.7. Temperatura del aire medida en los distintos tratamientos: 350 pinos ha⁻¹; 500 pinos podados ha⁻¹; 500 pinos sin podar ha⁻¹ y pastizal. En los tratamientos forestados cada valor es el promedio y desvío standard de 6 mediciones (3 bajo copas y 3 entre copas), en el pastizal se tomaron 3 mediciones por fecha y hora. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA, Tukey, p< 0,05).

TEMPERATURA DEL AIRE									
Fecha	Hora	350 P		500 P		500 SP		PASTIZAL	
		Promedio	desvio	Promedio	desvio	promedio	desvio	promedio	desvio
17/10/00	11:30	22,0 a	1,6	21,0 a	1,0	18,5 b	0,3	21,4 a	1,0
25/10/00	13:30	24,5 a	0,6	26,1 a	0,4	26,9 a	0,6	28,3 b	1,5
23/11/00	09:30	12,8 a	1,7	11,2 a	1,2	12,1 a	0,5	13,7 a	0,4
23/11/00	13:30	21,2 a	2,4	20,1 a	1,2	19,0 a	0,8	20,6 a	0,9

Temporada 2001-2002, mediciones en *F. pallescens*

En la Tabla 3.1.8 se presentan los valores de potencial agua de pre-alba de individuos de *F. pallescens* creciendo en los distintos tratamientos en la temporada 2001-2002. En la misma se puede observar que los potenciales agua alcanzados por las plantas (especialmente las de los sistemas con árboles) fueron mucho menores que en la temporada anterior, más húmeda. La temporada 2001-2002 se caracterizó no sólo por menores precipitaciones, sino también por una mayor demanda atmosférica asociada

con muchos días soleados consecutivos y de altas temperaturas (ver apéndice al final del presente capítulo). Los valores de contenido de agua de suelo hacia el final de febrero fueron similares, es decir, en general, esta variable se comportó de forma similar en ambas temporadas. Sin embargo, en el verano 2000-2001, hubo una mayor fluctuación en el contenido de agua del suelo superficial debido a los eventos de lluvia periódicos.

En la temporada 2001-2002, las matas del pastizal (se muestrearon siempre matas de gran tamaño), presentaron casi siempre un buen estado hídrico, inclusive en el mes más seco (febrero). Posiblemente las matas de pequeño tamaño presentaron valores de potencial de pre-alba más bajos que los medidos, especialmente durante febrero, ya que el acceso al agua del suelo seguramente fue más restringido en estos individuos que en los de mayor tamaño.

Tabla 3.1.8. Variación del potencial agua de pre-alba (en -MPa) medido en individuos de *Festuca pallescens* creciendo en los distintos tratamientos, en la temporada 2001-2002. Se presentan los promedios y desvíos standard de 4-5 individuos por tratamiento y fecha de medición. Letras diferentes dentro de cada columna indican diferencias significativas entre tratamientos (LSD, $p < 0,05$). BC= bajo copa; EC= entre copas.

Fecha	2001				2002							
	30-Oct		23-Nov		18-Ene		12-Feb					
Tratamiento	Prom.	DS	Prom.	DS	Prom.	DS	Prom.	DS				
350 BC	0,48	0,14	a	0,17	0,04	a	0,81	0,09	bc	2,18	0,38	c
350 EC				0,16	0,04	a	0,55	0,13	a	1,82	0,60	c
500 BC	0,38	0,23	a	0,17	0,11	a	0,55	0,11	a	1,00	0,08	ab
500 EC				0,18	0,01	a	0,75	0,12	ab	1,22	0,21	b
PASTIZAL	0,22	0,21	a	0,17	0,10	a	0,99	0,21	c	0,60	0,16	a

Fecha	21-Feb		12-Mar			
	Prom.	DS	Prom.	DS		
350 BC	2,29	0,64	c	0,20	0,08	a
350 EC	2,17	0,49	c	0,22	0,06	a
500 BC	1,39	0,38	ab	0,20	0,08	a
500 EC	1,67	0,76	bc	0,40	0,14	b
PASTIZAL	0,78	0,31	a	0,21	0,05	a

Durante la primavera de 2001, y a diferencia de temporadas anteriores, no se detectaron diferencias significativas entre tratamientos. En el mes de enero las matas del pastizal tuvieron un peor estado hídrico que las de todos los tratamientos con árboles, excepto el tratamiento 350 BC. Las plantas de este último tratamiento sufrieron mayor estrés en el mes de febrero que las del resto de los tratamientos. Durante ese mismo mes

las matas del pastizal presentaron un mejor estado hídrico que las de los tratamientos con árboles, aunque no se diferenciaron de las del tratamiento con mayor cobertura (500 BC). En ese mes de mayor estrés hídrico las plantas que mejor estuvieron fueron las del pastizal, seguidas por las de los tratamientos con 500 pinos ha^{-1} , mientras que las de los tratamientos con 350 pinos ha^{-1} presentaron los mayores niveles de estrés. En el mes de marzo las matas del tratamiento con 500 pinos ha^{-1} EC presentaron valores de potencial más bajos (mayor estrés) que las de los otros tratamientos, aunque en todos los casos se produjo una recuperación del estado hídrico de las plantas en comparación con las mediciones de febrero.

Estos resultados muestran comportamientos contrastantes en temporadas con distintas condiciones climáticas. En la primera, más húmeda, el efecto general neto de los pinos con respecto al estado hídrico de los pastos fue positivo. En oposición a esto, y en contra de la hipótesis propuesta por Callaway & Walker (1997), la competencia por agua con los árboles se acentuó en temporadas secas, siendo el efecto neto negativo. Los resultados se contraponen también con la hipótesis inicialmente postulada en este trabajo ya que, en base a los antecedentes para otras especies (e.g. Callaway & Walker, 1997), se esperaba que la facilitación por agua tuviera mayor magnitud en las temporadas secas que en las húmedas. De todas maneras, y para poder relacionar estos resultados con los de crecimiento, hay que diferenciar los balances de las interacciones en las distintas etapas *dentro* de la temporada de crecimiento. Así, en primavera y verano temprano, los efectos son neutros o positivos. En febrero, cuando se produjo el pico de sequía (menor agua en el suelo y mayor demanda atmosférica), el efecto neto de los pinos sobre los pastos fue negativo. Cuando comenzaron las lluvias nuevamente (marzo) todos los pastos se recuperaron rápidamente. Esto indicaría que los efectos negativos se dan en la época de menor crecimiento de la especie a campo (verano). Sin embargo, es necesario profundizar sobre este aspecto debido a que datos de crecimiento bajo condiciones semi-controladas, con buena disponibilidad de agua en forma permanente, muestran que, con abundante agua en el suelo, *F. pallescens* tiene la capacidad de crecer en forma continua desde la primavera hasta el otoño (ver capítulo de crecimiento).

Los resultados obtenidos en el presente estudio se corresponden con los descritos para *Dactylis glomerata* creciendo en sistemas silvopastoriles con avellanos en Francia (De Montard et al., 1999), los cuales mostraron que en los períodos húmedos

(primavera), los árboles tuvieron un efecto positivo sobre los pastos. Por el contrario, en los períodos secos de la temporada, el potencial agua de los pastos creciendo cerca de la base de los árboles fue menor que el de los que estaban en posiciones más alejadas, atribuyéndose estas diferencias a la competencia por agua entre ambas formas de vida (De Montard et al., 1999). En ese caso, los resultados eran esperables debido a que el avellano es una especie arbórea de raíces poco profundas. Sin embargo, en el presente trabajo, no se esperaba que los pinos compitieran con los pastos en períodos de baja disponibilidad de agua en el suelo ya que se presumía que estos árboles, debido a su extenso sistema radical, extraerían agua principalmente de horizontes más profundos. Los resultados de contenido de agua del suelo (ver capítulo 2.1) se corresponden con los resultados de potencial agua de pastos en el sentido de que indican que los pinos son capaces de extraer agua de zonas profundas (y lo hacen hacia el final de la temporada), pero a la vez, extraen agua de horizontes superficiales de suelo.

Referencias:

Breshears D.D., Nyhan J.W., Christopher E.H. & Wilcox B.P. 1998. Effects of woody plants on microclimate in a semiarid woodland: soil temperature and evaporation in canopy and intercanopy patches. *International Journal of Plant Science* 159(6): 1010-1017.

Callaway R.M. & Walker L.R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78(7): 1958-1965.

Callaway R.M., Nadkarni N.M. & Mahall B.E. 1991. Facilitation and interference of *Quercus douglasii* on understory productivity in Central California. *Ecology* 72(4): 1484-1499.

Cruz P., Munier-Jolain N.M., Tournebize R & Sinoquet H. 1993. Growth and mineral nutrition in a *Dichanthium aristatum* sward shaded by trees. *Proceedings of the XVII International Grassland Congress*: 2056-2057.

De Montard F.X., Rapey H., Delpy R. & Massey P. 1999. Competition for light, water and nitrogen in an association of hazel (*Corylus avellana* L.) and cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.). *Agroforestry Systems* 43: 134-150.

Joffre R. & Rambal S. 1988. Soil water improvement by trees in the rangelands of Southern Spain. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.* 9(4): 405-422.

Jones H.G. 1992. Plants and Microclimate, a quantitative approach to Environmental Plant Physiology. 2nd. Ed. Cambridge Univ. Press. 428 pp.

Lambers H., Chapin III F.S. & Pons T.L. 1998. Plant Physiological Ecology. Springer-Verlag, N.Y. Inc. 540 pp.

Larcher W. 1995. Water Relations. En: Physiological Plant Ecology. 3^{ra} Ed. Springer, pp: 215-275.

Le Roux X. & Bariac T. 1998. Seasonal variations in soil, grass and shrub water status in a West African humid savanna. *Oecologia* 113: 456-466.

Mendes M.M., Gazarini L.C. & Rodrigues M.L. 2001. Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environments- effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations. *Environmental and Experimental Botany* 45: 165-178.

Myers B.J. 1988. Water stress integral- a link between short-term stress and long-term growth. *Tree Physiology*. 4: 315-323.

Richards J.H. & Caldwell M.M. 1987. Hydraulic Lift: Substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia (Berlin)* 73: 486-489.

White D.A., Beadle C.L., Sands P.J., Worledge D. & Honeysett J.L. 1999. Quantifying the effect of cumulative water stress on stomatal conductance of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus nitens*: a phenomenological approach. *Australian Journal of Plant Physiology* 26: 17-27.

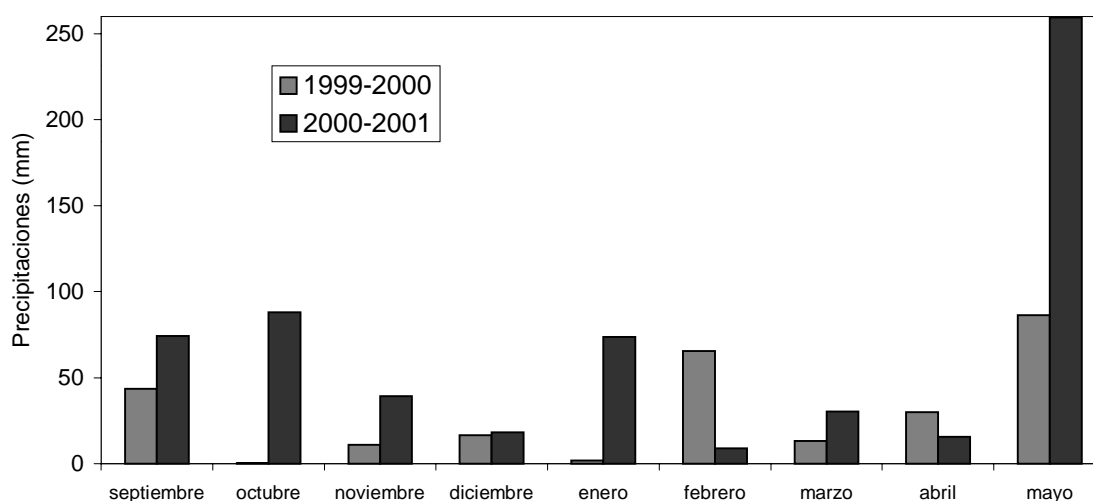
Zar J.H. 1996. Biostatistical Analysis. Prentice Hall Int. Ed., USA, 662 pp y apéndice.

APENDICE:

PRECIPITACIONES EN LAS TEMPORADAS 1999-2000 Y 2000-2001

En la figura 1 se presentan las precipitaciones mensuales registradas en las temporadas (períodos septiembre-mayo) 1999-2000 y 2000-2001 en la Estación Experimental Agropecuaria INTA Bariloche, a 100 km del sitio de estudio (Valle de Meliquina). Los datos fueron extraídos de Bustos (1999, 2000), y corresponden a las mediciones meteorológicas que se llevan a cabo diariamente en la mencionada institución. Puede observarse el mayor nivel de precipitaciones en la segunda temporada en comparación con la primera, excepto en los meses de febrero y abril.

Figura 1. Precipitaciones (mm) registradas en la EEA INTA Bariloche, a 100 km del área de estudio (Valle de Meliquina, Pcia. de Neuquén), temporadas 1999-2000 y 2000-2001.



CONDICIONES CLIMÁTICAS EN TEMPORADAS 2000-2001 Y 2001-2002.

Se utilizó información de temperatura del aire (media mensual y mínima mensual promedio) registrada en la EEA INTA Bariloche (Bustos, 2000, 2001 y 2002) para calcular el índice medio de déficit de humedad del aire (IMDH). Este índice se estimó modificando levemente la fórmula propuesta por De Montard et al. (1999), y consiste en la diferencia de presión de vapor a saturación a la temperatura media y la

presión de vapor a saturación a la temperatura mínima (Figura 2). En la figura 3 se presentan los datos de precipitaciones mensuales registradas en la misma estación del INTA, a 100 km del sitio de estudio.

Figura 2: Índice medio de déficit de humedad del aire (IMDH) estimado a partir de datos de temperatura media y mínima (promedios mensuales) registrados en INTA EEA Bariloche, Bariloche, Argentina. Temporadas 2000-2001 y 2001-2002.

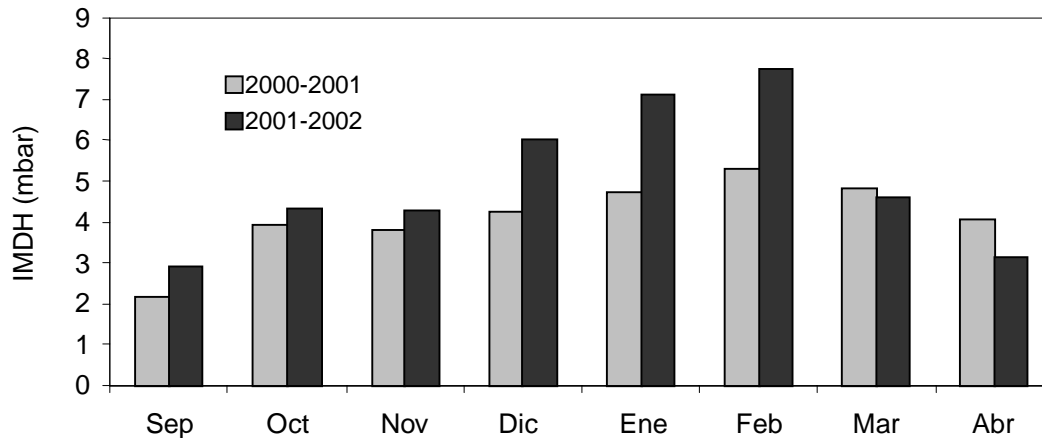
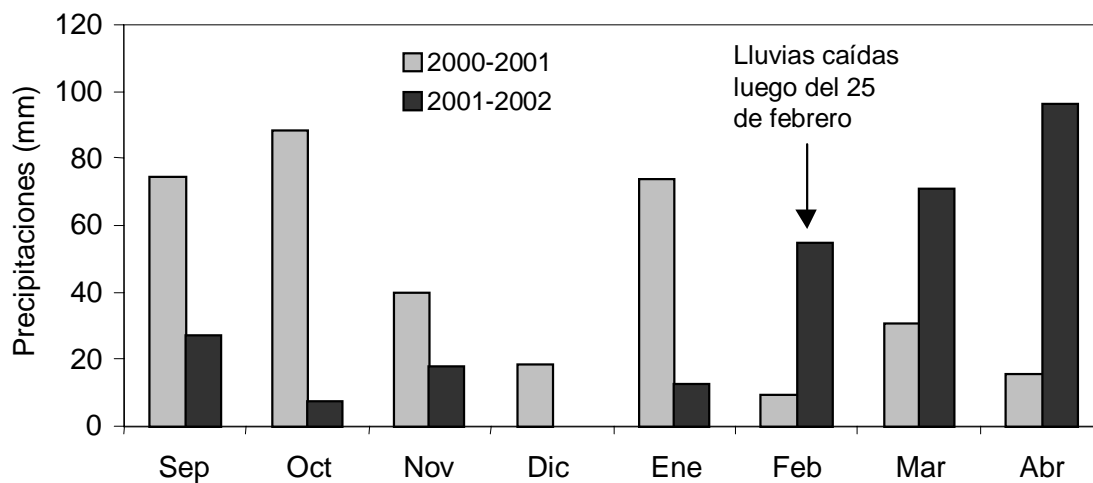


Figura 3: Precipitaciones mensuales registradas en INTA EEA Bariloche (a 100 km del área de estudio), Bariloche, Argentina. Temporadas 2000-2001 y 2001-2002.



Referencias:

Bustos, C. 1999. Datos meteorológicos, resúmenes mensuales del año 1999, de la EEA INTA Bariloche. Informes internos, INTA.

Bustos, C. 2000. Datos meteorológicos, resúmenes mensuales del año 2000, de la EEA INTA Bariloche. Informes internos, INTA.

Bustos, C. 2001. Datos meteorológicos, resúmenes mensuales del año 2001, de la EEA INTA Bariloche. Informes internos, INTA.

Bustos, C. 2002. Datos meteorológicos, resúmenes mensuales del año 2002, de la EEA INTA Bariloche. Informes internos, INTA.

3.2. ASIGNACIÓN DE BIOMASA Y ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA

Introducción

Las plantas pueden aclimatarse a su ambiente lumínico a través de procesos que ocurren en diferentes niveles: pueden cambiar la fracción de biomasa que invierten en estructuras aéreas y subterráneas; pueden ser capaces de variar la cantidad de área foliar por unidad de peso, alterando la anatomía foliar; o pueden cambiar la inversión relativa de nitrógeno entre los distintos componentes del aparato fotosintético (Evans & Poorter, 2001).

La teoría del “equilibrio funcional” (Brouwer, 1963 en: Poorter & Nagel, 2000) propone que las plantas aumentan la asignación hacia las estructuras aéreas si la ganancia de carbono se ve afectada negativamente por bajos niveles de los recursos “aéreos”, tales como radiación y CO₂. De manera similar, las plantas asignarían más biomasa a raíces a bajos niveles de recursos subterráneos, tales como agua en suelo o nutrientes. Una planta creciendo a pleno sol va a aumentar su tasa de fotosíntesis por unidad de peso, determinando un mayor consumo de agua y nutrientes debido a este crecimiento estimulado. En este caso, la teoría predice que la asignación a hojas va a decrecer y va a aumentar la asignación a raíces debido a que los recursos subterráneos pasarían a ser los más limitantes por su uso abundante. Para poner a prueba estas ideas, Poorter & Nagel (2000) hicieron un relevamiento de datos provenientes de la literatura, y concluyeron que en numerosos casos, las plantas no modificaron su fracción de masa foliar (FMF= proporción en peso de las hojas con respecto al peso total de la planta) bajo distintos ambientes lumínicos. Sin embargo, en promedio, los valores de FMF fueron menores para las plantas creciendo a altas intensidades lumínicas en comparación con las de sombra. En 130 observaciones provenientes de experimentos en los cuales se varió la disponibilidad de radiación, estos autores encontraron una reducción promedio del 4% (con un desvío de hasta 13%) en la FMF en plantas herbáceas creciendo bajo altas condiciones lumínicas en comparación con individuos creciendo a la sombra. La diferencia en la asignación hacia raíces en individuos creciendo con alta disponibilidad de agua en comparación con individuos con una baja disponibilidad de este recurso fue de menor magnitud (aproximadamente un 2%, con desvío de hasta 5%). Los mayores cambios en la asignación de biomasa a favor de raíces se produjeron en respuesta a la deficiencia de nutrientes. En base a estos resultados, los autores concluyeron que los cambios en la asignación de biomasa en los casos de limitación de agua son sólo modestos, pero aún así, y

considerando el resto de los recursos limitantes, existe coincidencia entre la dirección de la respuesta y las predicciones de la teoría del equilibrio funcional.

El segundo tipo de cambio ocurre a nivel de hoja, y consiste en la distribución de una determinada cantidad de biomasa en un área más grande o más pequeña. Las plantas que crecen con altas intensidades lumínicas, generalmente poseen hojas gruesas con un área foliar específica (AFE) baja (Björkman 1981 en: Evans & Poorter, 2001). Esto se debe principalmente a un aumento en el espesor del parénquima en empalizada en estas hojas (Lambers et al., 1998), lo cual aumenta el número de cloroplastos y la cantidad de enzimas fotosintéticas, incrementando así la capacidad fotosintética por unidad de área foliar. Sin embargo, el aumento de esta variable por unidad de área se obtiene al costo de disminuir la capacidad de capturar luz por unidad de biomasa en condiciones de baja intensidad lumínica. Sims & Pearcy (1994) han utilizado un modelo de simulación para poner a prueba los efectos de cambios en el AFE sobre el crecimiento relativo. Los resultados del modelo mostraron que los cambios en esta variable tienen un impacto mayor sobre el crecimiento bajo condiciones de sombra que a plena luz. Asimismo, Evans & Poorter (2001) proponen que bajo condiciones de sombra, los cambios en el AFE son mucho más importantes sobre la fotosíntesis diaria por unidad de peso que los cambios que puedan producirse en la asignación de nitrógeno.

Comparando distintas especies vegetales, y en particular especies herbáceas C3, se ha observado que existe una correlación significativa entre la tasa de crecimiento relativo de una especie y su área foliar específica ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$), aparentemente debido a que las de mayor AFE tendrían una mayor capacidad de interceptar luz compensando así su menor capacidad fotosintética por unidad de área (Lambers et al., 1998). Este hecho pone de manifiesto la importancia de esta variable morfológica, no sólo en relación con su aporte a la aclimatación a distintos ambientes lumínicos, sino también por sus implicancias con respecto al crecimiento en general.

Considerando los efectos relativos sobre el crecimiento que pueden llegar a tener los cambios en asignación de biomasa y en el AFE, Poorter & Nagel (2000) postulan que en general, los primeros serían sólo importantes en situaciones de deficiencia de nutrientes. Por el contrario, en los casos de deficiencia de agua y/o radiación, los cambios en asignación de biomasa tienen un efecto marginal sobre la capacidad de las plantas para aclimatarse a condiciones subóptimas de crecimiento. En el caso de condiciones lumínicas deficientes, los cambios en AFE tendrían el mayor impacto sobre el crecimiento relativo de las plantas.

En base a lo expuesto, el objetivo de este capítulo fue evaluar los posibles cambios en AFE en *Stipa speciosa* y *Festuca palleescens*, así como los posibles cambios en asignación de biomasa en la última especie, en individuos creciendo naturalmente en condiciones de pastizal abierto y bajo distintos grados de cobertura arbórea.

Materiales y Métodos

Asignación de biomasa:

A fin de determinar si existen cambios en la asignación de biomasa en plantas creciendo bajo situaciones contrastantes de nivel de sombreado, se extrajeron plantas de *F. palleescens* del pastizal y del sistema silvopastoril de 500 pinos ha⁻¹, en noviembre y diciembre de 2001. En ambos casos se muestrearon de 5 a 7 individuos por tratamiento, todos de un tamaño similar (aproximadamente 20 cm de diámetro externo). Tal como se indicó en la sección de Introducción donde se describió el ensayo general, el área de donde se extrajeron las plantas estaba clausurada al pastoreo y las matas poseían una historia de uso similar. Las plantas fueron extraídas con pala cuidando de no dañar las raíces. Para ello se excavó hasta 40-50 cm de profundidad del suelo, pudiendo recogerse la mayor parte de las raíces (90% aproximadamente). Las plantas se embolsaron en el campo y se llevaron al laboratorio para su lavado, separación de las distintas fracciones, secado y pesado. El lavado de las raíces se realizó con una solución saturada de cloruro de sodio (Caldwell & Ross, 1991). Las fracciones separadas y pesadas para estimar la asignación de biomasa fueron las de fracción aérea verde (hojas, incluyendo vainas y láminas, y tallos) y raíces. Se descartó el material amarillo y muerto en pie. Se estimó la proporción promedio, para cada tratamiento, de Raíz:Fracción Aérea y su inversa, Fracción Aérea:Raíz a partir de los pesos secos de ambas porciones de las plantas. La determinación de posibles diferencias significativas entre tratamientos, mediante *tests* de t de Student, se realizó a partir de los datos transformados logarítmicamente, según proponen Poorter & Nagel (2000) para este tipo de proporciones.

Area foliar específica:

Se estimó el área foliar específica ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ de hoja) de hojas de *Stipa speciosa* y *Festuca pallelescens* creciendo en distintos tratamientos (Pastizal, 350 pinos ha^{-1} , 500 pinos podados ha^{-1} (500 P), y 500 pinos sin podar ha^{-1} (500 SP)). Para ello, se recolectaron 5 hojas verdes de 10 matas por tratamiento y especie ($n=10$). Las matas poseían un tamaño de entre 25 y 50 cm de diámetro externo. Tanto las hojas dentro de cada mata como las matas dentro de cada tratamiento fueron seleccionadas al azar. Para ambas especies, los muestreos se repitieron en distintas épocas dentro de la temporada de crecimiento. Se muestrearon plantas diferentes en cada fecha. Las hojas (láminas y vainas) fueron llevadas a laboratorio donde se estimó el área foliar de las mismas a partir de mediciones realizadas con calibre digital y regla. A fin de facilitar el cálculo de área foliar, se cortaron y eliminaron los extremos más agudos de las hojas (porción distal) y se asumió que la forma de la porción medida era un cilindro. El área del mismo se calculó en base al largo de la hoja multiplicado por el perímetro de la sección circular de la hoja enrollada, estimado a partir de la medición del diámetro con calibre digital. Luego de la medición de área foliar, se secaron las hojas en estufa a 70°C y se pesaron. Cada pesado incluyó a las 5 hojas de cada mata y se realizó con una balanza digital con una precisión de 0,1 mg. Se calculó un valor promedio por tratamiento y especie (y en algunos casos, mes de medición). Las posibles diferencias entre tratamientos se pusieron a prueba mediante el *test* de t de Student cuando se compararon 2 tratamientos, o mediante ANOVA y posteriores *tests* de Tukey.

Resultados y Discusión

Asignación de biomasa:

En la Tabla 3.2.1. se presentan los valores promedio y desvíos standard de la proporción Raíz:Fracción Aérea medida en plantas de *F. pallelescens* de dos tratamientos extremos (pastizal y 500 pinos podados ha^{-1}). En la misma se puede observar que existió un cambio en la asignación de biomasa en los individuos creciendo bajo sombra en comparación con los del pastizal. La menor proporción de raíces en relación al peso de hojas y tallos era

una respuesta que podría esperarse debido a la disminución de la radiación, y/o a una mayor disponibilidad de agua y/o de nutrientes.

Tabla 3.2.1. Proporción Raíz: Fracción Aérea verde en individuos de *F. pallescens* creciendo en el pastizal abierto y en el sistema silvopastoril (SSP) de 500 pinos ha⁻¹ (n=5-7). DS= desvío standard.

		PASTIZAL	SSP	p (Test t, 1 cola, 2 colas)
Noviembre	Promedio	3,53	2,11	0,042; 0,084
	DS	1,62	0,60	
Diciembre	Promedio	3,09	1,58	0,048; 0,097
	DS	1,90	0,58	

Como se mencionó en la sección de “Introducción”, Poorter & Nagel (2000) concluyeron, a partir de una revisión de datos de bibliografía para un gran número de especies tanto herbáceas como arbóreas, que los mayores cambios se dan como respuesta a la disminución de la radiación y/o al aumento de los nutrientes, pero no a una mayor disponibilidad de agua. En el caso del sistema estudiado, la mineralización de nitrógeno fue menor a medida que aumentó la cobertura arbórea (Schlichter et al., datos no publicados), y por lo tanto, se puede suponer que no aumentó la fertilidad química del suelo en sistemas silvopastoriles con pino, al menos con respecto al nitrógeno. La disminución de los niveles de radiación en el tratamiento de 500 árboles ha⁻¹ fue descrita en el capítulo 2.2 y fue del orden del 75% (las plantas del sotobosque recibieron aproximadamente un 25% de la radiación recibida por las plantas del pastizal), por lo que es probable que ésta sea la causa primaria del cambio en la asignación de biomasa hacia las hojas. Este tipo de respuesta se ha descrito para un gran número de especies, incluyendo una del género *Festuca* (*F. arundinacea*, Allard et al., 1991). La magnitud del cambio en la asignación de biomasa fue mayor a los valores reportados por Poorter & Nagel (2000) en la mencionada revisión. Por esta razón es posible que exista una combinación de respuesta a la disminución de la radiación, pero a la vez, a un mejoramiento de las condiciones hídricas bajo sombra. Más allá de cuál sea la causa que origina el cambio, la menor proporción de raíces en las matas creciendo bajo sombra indica que el mejoramiento de las condiciones hídricas es mayor aún que el que puede deducirse de las mediciones de potencial agua en épocas con buena disponibilidad de agua en el suelo. Sin embargo, esta menor proporción de biomasa de raíces

podría ser también la causa del alto grado de estrés hídrico en las épocas con marcada sequía por una disminución de la capacidad competitiva de estos individuos. En este sentido, Cruz (1997) reporta que cambios en la misma dirección ocurridos bajo sombra en *Dichanthium aristatum*, una especie forrajera C4, implican una reducción severa de la capacidad de rebrote de las plantas luego de cortes, lo cual redundaría en una menor resistencia al pastoreo. Esto se debería a una disminución en la asignación de C a los órganos de reserva debido a que la planta prioriza el aumento del área foliar. Esto no se ha estudiado para *F. pallescens*, pero es uno de los aspectos fundamentales a evaluar en el futuro a fin de predecir la respuesta y viabilidad de esta especie como forrajera en sistemas silvopastoriles.

El cambio de asignación de biomasa que ocurre bajo sombra puede también analizarse a través de otras proporciones que son recomendadas por Poorter & Nagel (2000): proporción Fracción Aérea:Raíz y la fracción de biomasa de cada porción de la planta como proporción del peso total de la planta (en el presente estudio este total no incluye el material amarillo y muerto en pie). Las conclusiones que pueden realizarse a través de estas otras proporciones son las mismas que las mencionadas anteriormente. Sin embargo, se presentan en la Tabla 3.2.2 a modo informativo ya que en la bibliografía aparecen indistintamente unas u otras. Puede observarse que ocurre un cambio en asignación de biomasa del orden del 10% (diferencia entre fracciones de biomasa de la fracción aérea verde y de raíces entre tratamientos), valor considerablemente mayor al reportado para otras especies (Poorter & Nagel, 2000). Asimismo, los valores de las proporciones mencionadas (Tabla 3.2.2) son muy diferentes al promedio presentado por los mismos autores para especies herbáceas (n=500) que es 2,3 para la proporción Fracción Aérea:Raíz, 0,46 para la fracción de biomasa de porción aérea y 0,30 para la fracción de biomasa radical. En otro sitio de la región patagónica, Schulze et al. (1996) también midieron la proporción de biomasa aérea: subterránea en *Festuca pallescens*, y similarmente a los resultados presentados en este trabajo, la proporción fue de 0,243. En el mencionado estudio, el sitio era más árido que el correspondiente al presente trabajo (290 mm de precipitación anual), pero a la vez, se encontraba a mayor altura (1160 msnm) y más al sur (44° 52' S), por lo que el balance hídrico no sería tan desfavorable. Asimismo, los autores puntualizaron que la baja biomasa de hojas de *F. pallescens* podría deberse en parte al pastoreo. A pesar de ello, se considera que dichos resultados refuerzan la idea de que *F. pallescens* es una especie que asigna gran cantidad de C a la formación de raíces, siendo la biomasa de éstas siempre mayor que la de material verde presente en la planta.

Tabla 3.2.2. FBA: fracción de biomasa aérea (peso hojas verdes y tallos/ (peso hojas verdes+peso tallos+peso raíces)), FBR: fracción de biomasa radical (peso raíces/ (peso hojas verdes+peso tallos+peso raíces)) y proporción Fracción Aérea:Raíz medidas en individuos de *F. palleescens* creciendo en un pastizal abierto y en el sistema silvopastoril de 500 pies ha⁻¹. DS= desvío standard, n=5-7. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas entre tratamientos (*test* de t, 1 cola, p<0,05).

			FBA	FBR	F. Aérea:Raíz
Noviembre	Pastizal	Promedio	0,244 a	0,756 a*	0,336 a
		DS	0,080	0,080	0,149
	SSP	Promedio	0,335 b	0,665 a*	0,528 b
		DS	0,087	0,087	0,241
Diciembre	Pastizal	Promedio	0,289 a* *	0,711 a	0,441 a
		DS	0,118	0,118	0,244
	SSP	Promedio	0,404 a* *	0,596 b	0,710 b
		DS	0,090	0,090	0,378

* p=0,052

* * p=0,051

Area foliar específica

Mediciones realizadas en *S. speciosa*:

Los resultados de las mediciones de AFE llevadas a cabo en individuos de *S. speciosa* creciendo en los distintos tratamientos se presentan en la Tabla 3.2.3. Los resultados del análisis de la varianza (y posterior *Test* de Tukey) para los datos del mes de enero (año 2000) mostraron que existen diferencias significativas (p<0,01) entre el pastizal y las plantas de los tratamientos con pinos, pero que entre estos últimos, no hubo diferencias. En mayo del mismo año se volvieron a tomar muestras de hojas en los dos tratamientos más extremos (pastizal y SSP 500 pinos ha⁻¹ sin podar) y esta vez las diferencias entre ambos no fueron significativas (ANOVA, p=0,31). Sorprendentemente, cuando hubo diferencias entre las plantas del pastizal y las de los SSP (mes de enero), las hojas del pastizal fueron más livianas por unidad de superficie que las de los tratamientos con árboles. Asimismo, los valores de AFE de las matas del pastizal en enero y mayo fueron mucho mayores que los encontrados en *F. palleescens* (ver siguiente punto). Por el contrario, las plantas de *S. speciosa* creciendo en los SSP tuvieron AFE similares a las de *F. palleescens*. Los altos valores de AFE medidos en hojas de *S. speciosa* en enero se volvieron a encontrar en el mes de mayo indicando que no fueron el resultado de errores de medición, sino que verdaderamente están reflejando que esta especie

poseería hojas livianas por unidad de superficie en comparación con *F. pallescens*. Sin embargo, en general (promediando las plantas del pastizal y las de los SSP) los valores de AFE no difirieron demasiado de los reportados para otra especie de *Stipa* (*S. tenacissima*, AFE=15,8 m² kg⁻¹, Pugnaire & Haase, 1996). Debido a que la tendencia a que las hojas de *S. speciosa* sean más livianas en el pastizal que en los tratamientos sombreados es contraria a lo esperado, volvieron a recolectarse muestras en abril de 2002, en los tratamientos más extremos (Tabla 3.2.3). En esta oportunidad, los valores de AFE fueron similares a los de *F. pallescens* (alrededor de 10 m² kg⁻¹), y se presentaron diferencias significativas entre tratamientos (*test* de t, p<0,01) en el sentido esperado: las hojas del pastizal fueron más pesadas por unidad de superficie que en el SSP denso. Estas mediciones se diferencian también de las anteriores por la baja dispersión de los datos.

Los resultados indican que existe una gran variabilidad temporal en la variable AFE en *S. speciosa*, y que de acuerdo al momento de muestreo, las conclusiones pueden llegar a ser muy diferentes. Estas posibles diferencias en el tiempo podrían deberse a que las hojas tenían edades diferentes y grados de senescencia distintos (a pesar de que en todos los casos se recolectaron hojas completamente verdes). Asimismo el nivel de autosombreado dentro de la planta podría estar jugando un papel importante en la determinación de los patrones de AFE encontrados como ha sido reportado en un estudio con 3 especies arbóreas (Niinemets et al., 2002). Las mediciones realizadas en abril se diferencian del resto debido a que la variabilidad de los datos dentro de cada tratamiento fue muy baja, y los valores encontrados en este mes fueron similares a los de *F. pallescens* y consistentes con la hipótesis general de que las hojas de sol pesan más por unidad de área foliar que las de sombra. Por el contrario, los resultados del año 2000 tuvieron mucha mayor variabilidad dentro de los tratamientos, y presentaron la tendencia inversa: las hojas del pastizal fueron más livianas que las de los tratamientos sombreados. Estos resultados son difíciles de explicar a la luz de los antecedentes para otras especies (e.g. Lambers et al., 1998). Por ello, se requerirían investigaciones futuras de estructura foliar y de la planta entera (y su relación con los niveles de autosombreado) a partir de experimentos en los cuales las plantas se hagan crecer bajo condiciones de agua y radiación controladas.

Tabla 3.2.3. Areas foliares específicas ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$) medidas en individuos de *S. speciosa* creciendo en distintos tratamientos, en enero de 2000, mayo de 2000 y abril de 2002. DS= desvío standard; BC= bajo copa; EC= entre copas; P= pinos podados; SP= pinos sin podar; 350/500= árboles ha^{-1} . Dentro de cada mes, letras similares indican que no existen diferencias significativas entre tratamientos ($\alpha=0,05$). $n=5-10$.

		Enero ' 00	Mayo ' 00	Abril ' 02
Pastizal	Promedio	26,8 (a)	21,0 (a)	9,9 (a)
	DS	7,85	7,20	0,53
350 BC	Promedio	10,5 (b)	-----	-----
	DS	3,94		
350 EC	Promedio	9,3 (b)	-----	-----
	DS	3,28		
500 P BC	Promedio	13,1 (b)	-----	-----
	DS	5,02		
500 P EC	Promedio	10,3 (b)	-----	11,1 (b) *
	DS	5,00		0,79
500 SP	Promedio	9,3 (b)	18,5 (a)	
	DS	3,26	2,38	

* estas valores de promedio y desvío standard corresponden tanto a plantas del tratamiento 500 pinos ha^{-1} “bajo copa” como “entre copas”.

Mediciones realizadas en *F. pallescens*:

En individuos de *F. pallescens* se llevaron a cabo determinaciones del AFE en Mayo-2001, Noviembre-2001 y Enero-2002. Los resultados se presentan en la Tabla 3.2.4, donde se puede apreciar que siempre existieron diferencias significativas en el AFE entre los individuos creciendo en el pastizal y los del SSP de 500 pinos ha^{-1} , podado y sin podar. En la tabla se presentan los datos de estas dos últimas situaciones como un solo tratamiento debido a que no hubo diferencias entre ellos. En contraste, no hubo diferencias entre el pastizal y el SSP más ralo. La magnitud de las diferencias entre tratamientos fue máxima en el mes de mayo, disminuyendo en los meses de primavera o verano.

Estos resultados indican que a partir de determinados niveles de cobertura arbórea (más de 70% aproximadamente), correspondientes en el presente ensayo al tratamiento de 500 pinos ha^{-1} , aumenta el área foliar por unidad de peso de hoja, de acuerdo con lo esperado por la disminución de la radiación. Sin embargo, no se observó un aumento del AFE en relación con el aumento de la cobertura una vez que se superó dicho valor umbral de cobertura.

A diferencia de los resultados encontrados para *S. speciosa*, la variabilidad dentro de los distintos tratamientos fue siempre bastante baja en *F. palleescens*. Sin embargo, al igual que en aquella especie, se encontraron diferencias marcadas en los valores de AFE entre fechas de muestreo (ver por ejemplo, valores de enero y mayo). De todas maneras, a pesar de las diferencias en los valores entre fechas, siempre se mantuvo la tendencia a una menor AFE en hojas de sol.

Los valores más bajos de AFE medidos en *F. palleescens* se ubicaron alrededor de $6 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$, mientras que en el caso de *S. speciosa*, los menores valores fueron cercanos a $9 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$. Esto indicaría que, si bien existen meses en los cuales los valores de ambas especies son muy similares, en general existe una tendencia a que las hojas del coirón dulce sean más pesadas que las del coirón amargo por unidad de área foliar. En ambas especies, aunque en forma más marcada en *F. palleescens*, existe la capacidad de aumentar el área foliar por unidad de peso, como posible estrategia para captar más luz en los tratamientos con altos grados de sombra.

Tabla 3.2.4. Areas foliares específicas (AFE, $\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}$) medidas en individuos de *F. palleescens* creciendo en los distintos tratamientos y distintos meses del año. Dentro de cada mes, letras similares indican que no existen diferencias significativas entre tratamientos ($\alpha=0,05$).

		Noviembre (n=3-4)	Enero (n=3-4)	Mayo (n=10)
Pastizal	Promedio	9,89 (a)	9,67 (a)	6,26 (a)
	DS	0,91	1,15	0,88
SSP 350	Promedio	-----	-----	6,18 (a)
	DS			0,46
SSP 500	Promedio	11,48 (b)	12,13 (b)	9,62 (b) *
	DS	0,67	0,68	1,51

* Este valor incluye mediciones realizadas en mayo y en junio (n total=18) en individuos creciendo bajo distintas coberturas dentro del SSP de 500 pinos ha^{-1} podados y sin podar. Se unificaron los datos porque no hubo diferencias entre ellos.

Los valores de AFE medidos en ambas especies de pastos fueron bajos comparando con los presentados por Evans & Poorter (2001) para 6 especies herbáceas, los cuales estuvieron en el rango de $22,6$ a $29,6 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ y $43,1$ a $61,6 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ para hojas de sol y sombra de las mismas especies, respectivamente. Asimismo, Lambers et al. (1998) presentan valores para 24 especies herbáceas C3 que van desde los 28 a los $52 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ aproximadamente, lo cual también indicaría que las especies estudiadas en el presente trabajo tienen bajos valores de AFE. Por el contrario, los valores de AFE medidos en *S. speciosa* y *F. palleescens* son similares a los reportados por Meziane & Shipley (2001) para las siguientes especies

herbáceas: *Bromus inermis* (15,3 m² kg⁻¹), *Chrysanthemum leucanthemum* (9,6 m² kg⁻¹), *Cichorium intybus* (11,5 m² kg⁻¹), *Deschampsia cespitosa* (9,3 m² kg⁻¹), *Hordeum jubatum* (11,8 m² kg⁻¹), *Plantago lanceolata* (9,2 m² kg⁻¹), *Polygonum lapathifolium* (8,9 m² kg⁻¹), entre otras. Los relativamente bajos valores de AFE en ambas especies de coirones, es decir, su baja área foliar en relación a la biomasa, son consistentes con la forma acicular de sus hojas, que exponen poca superficie al intercambio gaseoso. Este tipo de hojas les permitiría conservar mejor el agua en ambientes con marcada sequía como ocurre en la estepa y bordes de mallines durante parte del año en la Patagonia.

Referencias

Allard G., Nelson C.J. & Pallardy S.G. 1991. Shade effects on growth of tall fescue: I-leaf anatomy and dry matter partitioning. *Crop Science* 31: 163-167.

Brouwer R. 1963. Some aspects of the equilibrium between overground and underground plant parts. *Jaarboek van het Instotut voor Biologisch en Scheikundig onderzoek aan Landbouwgewassen*: 31-39.

Caldwell M.M. & Ross A.V. 1991. Root systems. En: *Plant Physiological Ecology: Field methods and instrumentation*. Eds: Pearcy, Ehleringer, Mooney & Rundel. Chapman & Hall, London. pp: 367-398.

Cruz P. 1997. Effects of shade on the carbon and nitrogen allocation in a perennial tropical grass, *Dichanthium aristatum*. *Journal of Experimental Botany* 306: 15-24.

Evans J.R. & Poorter H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment* 24: 755-767.

Lambers H., Chapin III F.S. & Pons T.L. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer, N.Y., USA, 540 pp.

Meziane D. & Shipley B. 2001. Direct and indirect relationships between specific leaf area, leaf nitrogen content and leaf gas exchange. Effects of irradiance and nutrient supply. *Annals of Botany* 88: 915-927.

Niinemets Ü., Portsmouth A. & Truus L. 2002. Leaf structural and photosynthetic characteristics, and biomass allocation to foliage in relation to foliar nitrogen content and tree size in three *Betula* species. *Annals of Botany* 89: 191-204.

Poorter H. & Nagel O. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* 27: 595-607.

Pugnaire F.I. & Haase P. 1996. Comparative physiology and growth of two perennial tussock grass species in a semi-arid environment. *Annals of Botany* 77: 81-86.

Schulze E.-D., Mooney H.A., Sala O.E., Jobbagy E., Buchmann N., Bauer G., Canadell J., Jackson R.B., Loreti J., Oesterheld M. & Elheringer J.R. 1996. Rooting depth, water availability and vegetation cover along an aridity gradient in Patagonia. *Oecologia* 108: 503-511.

Sims D.A & Pearcy R.W. 1994. Scaling sun and shade photosynthetic acclimation of *Alocasia macrorrhiza* to whole plant performance. I- Carbon balance and allocation at different daily photon flux densities. *Plant, Cell and Environment* 17: 881-887.

3.3. ARQUITECTURA DE LA MATA DE *FESTUCA PALLESCENS* EN DISTINTOS AMBIENTES LUMÍNICOS

Introducción:

La descripción del área foliar y su arreglo espacial es importante debido a la gran influencia que la estructura de una planta tiene sobre las interacciones individuo-ambiente (Norman & Campbell, 1991). En particular, la arquitectura de la parte aérea afecta los patrones de intercepción de luz y por lo tanto, la fotosíntesis que puede llevar a cabo una planta (e.g. Ryel et al., 1993). Por otro lado, la mayoría de las plantas experimenta algún grado de fotoinhibición o recalentamiento por exceso de radiación, especialmente en ambientes adversos (Valladares & Pugnaire, 1999). Una manera de evitar o disminuir las influencias adversas de la luz es mediante una fotoprotección estructural, la que se logra a través de la reducción del área foliar que se expone directamente al sol. Debido a los efectos positivos y negativos que desencadena la radiación incidente, generalmente existe un compromiso entre los procesos y adaptaciones que conducen a evitar el exceso de luz y la captura de la misma para aumentar la fijación de carbono (Valladares & Pugnaire, 1999).

Los pastos con un tipo de arquitectura en forma de mata están muy difundidos en estepas y regiones desérticas de Norteamérica, Asia, Australia, Africa y Sudamérica (e.g. Moore, 1964). La intercepción de luz por parte del follaje en una planta con esta forma es función del ángulo solar, del área foliar, de la inclinación y patrones de dispersión de las hojas y del arreglo de las hojas verdes y muertas en pie en la planta (Caldwell et al., 1983). En este tipo de arquitectura, a menudo el follaje se encuentra con una inclinación cercana a la vertical; sin embargo, las ventajas de este tipo de patrón no son siempre obvias (Caldwell et al., 1983). Esta orientación del follaje, así como el autosombreado que ocurre dentro de las matas, puede tener ventajas en cuanto a disminuir la fotoinhibición. Sin embargo, también constituyen una manera poco eficiente de interceptar luz durante el día (Ryel et al., 1993, 1994).

Por otro lado, en individuos de la misma especie creciendo en distintos ambientes lumínicos, la forma de la mata podría verse afectada ya que poseerían un compromiso diferente entre evitar y capturar radiación. Debido a ello, en esta parte del estudio se propuso estudiar los posibles cambios en la arquitectura de matas de *Festuca pallescens* creciendo en un pastizal y bajo cobertura arbórea. Asimismo se intentó conocer la manera en que la arquitectura influye en la intercepción de luz en cada uno de estos microhábitats.

Materiales y Métodos:

A fin de determinar si existen diferencias en la distribución de ángulos de las hojas de matas de *F. pallescens* creciendo bajo distintos niveles de luminosidad, se seleccionaron al azar 5 matas de esta especie en el pastizal abierto (diámetro externo de las matas en cm: 42,5; 47,5; 70; 38,8 y 38,8), 4 en el SSP 500 pinos ha⁻¹ podados (diámetro externo en cm: 40; 62,5; 55,5 y 55) y 4 en el SSP 500 pinos ha⁻¹ sin podar (diámetro externo en cm: 65; 57,5; 36 y 42). Cada mata fue dividida arbitrariamente en 3 cilindros concéntricos, dentro de los cuales se midió el ángulo de inclinación con respecto a la horizontal de 10 hojas verdes (porción de las láminas) seleccionadas al azar (30 hojas por planta). Luego, se cortaron todas las hojas verdes (láminas y vainas) de cada cilindro, se llevaron a laboratorio donde se las secó y pesó. De esta manera se estimó la proporción de peso de hojas en cada cilindro, y el ángulo promedio correspondiente al mismo.

Asimismo se determinó el área foliar específica de cada mata, a partir de una submuestra de hojas de cada planta (5 hojas pertenecientes a cada uno de los 3 cilindros= 15 hojas por planta), y con esta proporción y el peso de la fracción de hojas de cada cilindro, se estimó el área foliar de cada uno.

En el programa Excell (Windows, Microsoft, EEUU) se desarrolló un modelo de simulación sencillo que utiliza información de geometría solar para conocer el ángulo de elevación solar y la cantidad de radiación directa en cada momento (ver capítulo 2.2). El modelo combina esta información con el ángulo promedio de las hojas en cada cilindro y el área foliar en cada uno de ellos, y así calcula el área foliar proyectada (perpendicular a la dirección del rayo de sol) en cada momento. El modelo permite ir variando distintos parámetros (como latitud, hora del día, ángulo de cada cilindro, área foliar en cada cilindro), y así poder inferir si los posibles cambios en la distribución de ángulos de hojas en matas en distintos tratamientos resultan en una mejor intercepción de luz relativa al pastizal.

Para calcular el área proyectada, el modelo asume que la mitad de la mata se encuentra enfrentada al sol (con ángulos positivos) y la otra mitad, con los mismos ángulos en cada subcilindro pero negativos. En otras palabras, la mata se ha simplificado como si estuviera formada por dos grupos de hojas simétricos y especulares, ubicados siempre en forma perpendicular al azimuth solar. Por ello, el área foliar de cada cilindro se dividió en dos, y se le asignó el ángulo promedio de cada cilindro pero con signo positivo o negativo. El área

proyectada de cada cilindro se calcula en base a los dos subcilindros que lo componen, como la suma de $AP_i(+)$ + $AP_i(-)$:

$$A.P._i (+) = (\text{área}_i/2) * \text{seno} (\text{abs} (\text{beta} - \text{áng}_i))$$

$$A.P._i (-) = (\text{área}_i/2) * \text{seno} (\text{beta} + \text{áng}_i)$$

donde: $A.P._i(+)$ es el área proyectada de una de las mitades del cilindro i ($i= 1, 2$ ó 3); área_i es el área foliar del cilindro i ; abs = valor absoluto; beta = ángulo de elevación solar; áng_i = ángulo promedio de las hojas en el cilindro i .

Ejemplo de cómo se presenta la planilla de Excell:

MODELO DE DISTRIBUCION LUZ DENTRO DE LA MATA

DATOS A COMPLETAR

DIA JULIANO	355
LATITUD	41 Grados
AREA FOLIAR 1	771 cm ²
AREA FOLIAR 2	658 cm ²
AREA FOLIAR 3	1298 cm ²
ANG. PROM.1	80 Grados
ANG. PROM.2	47,5 Grados
ANG.PROM. 3	12,5 Grados
HORA	10 Hs
Mediodía solar	12,75

donde: Area foliar1: área foliar total (cm²) en el cilindro más interno

Area foliar2: área foliar en el cilindro medio

Area foliar3: área foliar total en el cilindro más externo

Ang. Promedio: ángulo promedio (en grados) de inclinación con respecto a la horizontal, de la hojas en cada cilindro

INFORMACION QUE CALCULA EL PROGRAMA

Delta 23,4

h -41,25

Radiación solar 707,10 W/m²

BETA 0,8967 rad

Area proy.1+ 184,65 cm²
Area proy.1- 289,25 cm²
Area proy.2+ 22,26 cm²
Area proy. 2- 325,06 cm²
Area proy. 3+ 407,37 cm²
Area proy. 3- 582,72 cm²

donde:

delta= declinación solar

h= distancia angular al meridiano

Rad. Solar: en Watt m⁻², radiación global directa (aprox.=2 x RFA)

Beta: ángulo de elevación solar (radianes), con respecto al horizonte, para el día, hora, y latitud especificados.

Area proy. 1+: porción de área del cilindro 1 en la dirección normal al rayo de sol con elevación beta. El área que se toma como total es la mitad del cilindro,

i.e. cuyas hojas tienen un áng. de inclinación 1 POSITIVO.

Area proy. 1-: porción de área del cilindro 1 en la dirección normal al rayo de sol, con elevación beta. El área que se toma como total es la mitad del cilindro,

i.e. cuyas hojas tienen un áng. de inclinación 1 NEGATIVO.

El modelo también calcula el área foliar proyectada de cada cilindro como porcentaje del área total de la mata (suma del área en los tres cilindros) para cada hora del día, así como el área proyectada total (en valor absoluto y relativo) a cada hora. Estos resultados se presentan en forma numérica y gráfica.

Por otro lado, en 3 matas de *F. pallescens* traídas del campo a invernáculo un año antes de las mediciones y con un diámetro externo de aproximadamente 70 cm (matas grandes), se midió el nivel de autosombreado dentro de la mata. Durante el período en que estuvieron en el invernáculo las plantas permanecieron en macetas de 50 cm de diámetro por 25 cm de alto, y fueron regadas dos veces por semana hasta saturación de agua en el suelo. A fin de determinar el nivel de autosombreado dentro de las matas se realizaron mediciones de radiación fotosintéticamente activa en distintos puntos dentro de 3 matas. Las mediciones se realizaron al mediodía utilizando un ceptómetro lineal (de un largo total de 1 metro), pudiendo individualizarse las lecturas de los 80 sensores dispuestos a lo largo de ese metro. Al igual que en las mediciones anteriores, se dividió a cada mata en 3 cilindros verticales concéntricos (exterior, medio e interno) y dentro de éstos, en dos niveles de altura: base de la

mata y a mitad de altura entre el suelo y la parte superior de la misma. De esta forma se tomaron mediciones a lo largo del metro del ceptómetro (que incluía los 70 cm de diámetro externo de la mata) en 6 posiciones distintas dentro de cada mata, así como en la parte superior de las mismas (sin sombreado). Los resultados obtenidos se expresaron como porcentaje de radiación que llega a la posición dada con respecto a la radiación por encima de la mata.

Resultados y discusión:

En la figura 3.3.1 se presenta la distribución promedio de ángulos de las hojas en matas de los tres tratamientos analizados (pastizal, SSP 500 podado y SSP 500 sin podar). Se puede observar claramente un cambio en la proporción de área foliar correspondiente a cada rango de ángulos, con la tendencia a un aumento del área foliar en el rango 0-10° (con respecto a la horizontal) a medida que aumenta el grado de sombreado del tratamiento. Esto significa que en condiciones de sombra, las hojas tienden a estar menos erectas que cuando la mata crece a pleno sol. Por observaciones de las distintas matas, se considera que el cambio en la distribución de ángulos responde más a una mayor elongación de las hojas en los tratamientos sombreados, que hace que éstas tiendan a caer formando una mata abierta, que a un cambio en el ángulo de inserción de la hoja. Sin embargo, ya sea por un mecanismo activo de aclimatación o derivado de otro cambio en respuesta al sombreado, el resultado final es el mismo, así como también lo son las consecuencias para la captación de luz. Las hojas más erectas captan más luz en horas tempranas y tardías del día, mientras que las hojas más horizontales captan más luz al mediodía (Figura 3.3.2). Considerando la proporción promedio de área foliar correspondiente a cada rango de ángulos que se midió en matas creciendo en los distintos tratamientos (Fig. 3.3.1), se calculó el área proyectada (suma de los 3 cilindros) relativa al total de la mata correspondiente a cada hora del día. Los resultados de la simulación se muestran en la Figura 3.3.3., donde se puede apreciar que tanto las matas del pastizal como las del SSP 500 pinos podados, poseen un área foliar proyectada relativamente constante a lo largo del día, de aproximadamente el 60% del área foliar total. Estos valores (que no incluyen autosombreado) son semejantes a los calculados, con un modelo más complejo, para *Stipa tenacissima*, en la cual la orientación vertical de las hojas y un autosombreado moderado reducen la superficie fotosintética a poco menos del 50% del área foliar total de la planta durante las horas centrales del día (Valladares & Pugnaire, 1999). Por

el contrario, las matas creciendo en el tratamiento de 500 pinos ha^{-1} sin podar, exponen al sol la mayor parte de su área foliar en las horas de mayor irradiación, teniendo la capacidad de captar muy poca luz (directa) en horas tempranas o tardías del día.

Figura 3.3.1. Distribución de ángulos de las hojas (promedio y desvío standard) de matas creciendo en el pastizal, el SSP de 500 pinos ha^{-1} podados y SSP 500 pinos ha^{-1} sin podar. 65-90, 35-50 y 0-10 son los rangos angulares de inclinación de las hojas (en grados); $n=4-5$. Letras distintas indican que existen diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada rango de ángulos (ANOVA, Test de Tukey, $\alpha=0,05$).

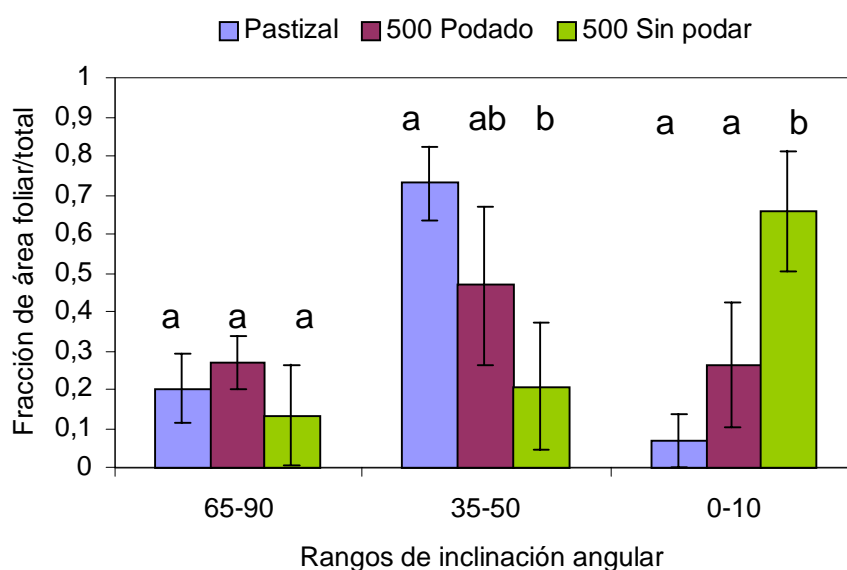


Figura 3.3.2. Estimación de áreas proyectadas relativas de cada cilindro en base al ángulo medio de cada uno (Cil. Interno: $77,5^\circ$; Cil. Medio: $42,5^\circ$ y Cil. Externo: 5°) y nivel de radiación fotosintéticamente activa (RFA) máxima a las distintas horas del día. La RFA sólo incluye la fracción directa.

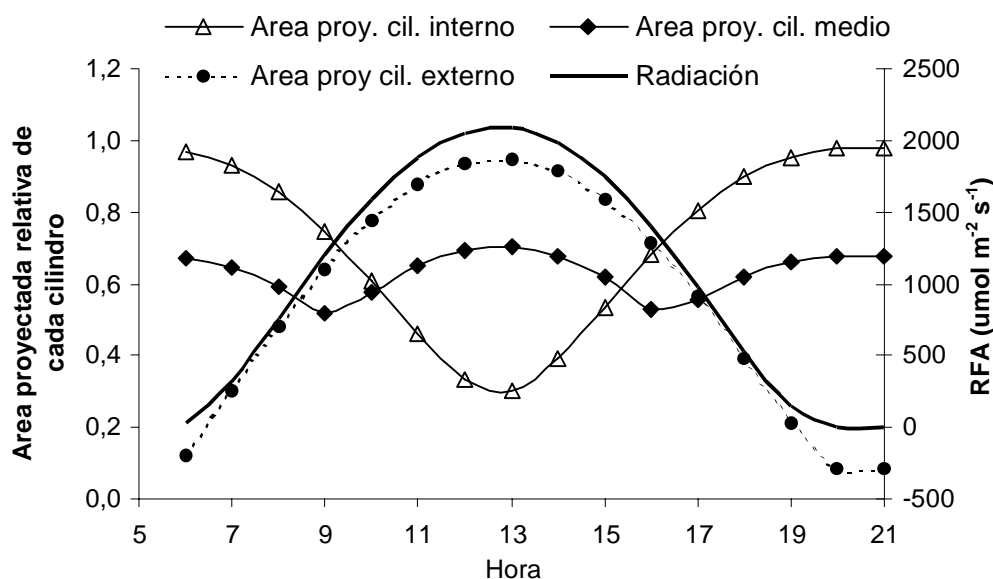
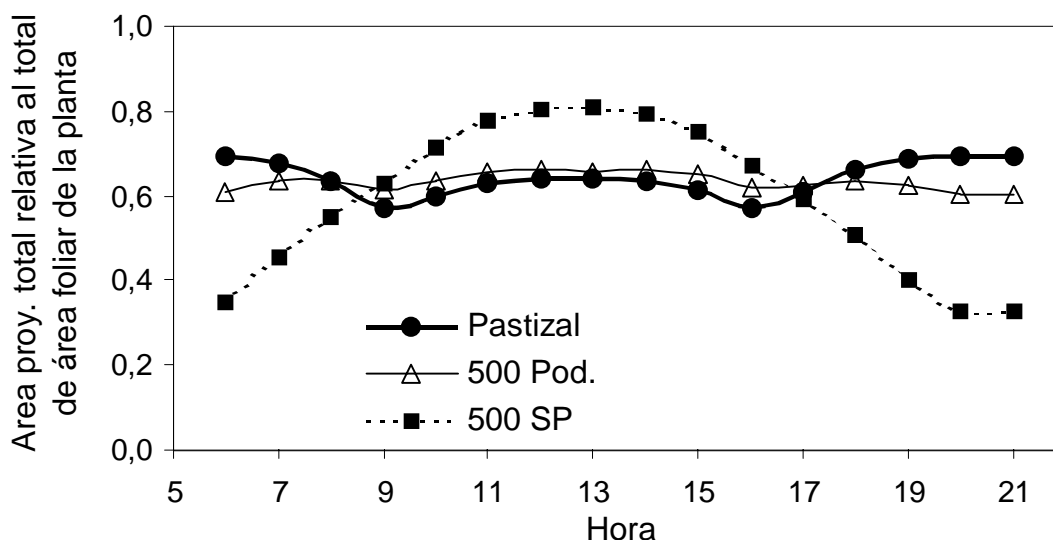


Figura 3.3.3. Area proyectada total (suma de los tres cilindros) a cada hora del día en matas de los distintos tratamientos. Pod= pinos podados; SP=pinos sin podar.

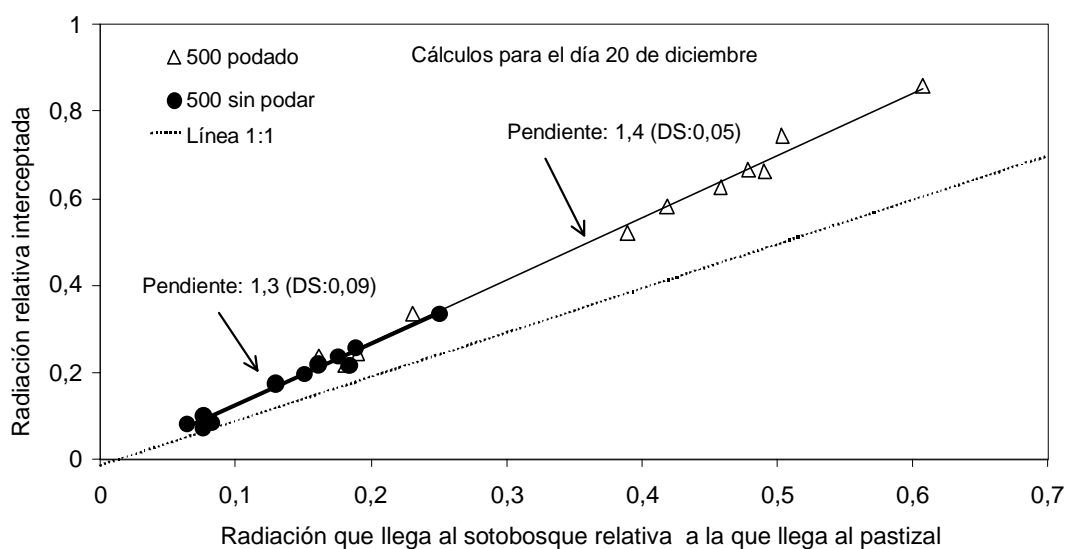


Combinando la proporción de área foliar en cada rango de ángulos de cada tratamiento con la radiación promedio que llega a cada uno de ellos (ver capítulo de radiación), puede estimarse la intercepción de luz promedio de una mata creciendo en cada situación. Los resultados se muestran en la figura 3.3.4, en la cual se grafica la radiación promedio (relativa a la que interceptaría una mata con la forma de los individuos del pastizal) que **intercepta** una mata en el SSP de 500 pinos podados ha^{-1} y en el SSP de 500 pinos ha^{-1} sin podar *versus* la radiación promedio (relativa al pastizal) **incidente** en dichos niveles de cobertura. Para la estimación de luz en cada tratamiento se consideraron como coberturas promedio 65 y 85% para el SSP 500 P y SSP 500 SP, respectivamente. Tanto el área foliar como el ángulo promedio de cada cilindro utilizados para el cálculo del área proyectada de una mata promedio en cada tratamiento, fueron medidos en 2 matas de tamaños similares en cada tratamiento (diámetro externo de las matas en cm: pastizal= 42,5 y 38,8; 500 P= 40 y 55,5; 500 SP= 36 y 42). Es decir que no se asumió que las matas tenían la misma área foliar total sino que se utilizaron valores reales. Cada punto x,y de las rectas presentadas corresponde a una hora diferente del día, donde se recibe y capta distinta proporción de radiación con respecto al pastizal.

Los resultados de ambos tratamientos se ubican en una misma recta (test de t aplicado a las pendientes de las rectas obligadas a pasar por el cero, $p < 0,05$), aunque debido a que en el más sombreado los valores de radiación incidente son menores al otro tratamiento, prácticamente no se superponen. La pendiente de las rectas en ambos tratamientos fue

aproximadamente 1,35 (simulaciones realizadas para los meses de octubre a fines de febrero), indicando que en promedio se capta un 35% más de radiación de lo que se captaría si las matas de los tratamientos sombreados tuvieran la misma estructura que las matas del pastizal (indicado por la línea 1:1 en el gráfico).

Figura 3.3.4. Radiación interceptada por una mata creciendo en el SSP 500 P y en el SSP 500 SP en forma relativa a la que interceptaría una mata con la arquitectura de los individuos del pastizal vs. la radiación que llega a cada uno de los tratamientos relativa al pastizal. Cada punto surge de considerar las distintas horas del día y representa a una planta creciendo en cada condición (500 P y 500 SP con respecto al pastizal).

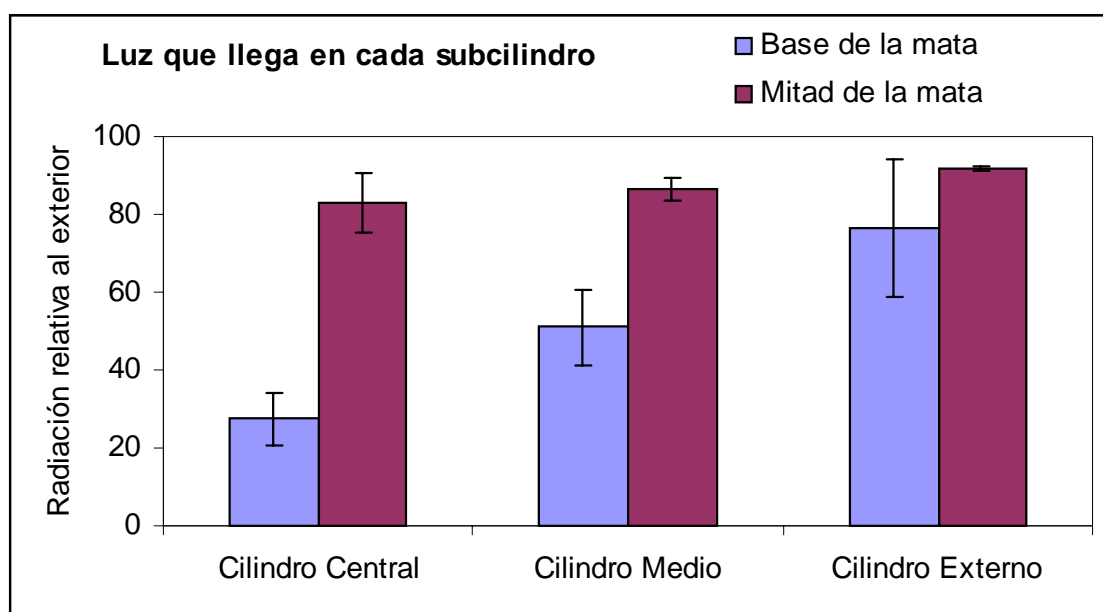


El modelo de intercepción de luz utilizado para desarrollar las simulaciones anteriormente presentadas posee las limitaciones ya mencionadas, tales como que asume que, en lugar de tener forma cilíndrica, las matas están conformadas por dos planos en los que se ubican las hojas, lo cual hace que se sobrestime la superficie expuesta al sol. Esta limitación tiene mayor importancia en horas tempranas o tardías del día en las que el ángulo de elevación solar es bajo. De cualquier manera, a estas horas la cantidad de radiación (directa) también es baja, por lo que se considera que en la suma total de radiación a lo largo del día, el efecto no es demasiado importante. Además de la limitación mencionada, tampoco se consideró en el modelo el sombreado interno de la mata. Este sombreado puede ser producido tanto por las mismas hojas verdes como por las hojas amarillas senescentes e incluso el material muerto en pie. Si se quisiera predecir en forma más ajustada la intercepción real de luz por parte de una mata, debería tomarse en cuenta el autosombreado. Pero si como en este

trabajo, el objetivo es conocer los posibles cambios de las plantas en respuesta a la presencia de los árboles, se considera que el grado de desarrollo obtenido es suficiente.

De todas maneras, y si bien no fue incorporado en el modelo, se midió la intercepción de luz por parte de las hojas de *F. pallescens*, mostrando que el autosombreado es de poca magnitud en los tres cilindros en que se dividió la mata, a una altura media entre el suelo y el extremo superior de la mata (Figura 3.3.5). Como es de esperarse, en la base de la mata el porcentaje de luz incidente es mucho menor, y decrece desde el cilindro exterior hacia el centro de la mata, desde un 70% hasta aproximadamente un 30% respecto de la radiación incidente afuera de la planta (Figura 3.3.5.). Esta información es fácil de incorporar en el modelo de área proyectada, considerando no sólo los 3 cilindros concéntricos sino también 3 capas horizontales. En la superior, la radiación es un 100% con respecto a la que llega encima de la mata; en la capa media, en los 3 cilindros llega más de un 80% de la radiación, y en la capa inferior, la radiación decrece en la medida expresada anteriormente. A fin de poder incorporar esta modificación se necesitaría también contar con la proporción de área foliar de cada cilindro que corresponde a las distintas capas horizontales.

Figura 3.3.5. Radiación (promedio y desvío standard) que llega a una altura correspondiente a la mitad de la mata (entre el suelo y la parte superior) y en la base de la misma, en los tres cilindros concéntricos (exterior, medio e interior). n=3.



En conclusión, existen variaciones en la orientación de las hojas de *F. pallescens* en individuos creciendo en distintos ambientes lumínicos, de manera tal que aumenta la

intercepción de luz en los ambientes más sombreados. Esta sería una estrategia que, sumada a otras, tales como cambios en la asignación de biomasa y en el área foliar específica, contribuirían a la persistencia de esta especie en ambientes sombreados.

Referencias

- Caldwell M.M., Dean T.J., Nowak R.S., Dzurec R.S. & Richards J.H. 1983. Bunchgrass architecture, light interception, and water-use efficiency: assessment by fiber optic point quadrats and gas exchange. *Oecologia* 59: 178-184.
- Moore C.W.E. 1964. Distribution of grasslands. En: *Grasses and grasslands*. Ed. Barnard C. MacMillan, London, pp: 182-205.
- Norman J.M. & Campbell G.S. 1991. Canopy structure. En: *Plant Physiological Ecology: Field Methods and Instrumentation*. Ed.: Pearcy R.W., Elheringer J., Mooney H.A. and Rundel P.W. Chapman and Hall, London. Pp: 301-325.
- Ryel R.J., Beyschlag W. & Caldwell M.M. 1993. Foliage orientation and carbon gain in two tussock grasses as assessed with a new whole-plant gas exchange model. *Functional Ecology* 7: 115-124.
- Ryel R.J., Beyschlag W. & Caldwell M.M. 1994. Light field heterogeneity among tussock grasses: theoretical considerations of light harvesting and seedling establishment in tussocks and uniform tiller distributions. *Oecologia* 98: 241-246.
- Valladares F. & Pugnaire F.I. 1999. Tradeoffs between irradiance capture and avoidance in semiarid environments assessed with a crown architecture model. *Annals of Botany* 83: 459-469.

3.4. CRECIMIENTO DE *S. SPECIOSA* Y *F. PALLESCENS* BAJO DISTINTOS NIVELES DE COBERTURA ARBÓREA.

Introducción:

El crecimiento de una planta es consecuencia de la integración de varios procesos, tales como fotosíntesis, respiración, relaciones hídricas y nutrición mineral (Lambers et al., 1998). En general, la expresión crecimiento se refiere al incremento en biomasa, volumen, longitud o área, y la tasa a la cual ocurre responde tanto a causas genéticas como a influencias ambientales (Lambers et al., 1998).

Considerando el crecimiento de especies herbáceas en sistemas con árboles, muchos estudios han reportado que, a medida que los árboles crecen, la producción de pastos decrece (e.g. Kellas et al., 1995; Ong et al., 2000). Sin embargo, otros resultados muestran que la productividad del sotobosque puede incrementarse bajo los árboles dadas ciertas circunstancias (e.g. Frost & Mc Dougald, 1989; Belsky 1994; Holmgren, 2000). De todas maneras, aún cuando los árboles reduzcan la producción de una pastura o cultivo (o viceversa), la suma de las productividades de los árboles más la de las especies del sotobosque puede ser mayor a la de los monocultivos por separado (Huang & Xu, 1999; Yunusa et al., 1995). Algunos árboles pueden mejorar la capacidad de retención de agua de los suelos (Joffre & Rambal, 1988) y la disponibilidad de nutrientes (Belsky, 1994). Además, reduciendo los niveles de radiación debajo de ellos, pueden disminuir la demanda evaporativa para las especies del sotobosque (Holmgren et al., 1997; Breshears et al., 1997; Breshears et al., 1998). Todos estos mecanismos pueden contribuir a aumentar el crecimiento de los pastos bajo o entre las copas en comparación con sitios abiertos. Por el contrario, también se han descrito situaciones en las cuales los árboles compiten por agua con las plantas del sotobosque, disminuyendo el potencial agua de éstas en comparación con individuos creciendo sin competencia con árboles (e.g. De Montard et al., 1999; este trabajo, ver sección 3.1). El estado hídrico de los pastos es de vital importancia ya que la formación de macollos, la tasa de elongación de hojas y la tasa de crecimiento en general son muy sensibles al estrés hídrico (e.g. Busso & Richards, 1993; 1995).

En las regiones templadas, la radiación suele ser el recurso más limitante. En estos lugares, las oportunidades de que existan ganancias en el rendimiento por la utilización de tecnologías agroforestales van a existir si otros factores, tales como la disponibilidad de agua

o nutrientes, son más limitantes para la producción del sotobosque que la radiación (Kho, 2000). De la misma manera, en un mismo ambiente, el agua puede ser un recurso más limitante para una especie que para otra, debido simplemente a diferencias fisiológicas propias. Por lo tanto, es de esperar que las especies más vulnerables a los déficits de agua sean más capaces de aprovechar el mejoramiento de las condiciones hídricas bajo los árboles que las especies más tolerantes a la sequía.

Ya se han realizado numerosos estudios relacionando el área basal de pino ponderosa, el porcentaje de cobertura de copa o un índice de densidad de rodal, con la productividad del sotobosque en bosques nativos de Norteamérica (e.g. Pase 1958, Ffolliot 1983, Uresk & Severson 1989, Mitchell & Bartling 1991, Moore & Deiter 1992). Asimismo, se ha relacionado la cobertura de pino ponderosa con la diversidad y abundancia de especies del sotobosque en dichos bosques (Naumburg & DeWald, 1999). En casi todos los casos, la relación entre la cobertura arbórea y la productividad de pastos pudo ser descrita por una función no lineal negativa. Una relación similar fue también reportada por Percival & Knowles (1988) para sistemas agroforestales con pino radiata en Nueva Zelanda. Todos estos estudios relacionan la cobertura con la productividad a nivel de “stand” y no permiten diferenciar los efectos particulares en distintos micrositios, así como tampoco son extrapolables a las especies de pastos presentes en la Patagonia.

Para poder analizar el efecto de una distribución diferencial de los recursos agua y luz en los diferentes micrositios, se propuso medir el crecimiento relativo de individuos de *Stipa speciosa* y *Festuca pallescens* a nivel de planta individual, bajo distintos niveles de cobertura de pino. Como hipótesis se planteó que, al ser *S. speciosa* una especie muy resistente al estrés hídrico, la radiación sería el recurso más limitante para su crecimiento, por lo que éste sería menor a medida que aumentase la cobertura arbórea. Por el contrario, debido a que *F. pallescens* ocupa naturalmente hábitats con balances hídricos más favorables, su crecimiento bajo sombra sería igual o mayor que en un pastizal abierto, hasta cierto umbral de cobertura.

Materiales y Métodos:

Se midió el crecimiento de matas de *Stipa speciosa* y *Festuca pallescens* en distintos tratamientos: pastizal, sistema silvopastoril (SSP) con 350 pinos ha⁻¹, SSP con 500 pinos ha⁻¹ podados, SSP con 500 pinos ha⁻¹ sin podar (sólo en el caso de *S. speciosa*, que fue la especie

que se midió el primer año, en el que la plantación tenía una menor cobertura). En todos los tratamientos con pinos, las mediciones se realizaron en 2 situaciones: bajo copa (BC) y entre copas (EC). *Stipa speciosa* fue medida en la temporada 1999-2000, mientras que el crecimiento de matas de *F. palleescens* se midió en 2000-2001 (temporada húmeda) y 2001-2002 (temporada seca). En el caso de *S. speciosa*, se utilizaron matas plantadas en el invierno de 1999, 3 meses antes del comienzo de las mediciones. Para ello, se recogieron plantas de una zona de pastizal contigua a la plantación forestal, las que fueron extraídas con pala excavando hasta una profundidad de aproximadamente 40 cm de profundidad y en un radio de 10-15 cm por fuera de la porción más externa de las matas, de manera de extraer la mayor parte de las raíces. Se recogieron plantas pequeñas (de aproximadamente 10 cm de diámetro externo) y medianas (aproximadamente 25-30 cm de diámetro externo). Las plantas fueron extraídas junto con el pan de suelo que contenía a las raíces y se colocaron en bolsas plásticas negras de manera de evitar la deshidratación de las hojas. En el caso de ser plantas medianas se las dividió en 2 ó 3 matas más pequeñas con un machete. Esta técnica ya había sido probada con anterioridad habiéndose observado una alta supervivencia de las plantas así obtenidas y plantadas. En cada posición donde se iba a seguir el crecimiento de las plantas individuales, se plantaron 3 matas de *S. speciosa* de las que se seleccionó sólo una al momento de comenzar las mediciones. En el caso de *F. palleescens*, se midieron matas plantadas en la primera temporada (se procedió igualmente que en el caso de *S. speciosa*) y matas grandes ya instaladas naturalmente, en la primera y segunda temporadas de medición.

En todos los casos, se midieron 3 matas de cada especie en cada uno de los distintos tratamientos. En el caso de las matas plantadas, todas eran de tamaño pequeño y se contaron siempre todos los macollos de cada mata (inicialmente poseían entre 15 y 20 macollos). En el caso de las plantas de *F. palleescens* instaladas naturalmente se seleccionaron matas de entre 30 y 50 cm de diámetro externo, y en ellas se marcaron 10 macollos de la periferia de la planta rodeándolos con un hilo, los cuales se contaron mes a mes para cuantificar el macollaje neto (es decir, se contaron los mismos 10 macollos, siempre que mantuvieran por lo menos una hoja verde, o sus derivados). El conjunto de 10 macollos fue seleccionado al azar dentro de cada planta. En todos los casos, también se marcaron 5 ó 6 macollos en cada mata, con alambres de distintos colores (Figura 3.4.1), en los que se midió el número de hojas verdes y la longitud de la hoja verde más larga (altura de macollo desde el nivel del suelo). Si bien no siempre puede coincidir la longitud de la hoja con la altura del macollo desde el suelo, en todos los casos se tomó este nivel de referencia porque lo que se intentaba cuantificar era la longitud de material verde indistintamente de si se trataba de láminas, vainas o tallos. En todo

el trabajo se denominará “longitud de hojas” a esta medida. En la tercera temporada no sólo se midió la hoja verde más larga sino también la longitud de todas las hojas verdes de los macollos marcados, desde el suelo hasta la punta de cada hoja. Las mediciones se llevaron a cabo una vez por mes, desde la primavera hasta el otoño. Los valores de las variables mencionadas se expresaron como proporción del valor en el mes inicial de medición y de esta forma se calcularon tres índices: “Macollaje Neto Relativo”, “Número relativo de Hojas Verdes por macollo” y “Altura relativa de Macollo” (“Longitud total relativa de hojas verdes por macollo” en la tercera temporada). El producto de los tres índices anteriores formó un índice que engloba a los tres procesos anteriores por los cuales puede aumentar la biomasa verde de la planta: “Proporción de Crecimiento Relativo”. Debido a que en realidad todas las medidas anteriores dan una idea del aumento en el área foliar y no de la biomasa, los valores se ponderaron dividiendo cada índice por el área foliar específica (m^2 de hoja kg^{-1}) en cada tratamiento a fin de obtener un índice que reflejara mejor los cambios en biomasa de las plantas.

Adicionalmente a las mediciones realizadas en el campo, se realizaron mediciones de las mismas variables de crecimiento en matas de *F. pallescens* ($n=5$) creciendo en la EEA INTA Bariloche, en un sector clausurado, donde se implantaron matas traídas de la zona de estepa en las cercanías de San Carlos de Bariloche (Ea. El Cóndor). Las matas fueron extraídas de una zona contigua al aeropuerto de San Carlos de Bariloche que no estaba sometida a pastoreo reciente por parte de ganado. Las matas de entre 15 y 20 cm de diámetro externo se recogieron con una pala excavando hasta 40 cm de profundidad y en un radio de 15 cm por fuera de la parte más externa de las plantas. Se recogieron junto con el pan de tierra y se colocaron en bolsas negras de manera de evitar la deshidratación de las hojas. Todas las matas fueron plantadas con tierra negra (buenas condiciones de suelo) y tuvieron alta disponibilidad de agua (riego a saturación cada 2-3 días) y radiación a lo largo de toda la temporada de crecimiento. El objetivo de este ensayo fue determinar el crecimiento asociado con buenas condiciones hídricas y de disponibilidad de radiación, y compararlo con el obtenido en los ensayos de campo.

Análisis estadístico de los datos: los índices de crecimiento obtenidos para cada temporada de crecimiento fueron comparados mes a mes entre tratamientos mediante Kruskal-Wallis ANOVA ($\alpha=0,05$) y en el caso de detectar diferencias, se realizaron *tests* de Mann-Whitney para determinar entre qué tratamientos se encontraban las diferencias ($\alpha=0,05$). Se aplicaron las mencionadas pruebas de estadística no paramétrica debido a que en algunas oportunidades

no se cumplían los supuestos de normalidad y homocedasticidad requeridos por el ANOVA. Asimismo, en el caso de los datos correspondientes a *S. speciosa* se relacionaron algunos índices en particular (Macollaje relativo máximo; Producción relativa máxima de hojas verdes por macollo; Altura máxima de macollo; Índice de crecimiento relativo máximo en el primer pico de producción; Índice de crecimiento relativo máximo en el segundo pico de producción) con la cobertura arbórea mediante análisis de regresión lineal (Zar, 1996). Se analizaron dos índices de crecimiento relativo debido a que se observaron dos momentos en los cuales el crecimiento fue máximo (crecimiento bimodal): uno en la primavera-verano y otro en el otoño. Para cada planta se tomó su valor máximo de crecimiento independientemente del mes en el cual éste se produjo. En todos los análisis de regresión cada par x-y correspondió al valor individual de una planta y la correspondiente cobertura arbórea medida sobre esa planta en particular.

Figura 3.4.1. Pequeña mata de *S. speciosa* con macollos marcados con cables de distintos colores a fin de seguir su crecimiento mensualmente.



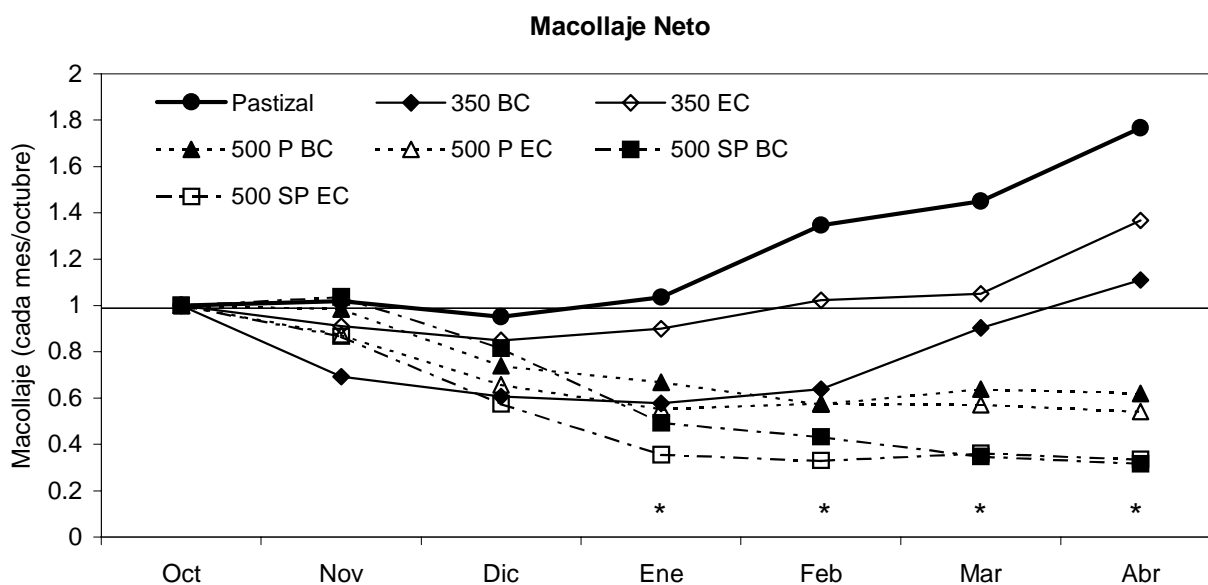
Resultados y discusión

Mediciones en Stipa speciosa:

En las figuras 3.4.2 a 3.4.6 se presenta la evolución de los distintos índices de crecimiento medidos en matas pequeñas de *S. speciosa* creciendo en los distintos tratamientos. En las figuras se indican las fechas en las que hubo diferencias significativas

entre algunos tratamientos (Kruskal Wallis ANOVA, $p < 0,05$), y en el apéndice al final del presente capítulo se presentan tablas indicando promedios, desvíos standard y resultados de los análisis estadísticos comparando los distintos tratamientos.

Figura 3.4.2. Índice de Macollaje Neto Relativo de matas de *S. speciosa* creciendo en los distintos tratamientos. Cada símbolo representa el promedio de 3 plantas. Con asteriscos se indican las fechas en las que hubo diferencias significativas entre algunos tratamientos (Kruskal Wallis ANOVA, $p < 0,05$; ver texto para mayor detalle). Temporada 1999-2000.

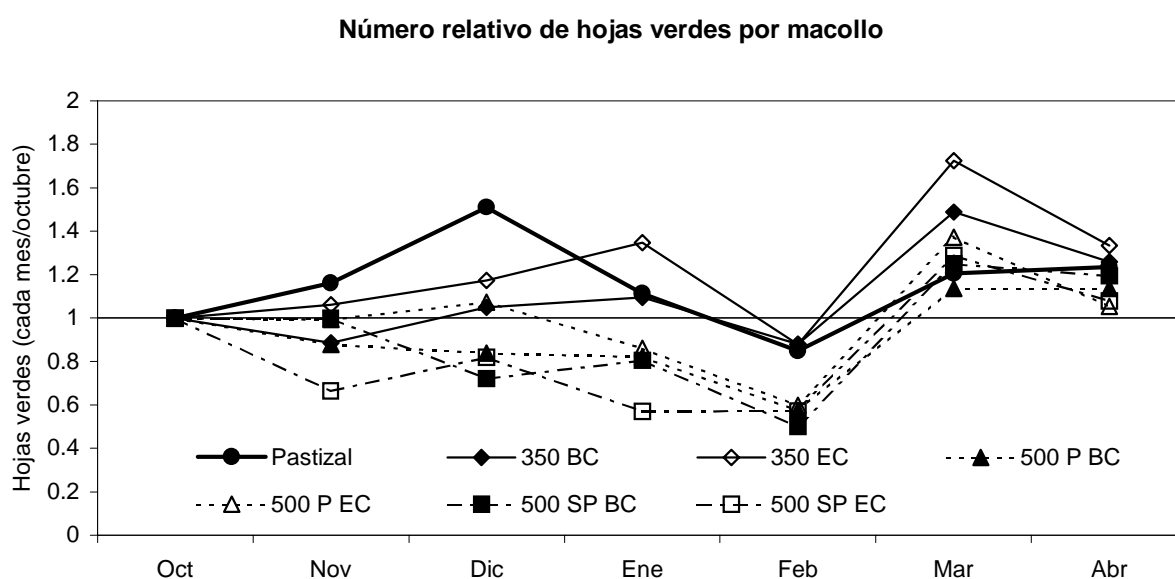


La producción neta de macollos comenzó en verano y continuó en otoño. La tasa de macollaje fue mayor que la tasa de mortalidad de los macollos a partir de enero en el pastizal abierto y en las matas creciendo en el sistema forestado con menor grado de cobertura (350 EC) y a partir de febrero en el tratamiento 350 BC. A mayores coberturas (500 P BC y EC, y 500 SP EC), la tasa de macollaje sólo igualó a la de mortalidad, y bajo coberturas mayores a 96 % (500 SP BC), la producción de macollos fue siempre menor a la muerte de los mismos (Figura 3.4.2). Antes del mes de enero no se detectaron diferencias significativas entre tratamientos. En los meses de enero a abril las plantas del pastizal siempre se diferenciaron de los tratamientos 500 SP EC y BC (Mann-Whitney, $p < 0,05$; Tabla 1 al final del capítulo). Asimismo, las plantas del pastizal tuvieron un número relativo de macollos mayor a las de los tratamientos 500 P BC y EC a partir del mes de febrero hasta abril inclusive, mientras que se diferenciaron de las matas del 350 BC sólo en enero y febrero (Mann-Whitney, $p < 0,05$; Tabla 1 al final del capítulo). En ninguna fecha se detectaron diferencias significativas entre las matas del pastizal y el tratamiento con menor cobertura arbórea (350 EC). A partir del mes de

febrero las plantas del tratamiento 500 SP EC y BC también tuvieron tasas de macollaje neto significativamente menores a las plantas de los tratamientos con 350 pinos ha^{-1} BC y EC (Mann-Whitney, $p < 0,05$; Tabla 1 al final del capítulo).

La producción neta de macollos medida en el mes de abril (máximo valor) estuvo negativamente correlacionada con el nivel de cobertura arbórea, y la relación entre ambas variables puede ser descripta con un modelo lineal (Figura 3.4.7, Tabla 3.4.1).

Figura 3.4.3. Número relativo de hojas verdes por macollo de matas de *S. speciosa* creciendo en los distintos tratamientos. Cada símbolo representa el promedio de 3 plantas. En ninguna fecha se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (Kruskal Wallis ANOVA, $p > 0,05$). Temporada 1999-2000.



En el pastizal abierto, el número de hojas verdes aumentó dos veces dentro de la estación de crecimiento, en la primavera tardía (noviembre-diciembre) y a fines de febrero-principios de marzo. Un patrón similar fue encontrado en las matas creciendo a bajas coberturas arbóreas (350 EC y BC). En esas situaciones (350 BC y EC), en el segundo pico de producción neta de hojas correspondiente a fines del verano, el número relativo de hojas fue aún mayor que en el pastizal abierto. Bajo coberturas arbóreas medias a altas, no se produjo un incremento neto en el número de hojas verdes por macollo en los primeros meses. Sin embargo, como en los otros tratamientos, al final del verano el número de hojas presentes en los macollos sumado al número de hojas nuevas superaron el número de hojas que murieron en ese período (Figura 3.4.3). A pesar de estas tendencias, en ningún mes se registraron diferencias significativas en la producción neta de hojas entre tratamientos (Kruskal Wallis ANOVA, $p > 0,05$, Figura 3.4.8, Tabla 1 al final del presente capítulo).

Figura 3.4.4. Altura relativa de macollos de matas de *S. speciosa* creciendo en los distintos tratamientos. Cada símbolo representa el promedio de 3 plantas. En ninguna fecha se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (Kruskal Wallis ANOVA, $p > 0,05$). Temporada 1999-2000.

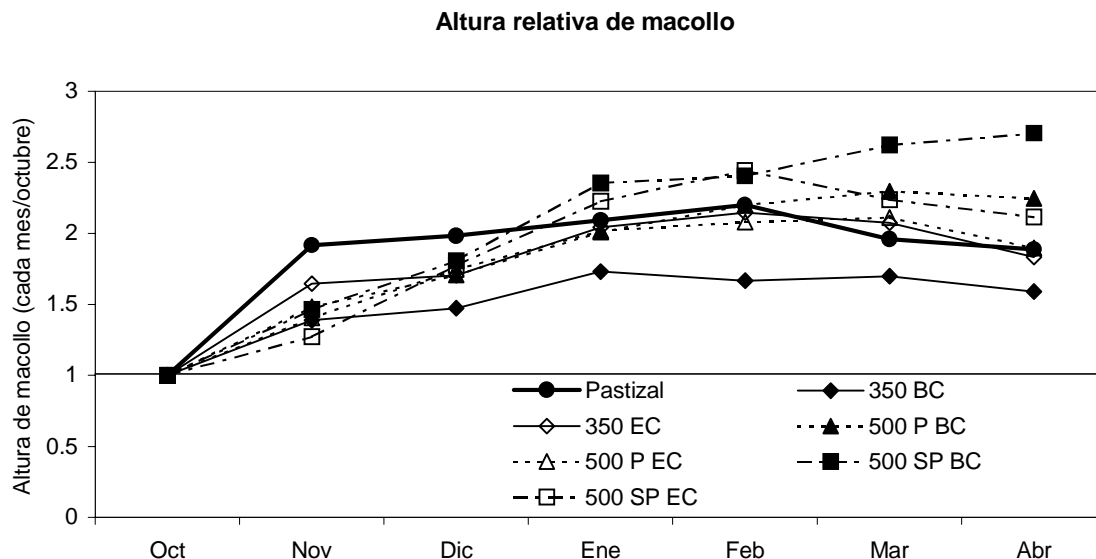
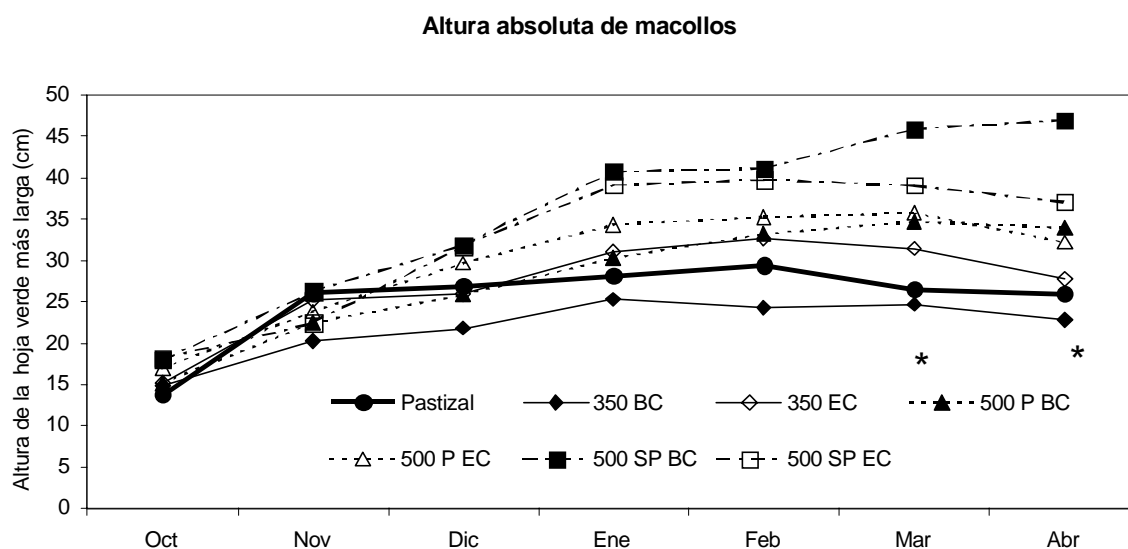


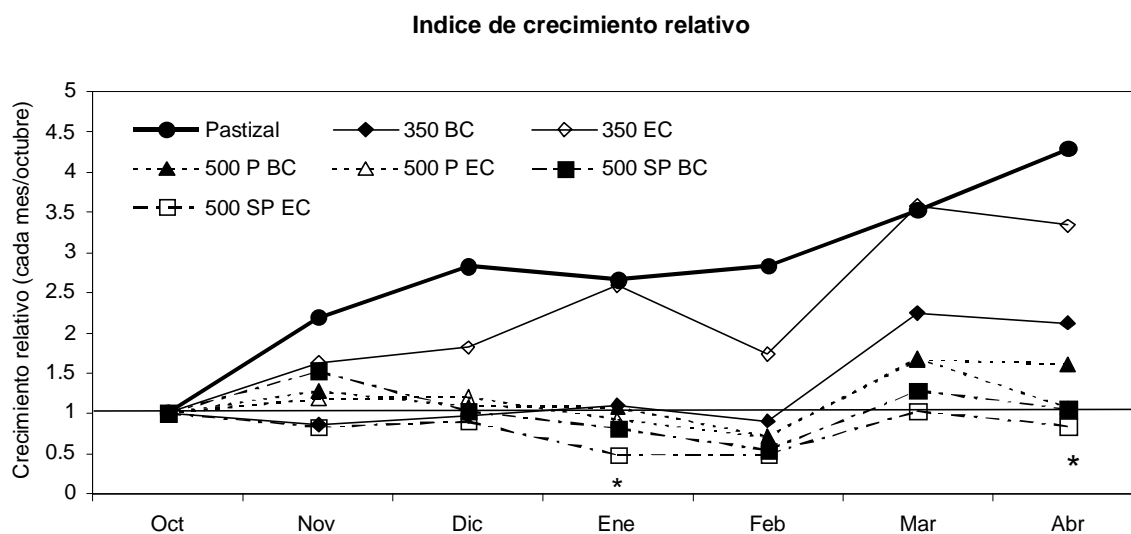
Figura 3.4.5. Altura de macollos (en cm) de matas de *S. speciosa* creciendo en los distintos tratamientos. Cada símbolo representa el promedio de 3 plantas. Con asteriscos se indican las fechas en las que hubo diferencias significativas entre tratamientos (Kruskal Wallis ANOVA, $p < 0,05$; ver texto para mayor detalle). Temporada 1999-2000.



La altura de macollos (longitud de la hoja más larga de cada macollo) se incrementó marcadamente en noviembre en todos los tratamientos, sin registrarse diferencias significativas entre los mismos (Kruskal Wallis ANOVA, $p > 0,05$). Si bien inicialmente el incremento promedio en longitud fue mayor en las plantas del pastizal, el crecimiento

prácticamente se detuvo en los meses subsiguientes. Por el contrario, en las plantas creciendo bajo o entre los pinos, la elongación de hojas continuó durante el verano o aún durante el otoño en el caso del tratamiento con mayor cobertura arbórea (500 SP BC, Figura 3.4.4). Considerando la altura relativa de los macollos, y a pesar de las tendencias mencionadas, en ninguna fecha se detectaron diferencias significativas entre los tratamientos (Tabla 1 al final del capítulo). Por el contrario, la altura absoluta de los macollos en el mes de marzo y abril presentó diferencias entre tratamientos (Tabla 1 al final del capítulo), registrándose las menores alturas absolutas en los tratamientos con menor cobertura arbórea. La altura máxima de macollos, independientemente del momento en el cual esta altura fue alcanzada en cada situación de cobertura, se correlacionó positivamente con la cobertura arbórea, describiendo una relación lineal (Figura 3.4.9, Tabla 3.4.1).

Figura 3.4.6. Crecimiento relativo (macollaje neto x número relativo de hojas verdes por macollo x altura relativa del macollo) de matas de *S. speciosa* creciendo en los distintos tratamientos. Cada símbolo representa el promedio de 3 plantas. Con asteriscos se indican las fechas en las que hubo diferencias significativas entre algunos tratamientos (Kruskal Wallis ANOVA, $p < 0,05$; ver texto para mayor detalle). Temporada 1999-2000.



El índice de crecimiento relativo (producto de los tres índices relativos anteriores) mostró que, al final de la estación de crecimiento, hubo sólo un incremento positivo en crecimiento en las plantas creciendo bajo coberturas arbóreas menores a aproximadamente 70%. En el experimento, estos niveles de cobertura compatibles con el crecimiento de *S. speciosa* correspondieron al pastizal abierto y a los SSP de 350 y 500 pinos ha^{-1} PODADOS (Figura 3.4.6). Las primeras diferencias significativas entre tratamientos se registraron en el mes de enero, cuando las plantas del pastizal y del tratamiento 350 EC crecieron

significativamente más que en todos los tratamientos con 500 pinos ha^{-1} (Mann-Whitney, $p < 0,05$; Tabla 1 al final del capítulo). Asimismo, en el mes de marzo las plantas del pastizal y los tratamientos forestados con menores coberturas arbóreas (350 BC y EC) se diferenciaron por su mayor crecimiento relativo de las de los tratamientos 500 P EC y 500 SP BC y EC (Tabla 1 al final del capítulo).

Como se mencionó anteriormente, se observaron dos períodos de crecimiento: primavera-verano y otoño. En ambos casos, los máximos valores en los índices de crecimiento se relacionaron linealmente con la cobertura arbórea, decreciendo a medida que ésta aumentó (Figura 3.4.10 y 3.4.11, Tabla 3.4.1).

Figura 3.4.7. Macollaje relativo máximo (mes de abril) en función de la cobertura arbórea, en matas de *S. speciosa*. Cada símbolo representa el macollaje neto máximo de una planta individual y la cobertura arbórea sobre esa planta en particular.

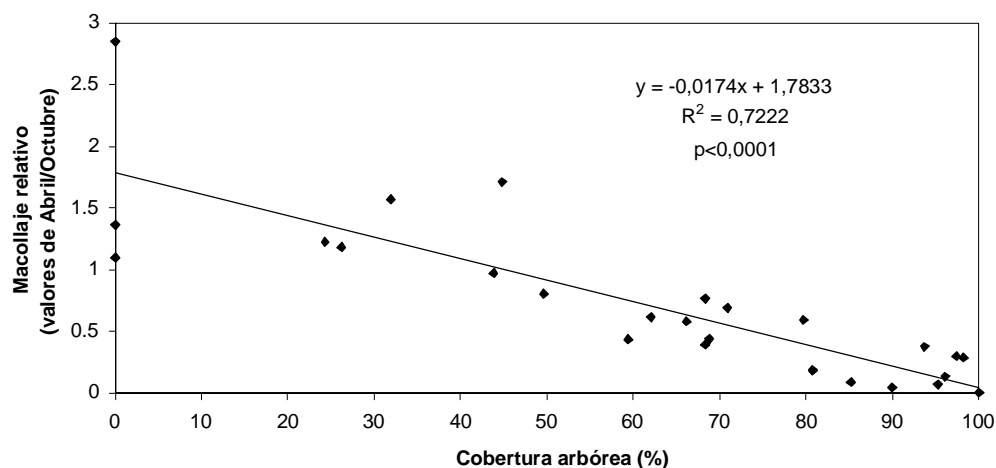


Figura 3.4.8. Producción máxima de hojas verdes por macollo en función de la cobertura arbórea, en matas de *S. speciosa*. Cada símbolo representa la producción neta de hojas de una planta individual y la cobertura arbórea sobre esa planta en particular.

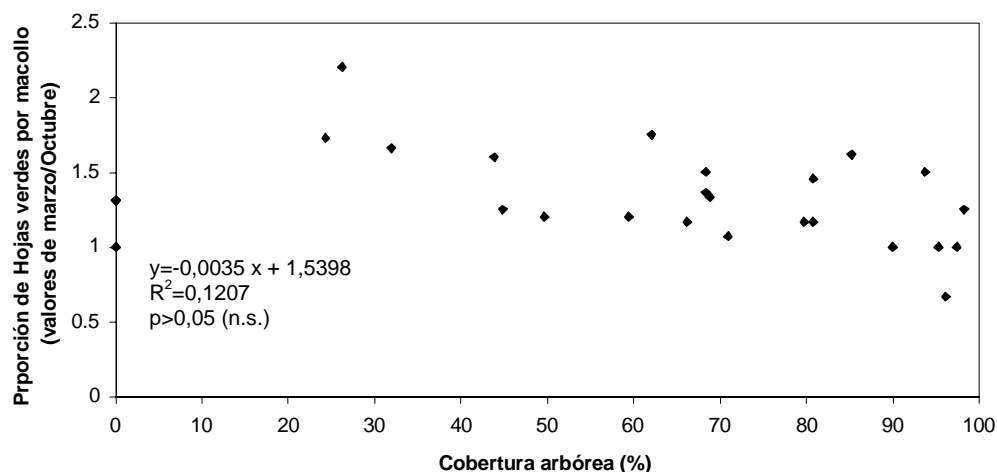


Figura 3.4.9. Altura máxima (cm) de macollos en función de la cobertura arbórea, en matas de *S. speciosa*. Cada símbolo representa la altura máxima de los macollos de una planta individual y la cobertura arbórea sobre esa planta en particular.

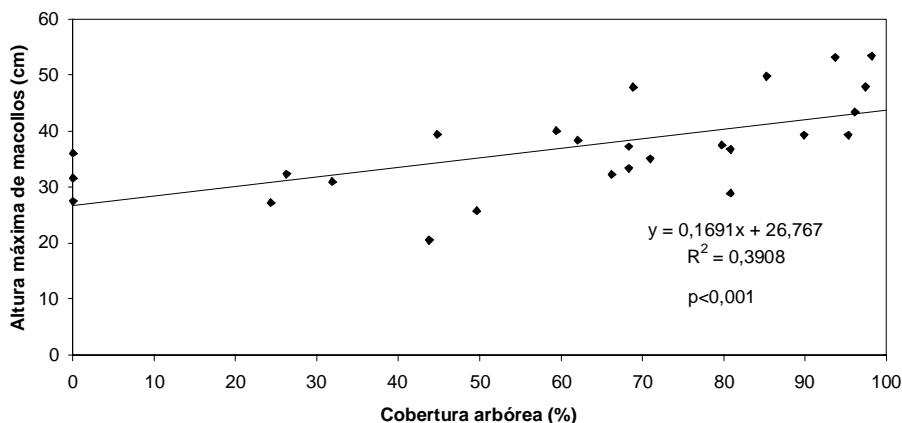


Figura 3.4.10. Crecimiento relativo máximo (primer pico de primavera-verano) en función de la cobertura arbórea, en matas de *S. speciosa*. Cada símbolo representa el crecimiento de una planta individual y la cobertura arbórea sobre esa planta en particular.

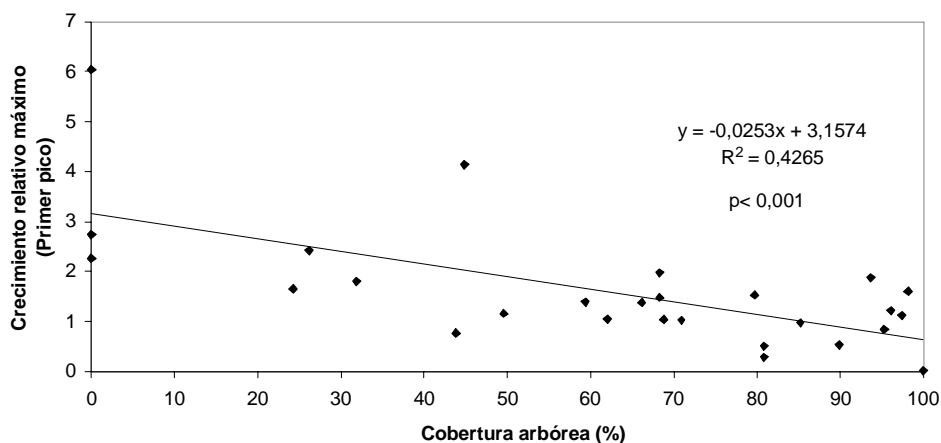


Figura 3.4.11. Crecimiento relativo máximo (segundo pico de otoño) en función de la cobertura arbórea, en matas de *S. speciosa*. Cada símbolo representa el crecimiento de una planta individual y la cobertura arbórea sobre esa planta en particular.

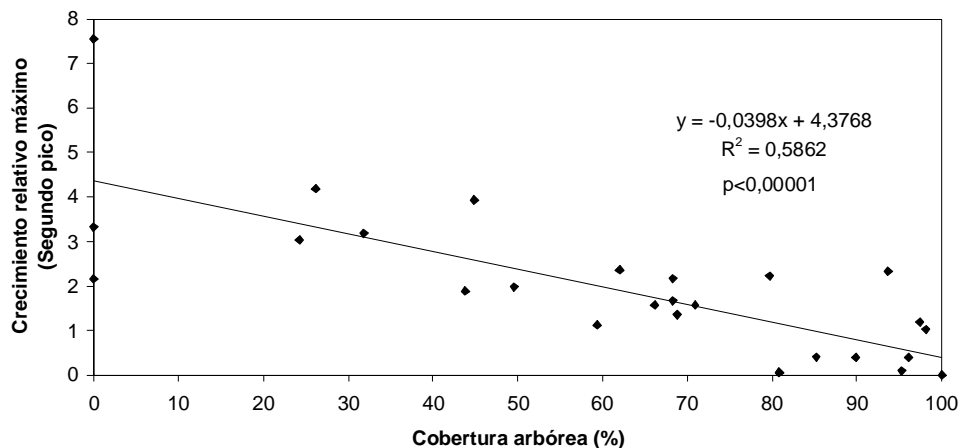


Tabla 3.4.1. Regresiones para las distintas variables de crecimiento de *S. speciosa* en función de la cobertura arbórea.

Variable estimada	Modelo lineal	R ² (valor de p)
Macollaje máximo (MM)	MM=-0.0174 (\pm 0.0021) CA + 1.7833 (\pm 0.15)	0.7222 (p<0.01)
Altura máxima de macollo (AMM)	AMM= 0.1691 (\pm 0.043) CA + 26.767 (\pm 2.933)	0.3908 (p<0.01)
Crecimiento relativo máximo, 1 ^{er} pico (CRM-1)	CRM-1 = -0.0253 (\pm 0.0058) CA + 3.1574 (\pm 0.408)	0.426 (p<0.01)
Crecimiento relativo máximo, 2 ^{do} pico (CRM-2)	CRM-2 = -0.0398 (\pm 0.0067) CA + 4.377 (\pm 0.465)	0.5862 (p<0.01)

CA= Cobertura arbórea (en %)

Diferentes procesos explicaron los patrones de crecimiento en el tiempo en los distintos rangos de cobertura arbórea. En noviembre, todas las plantas medidas crecieron principalmente por elongación de sus hojas ya desarrolladas, mientras que en diciembre, crecieron por producción de nuevas hojas. En enero, el índice de crecimiento relativo de las matas del pastizal reflejó la senescencia de hojas, mientras que a bajas coberturas arbóreas, las variables que mejor explican el crecimiento fueron la producción de nuevas hojas y la elongación de las más viejas. En febrero, se produjo la senescencia de hojas en los tratamientos con bajas coberturas arbóreas, y las plantas del pastizal comenzaron a macollar. En marzo, el índice de crecimiento relativo se incrementó principalmente por la producción de nuevas hojas en todos los niveles de cobertura. En abril, la producción de macollos explicó el incremento en el índice de crecimiento de las matas del pastizal y en aquellas con niveles de cobertura de alrededor de 45%. En ese mes, a pesar de que también se produjeron nuevos macollos a mayores niveles de cobertura, la alta mortalidad de los mismos hizo que decreciera el índice de crecimiento en estas situaciones.

El nivel de cobertura arbórea explica una parte importante de la variación en el crecimiento de *S. speciosa*. El efecto neto sobre el crecimiento es negativo a medida que aumenta la cobertura, a pesar de que existen efectos de facilitación sobre el estado hídrico de las plantas en algunos momentos de la temporada, como se mostró en el capítulo 3.1. Esto indicaría que para esta especie, bajo las condiciones de cobertura arbórea estudiadas, la radiación es un recurso más limitante que el agua. Un resultado similar fue reportado para

otras especies herbáceas no tolerantes a la sombra en sistemas silvopastoriles con pino radiata (Yunusa et al., 1995).

El proceso de macollaje en pastos es un fenómeno complejo controlado por factores endógenos y ambientales, incluyendo la calidad y cantidad de luz (Sánchez et al., 1993). En el presente estudio, la producción de macollos se correlacionó negativamente con los niveles de cobertura arbórea, y consecuentemente, con el nivel de sombreado. Varios estudios han mostrado que la producción de macollos está indirectamente regulada por la presencia de otros individuos y macollos (tamaño de la planta), los cuales determinan la cantidad y la composición del espectro de luz que alcanza a los macollos (e.g. Deregibus et al., 1985; Casal et al., 1987a). La mayor elongación de las hojas en los tratamientos más sombreados (con mayor cobertura arbórea) también podría estar mediada por la cantidad y composición del espectro lumínico. En este sentido, una mayor elongación de las hojas fue observada en pastos creciendo en pastizales muy densos o en experimentos donde se suplementó luz en el rojo lejano (Casal et al., 1987b). Los estudios mencionados han demostrado que las plantas responden a la competencia incrementando la elongación de sus hojas y reduciendo el macollaje, a partir de la percepción de la calidad de luz mediante fotorreceptores. El más conocido de éstos es el fitocromo, el cual detecta cambios en la proporción rojo/rojo lejano de la luz inducidos por la presencia de otras plantas (Sánchez et al., 1993). En el presente estudio, se detectaron cambios significativos en la longitud de hojas y en la producción de macollos en matas creciendo bajo altas coberturas arbóreas. Estos cambios podrían significar una ventaja en matas creciendo en pastizales densos debido a que permitirían a las matas individuales reducir la competencia por luz con sus vecinos. Sin embargo, en sistemas silvopastoriles, en los cuales la sombra es producida por la presencia de árboles, los pastos no adquieren ninguna ventaja a través de estas estrategias, que probablemente desarrolló la especie evolucionando en ecosistemas sin cobertura arbórea.

Por otro lado, el número de hojas verdes por macollo no se correlacionó con la cobertura arbórea. Esta característica está más probablemente determinada por aspectos genéticos de la especie que por factores ambientales.

Los individuos de *S. speciosa* también respondieron a cambios en la cobertura arbórea creciendo en diferentes momentos dentro de la estación de crecimiento. Resultados en otras especies han demostrado que la densidad de plantas puede afectar la duración de las fases del desarrollo, a través de procesos mediados por el fitocromo (Sánchez et al., 1993). Por lo tanto, diferencias en el ambiente lumínico de los distintos tratamientos podrían explicar, al menos en parte, las diferencias observadas en las fases fenológicas de los pastos. Otro factor que podría

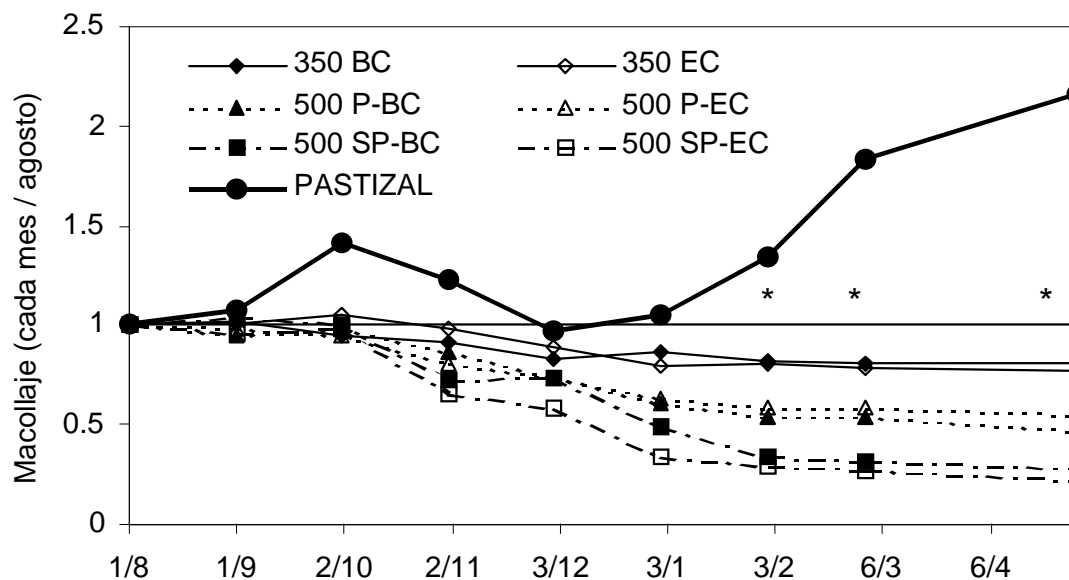
influir sobre dichos cambios es el mejoramiento de las condiciones hídricas de los pastos bajo cobertura arbórea. Asimismo, la expansión foliar está estrechamente ligada al estado hídrico de la planta (e.g. Rosenthal et al., 1987; Granier & Tardieu, 1999) por lo que un mejoramiento de las condiciones hídricas bajo sombra también podría influir sobre la longitud de las hojas.

El crecimiento de las matas se vio severamente limitado cuando la cobertura arbórea fue mayor a 70%. Este resultado, a nivel individual, es consistente con mediciones a nivel de rodal en bosques de pino ponderosa en el este de Arizona (Cooper, 1960), y en sistemas silvopastoriles con pino radiata en Nueva Zelanda (Knowles et al., 1999), a pesar de que en estos estudios se midieron otras especies de pastos.

Mediciones en matas de *F. palleescens* implantadas, temporada 2000-2001:

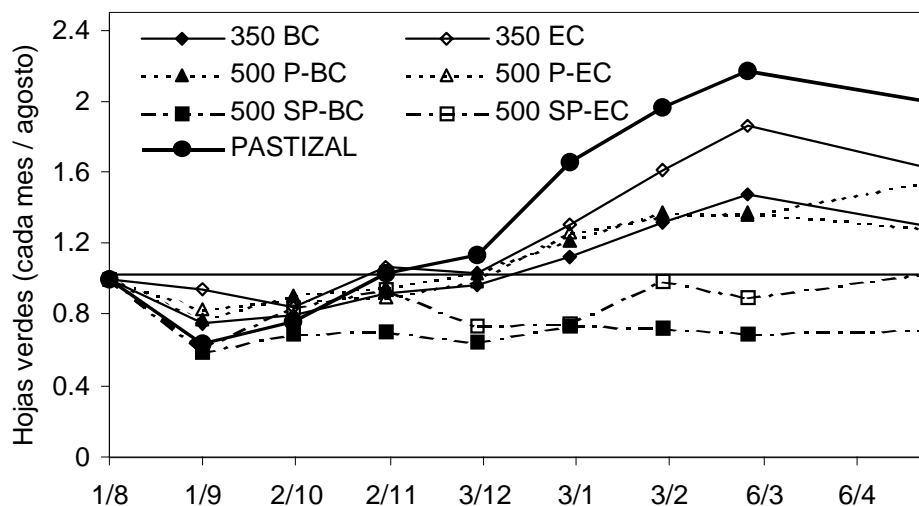
Al igual que en el caso de las matas de *S. speciosa*, el crecimiento de las matas de *F. palleescens* implantadas fue menor a medida que aumentó la cobertura arbórea (Figuras 3.4.12 a 3.4.15, Tabla 2 al final del capítulo), debido principalmente a la gran mortalidad de macollos. Esto contrasta con los resultados de las matas ya instaladas (ver más adelante) en las cuales no se observó esta tendencia sino hasta niveles muy altos de cobertura arbórea. Se considera, en consecuencia, que estos resultados no se debieron a la imposibilidad de *Festuca* de crecer bajo sombra sino al estrés de implantación, que probablemente hizo que gran parte del carbono fijado tuviera que destinarse a la “reconstrucción” de raíces. Si bien no se siguió el crecimiento de estas mismas plantas en la segunda temporada, sí se observó que todas sobrevivieron. Estos resultados se dieron en una temporada extraordinariamente húmeda, lo que sugiere que la implantación de matas pequeñas de esta especie se vería aún más afectada en temporadas secas. La implantación se llevó a cabo a fines del invierno, por lo que sería interesante intentar la plantación en otro momento del año (otoño) en el cual la especie tal vez posea una capacidad diferente de producir raíces. Otro aspecto a ensayar es la siembra de *Festuca* a partir de semillas, así también como de otras especies de interés forrajero ya sean nativas o exóticas.

Figura 3.4.12. Macollaje relativo de matas de *F. pallescens* implantadas en los distintos tratamientos. Cada punto representa el promedio de 3 individuos. BC=bajo copa; EC=entre copas; 350/500= número de pinos ha^{-1} . Con asteriscos se indican las fechas en las que se detectaron diferencias significativas entre algunos tratamientos (Kruskal-Wallis ANOVA, $p < 0,05$). Ver texto para mayor detalle.



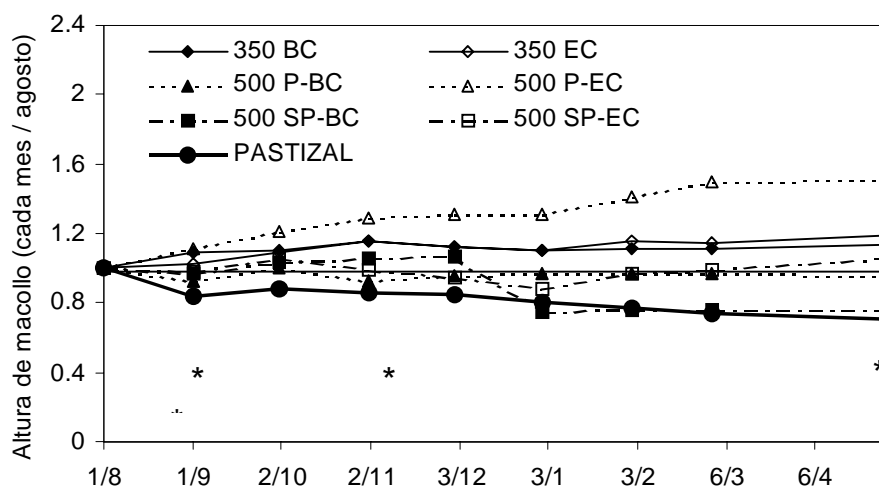
El número relativo de macollos presentó diferencias significativas entre tratamientos a partir del mes de febrero. En ese mes las plantas del pastizal y el tratamiento 350 EC se diferenciaron de las de todos los tratamientos con 500 pinos ha^{-1} , excepto de las del 500 P EC. Asimismo, en febrero las plantas del 500 P BC se diferenciaron de las de ambos tratamientos sin podar (500 SP BC y EC, Mann-Whitney, $p < 0,05$; Tabla 2 al final del capítulo). En marzo las plantas del pastizal y del tratamiento 350 BC tuvieron tasas de macollaje neto mayores a las de todos los tratamientos con 500 pinos ha^{-1} , mientras que las matas del 350 EC se diferenciaron sólo de las de los tratamientos con 500 pinos ha^{-1} sin podar (Mann-Whitney, $p < 0,05$; Tabla 2 al final del capítulo). En el mes de mayo las matas del pastizal presentaron diferencias significativas con todos los tratamientos forestados. En ese mes las matas implantadas en los tratamientos 350 BC y EC tuvieron un macollaje neto mayor a las de los 3 tratamientos con mayor cobertura arbórea (500 P BC y 500 SP BC y EC), observándose el menor macollaje neto relativo en el tratamiento 500 SP EC (Figura 3.4.12, Tabla 2 al final del capítulo).

Figura 3.4.13. Número relativo de hojas verdes por macollo de matas de *F. pallescens* implantadas en los distintos tratamientos. Cada punto representa el promedio de 3 individuos. BC=bajo copa; EC=entre copas; 350/500= número de pinos ha^{-1} . En ninguna fecha se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (Kruskal-Wallis ANOVA, $p>0,05$).



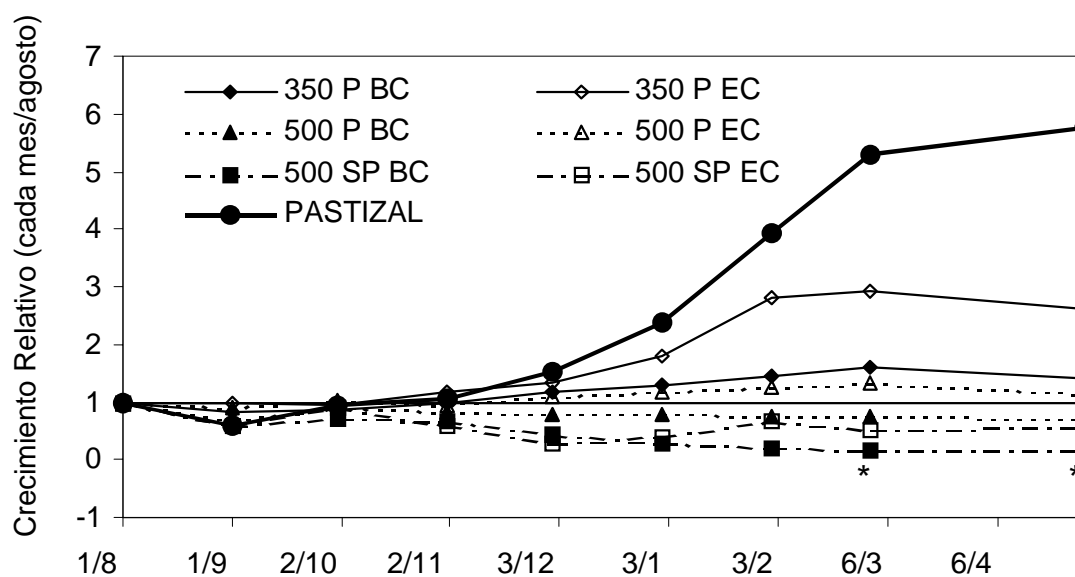
Al igual que en el caso de *Stipa speciosa*, el número relativo de hojas verdes por macollo de matas implantadas de *F. pallescens* no presentó diferencias significativas entre tratamientos en ninguna fecha de muestreo (Figura 3.4.13, Tabla 2 al final del capítulo). Excepto en las matas implantadas en los tratamientos con mayor cobertura arbórea (500 SP BC y EC), el número relativo de hojas verdes por macollo aumentó desde octubre hasta el mes de marzo.

Figura 3.4.14. Altura relativa de macollos de matas de *F. pallescens* implantadas en los distintos tratamientos. Cada punto representa el promedio de 3 individuos. BC=bajo copa; EC=entre copas; 350/500= número de pinos ha^{-1} . Con asteriscos se indican las fechas en las que se detectaron diferencias significativas entre algunos tratamientos (Kruskal-Wallis ANOVA, $p<0,05$, ver texto para mayor detalle).



La altura relativa de macollos presentó diferencias entre tratamientos en los meses de septiembre, noviembre y abril. En esos meses la altura relativa de macollos de las plantas del tratamiento 500 P EC fue mayor a la del resto de los tratamientos, aunque en cada mes esas matas se diferenciaron estadísticamente (Figura 3.4.14, Mann-Whitney, $p < 0,05$, Tabla 2 al final del capítulo) de los siguientes tratamientos: en septiembre se diferenciaron de las plantas del pastizal, 500 P BC y 500 SP BC y EC; en noviembre, se diferenciaron de las matas del pastizal, 500 SP EC y 500 P BC; y en el mes de mayo la altura relativa de los macollos de las plantas del tratamiento 500 P EC fue mayor a la de las matas del pastizal y las de los tratamientos forestados con menores coberturas (350 BC y EC y 500 P BC).

Figura 3.4.15. Crecimiento relativo (macollaje neto x número relativo de hojas verdes por macollo x altura de macollos) de matas de *F. palleescens* implantadas en los distintos tratamientos. Cada punto representa el promedio de 3 individuos. BC=bajo copa; EC=entre copas; 350/500= número de pinos ha^{-1} . Con asteriscos se indican las fechas en las que se detectaron diferencias significativas entre algunos tratamientos (Kruskal-Wallis ANOVA, $p < 0,05$, ver texto para mayor detalle).



El crecimiento relativo de las matas implantadas de *F. palleescens* sólo presentó diferencias significativas entre algunos tratamientos al final de la temporada de crecimiento, en los meses de marzo y mayo (figura 3.4.15, Kruskal Wallis ANOVA, Mann-Whitney, $p < 0,05$; Tabla 2 al final del capítulo). En el mes de marzo, las matas del pastizal y el tratamiento 350 EC crecieron más que las de los tratamientos 500 P BC y 500 SP EC. En mayo las plantas del pastizal se diferenciaron por su mayor crecimiento relativo de las de los

tratamientos 500 P BC y EC y 500 SP EC, mientras que las matas implantadas en ambos tratamientos con 350 pinos ha^{-1} se diferenciaron de las del tratamiento 500 P BC.

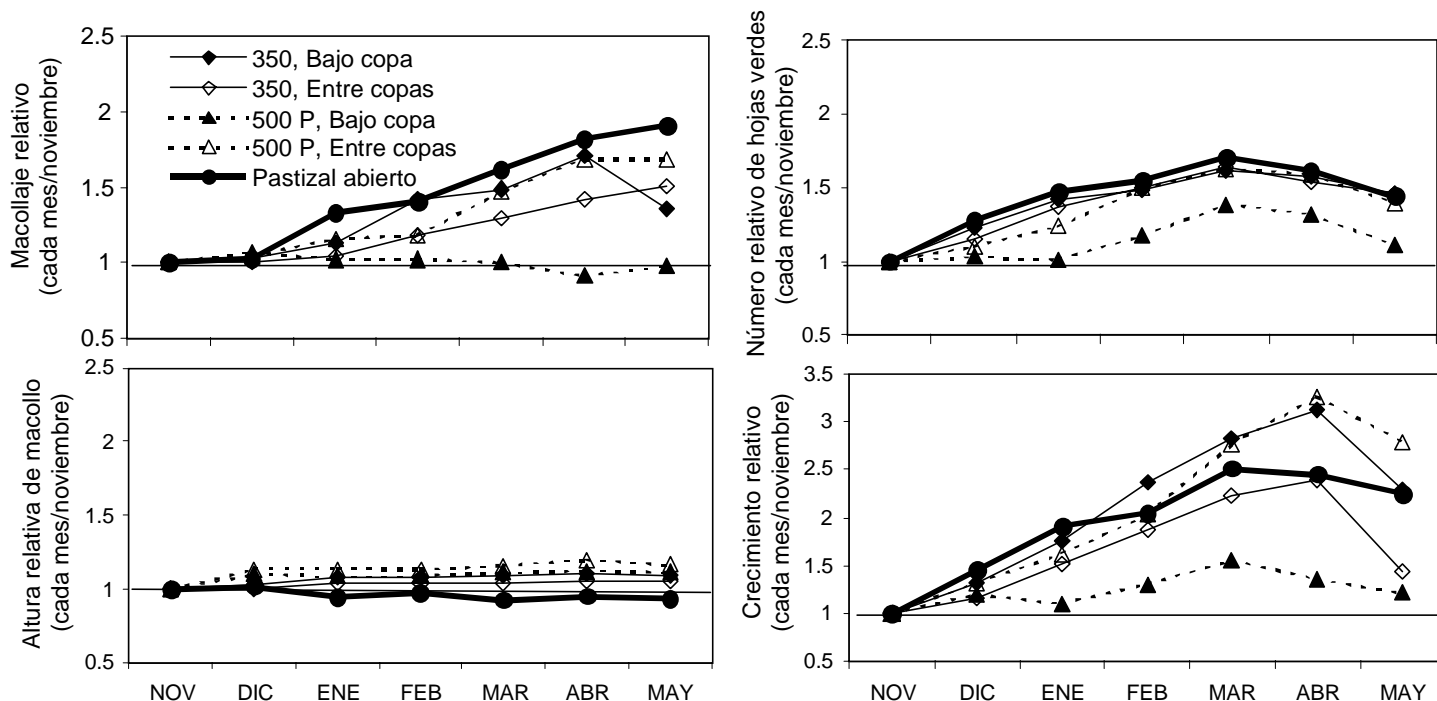
Si bien no se evaluó el crecimiento de matas de *S. speciosa* ya instaladas, y no puede descartarse con seguridad que el estrés de implantación no haya influido en los resultados, se considera que en realidad reflejaron la tendencia real (independientemente del estrés de implantación) de la especie bajo sombra, en contraste con lo que ocurre en *Festuca*. Esta suposición se basa en la observación de la abundancia y persistencia de ambas especies a medida que aumenta la cobertura arbórea y las diferencias entre especies en la tolerancia al estrés hídrico y su relación con el proceso de fotosíntesis (ver próximo capítulo).

Mediciones en matas de *F. palleescens* instaladas naturalmente, temporada 2000-2001.

En contraste con los resultados obtenidos en la misma temporada de crecimiento para las matas de *F. palleescens* implantadas, el crecimiento de matas de esta especie ya instaladas a niveles medios de cobertura arbórea fue similar o aún mayor al de las matas del pastizal. Estos resultados son consistentes con la presencia de la especie bajo niveles relativamente altos de cobertura arbórea.

A pesar de que en casi todos los meses de medición el macollaje neto fue levemente superior en las matas del pastizal que en las que crecieron en los SSP, las diferencias entre tratamientos nunca fueron significativas (Kruskal Wallis ANOVA, $p > 0,05$). Sólo en el tratamiento más denso (500 pinos ha^{-1} bajo copa), la mortalidad de macollos excedió la producción de nuevos macollos (índice < 1 en la figura 3.4.16, arriba a la izquierda, Tabla 3 al final del capítulo).

Figura 3.4.16. Macollaje relativo, número relativo de hojas verdes por macollo, altura relativa de macollos e índice general de crecimiento (macollaje neto x número relativo de hojas verdes por macollo x altura relativa de macollo), en función del tiempo, medidos en matas de *F. pallescens* creciendo naturalmente en los distintos tratamientos. Cada punto representa el promedio de 3 individuos. En ninguna fecha ni variable de crecimiento se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (Kruskal-Wallis ANOVA, $p > 0,05$).



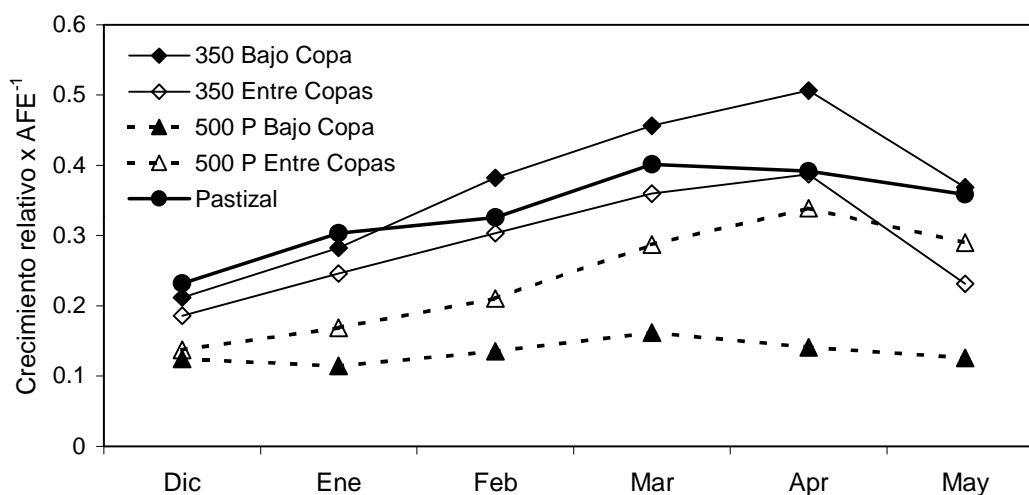
La altura de los macollos fue casi constante a largo de la temporada de crecimiento en todos los tratamientos, mostrando una tendencia a una mayor elongación en los tratamientos con alta cobertura arbórea. En el pastizal abierto, la longitud de las nuevas hojas fue siempre menor que el valor inicial (hojas viejas medidas en noviembre) (Figura 3.4.16, abajo a la izquierda, Tabla 3 al final del capítulo). A pesar de estas diferencias, la longitud de las hojas en valor absoluto no difirió estadísticamente entre tratamientos (en este análisis no se incluyeron matas creciendo en el tratamiento de 500 pinos ha^{-1} sin podar donde posiblemente las hojas son significativamente más largas que en el pastizal).

El número relativo de hojas verdes por macollo fue similar entre tratamientos en todos los meses (Kruskal Wallis ANOVA, $p > 0,05$, Tabla 3 al final del capítulo). Excepto bajo la mayor cobertura arbórea (500 pinos ha^{-1} BC), en la cual el número relativo de hojas verdes no aumentó durante los dos primeros meses de medición, en el resto de los tratamientos éste aumentó desde noviembre hasta el mes de marzo. Una disminución importante en el número relativo de hojas verdes fue observada en todos los tratamientos durante el otoño (Figura 3.4.16, arriba a la derecha).

Un patrón similar fue observado para el índice general de crecimiento, que fue similar en todos los tratamientos (Figura 3.4.16, abajo a la derecha, Kruskal Wallis ANOVA, $p > 0,05$, Tabla 3 al final del capítulo), aunque mayores valores promedio fueron encontrados en los tratamientos con coberturas arbóreas de alrededor de 65% (350 BC y 500P EC). Las menores tasas de crecimiento fueron medidas a la mayor cobertura arbórea (500 pinos ha^{-1} bajo copa). Sin embargo, aún en este caso, las plantas incrementaron su número de hojas y la longitud de las mismas comparando con sus valores iniciales (índice > 1).

Cuando se ponderó el índice de crecimiento por el área foliar específica en los distintos tratamientos (figura 3.4.17), bajaron relativamente los valores para el tratamiento de 500 pinos ha^{-1} . Sin embargo, debido a que no había diferencias en esta variable entre el pastizal y el SSP de 350 pinos ha^{-1} , el crecimiento relativo del SSP 350 BC siguió siendo mayor que en el pastizal. A pesar de las tendencias observadas, no se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (Kruskal Wallis ANOVA, $p > 0,05$), debido posiblemente a la gran variabilidad entre las plantas del pastizal.

Figura 3.4.17. Crecimiento relativo de matas de *Festuca pallescens* creciendo naturalmente en los distintos tratamientos ponderado por el área foliar específica (AFE) en cada tratamiento (ver capítulo 3.2). Temporada 2000-2001. En ninguna fecha se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (Kruskal Wallis ANOVA, $p > 0,05$).



El crecimiento durante esta temporada no presentó el patrón bimodal, común en *F. pallescens* (Defossé et al, 1990). La alta disponibilidad de agua y los altos valores de potencial agua de pre-alba, aún en pleno verano, pueden explicar la uniformidad en el crecimiento durante toda la temporada. Esta ausencia de dormancia en el verano en *F. pallescens* le permitiría usar suministros de agua impredecibles y de poca magnitud durante el

verano, como ocurre en otras especies de ambientes semiáridos (Pugnaire et al., 1996). Estos resultados concuerdan con los encontrados en matas de *F. palleescens* creciendo en condiciones de alta disponibilidad de agua y radiación durante toda la temporada en la EEA INTA Bariloche (ver más adelante).

En resumen, los valores de crecimiento no difirieron entre tratamientos a pesar de que en las situaciones con mayor cobertura las plantas recibieron en promedio un 30% (500 EC) y 16% (500 BC) de radiación con respecto al pastizal. Estos resultados pueden ser explicados tanto por el cambio en área foliar específica, la forma de las matas, mejores condiciones de estado hídrico (menor demanda atmosférica bajo sombra) y/o la menor asignación de biomasa a las raíces en las matas creciendo en los tratamientos con mayor cobertura. Los cambios estructurales encontrados (mayor área foliar, mayor exposición de las hojas al sol, menor cantidad de raíces) son estrategias que evidentemente le permiten a *F. palleescens*, una especie considerada heliófila, crecer en ambientes con bajos niveles de radiación. Sin embargo, estas estrategias son efectivas bajo condiciones de alta disponibilidad de agua, como fue la temporada 2000-2001. Estas mismas estrategias (principalmente, los cambios en la asignación de biomasa) podrían ser negativas para las mismas plantas en temporadas muy secas o ante el pastoreo.

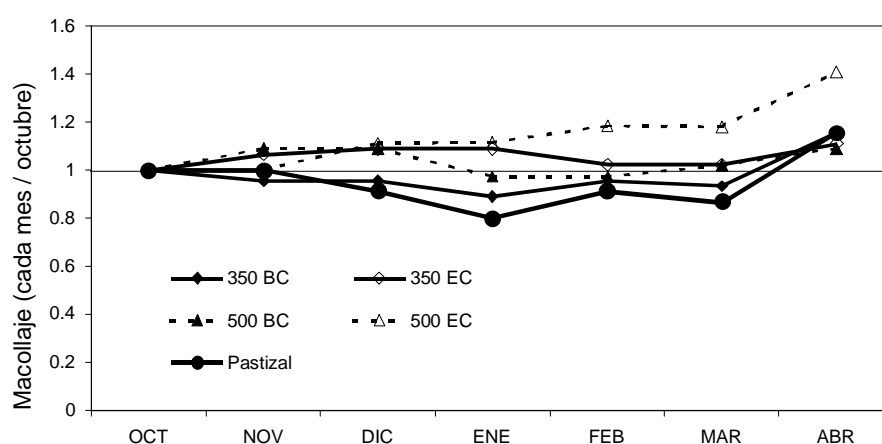
Mediciones en matas de *F. palleescens* instaladas naturalmente, temporada 2001-2002

En la sección relativa al estado hídrico de las matas (sección 3.1) se mostró que en una temporada seca, como fue la 2001-2002, las matas de los SSP estuvieron más estresadas que en el pastizal, durante parte del verano. Esto concuerda con la hipótesis anteriormente planteada relativa a los efectos negativos que ocurren en condiciones de disponibilidad restringida de agua. Posiblemente sus mayores áreas foliares específicas y su menor proporción de raíces constituyeron una desventaja competitiva con respecto a los árboles. Frente a estos resultados cabe preguntarse si estos peores estados hídricos se vieron reflejados en el crecimiento. La respuesta es negativa. Nuevamente en esta temporada, las matas de los SSP crecieron igual que en el pastizal (Figuras 3.4.18 a 3.4.22, Tabla 4 al final del capítulo). Sin embargo, si se comparan los valores máximos de crecimiento relativo entre temporadas puede observarse que en la temporada húmeda la magnitud del crecimiento relativo fue mayor

que en la temporada seca (3,25 y 2,25 (*), respectivamente, ver figuras 3.4.16 y 3.4.22). El hecho de que a pesar de tener un peor estado hídrico en el verano las plantas de los sistemas forestados crecieran igual a las del pastizal puede deberse a que evolutivamente la especie se desarrolló en ambientes con déficits hídricos en verano, lo cual se refleja en su crecimiento bimodal. En este sentido, los mayores crecimientos se producen en primavera y otoño, momentos en los que aún hay abundante agua en el perfil de suelo o las lluvias ya han comenzado nuevamente. Por ello, el resultado neto (para toda la temporada de crecimiento) de las interacciones de competencia y facilitación por agua fue positivo, a pesar de que en verano, la competencia por agua probablemente tuvo un peso importante en el estado hídrico de las plantas.

En esta temporada seca, el macollaje neto fue siempre menor en el pastizal que en los tratamientos con cobertura arbórea, excepto en el otoño, en el cual, las plantas del pastizal fueron las que más macollaron en promedio (Figura 3.4.18). El mayor valor de macollaje neto acumulado a lo largo de toda la temporada se produjo en el tratamiento de 500 árboles ha^{-1} , entre copas. A pesar de las tendencias mencionadas en relación con el macollaje neto, en ninguna fecha se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (Kruskal Wallis ANOVA, $p > 0,05$, Tabla 4 al final del capítulo).

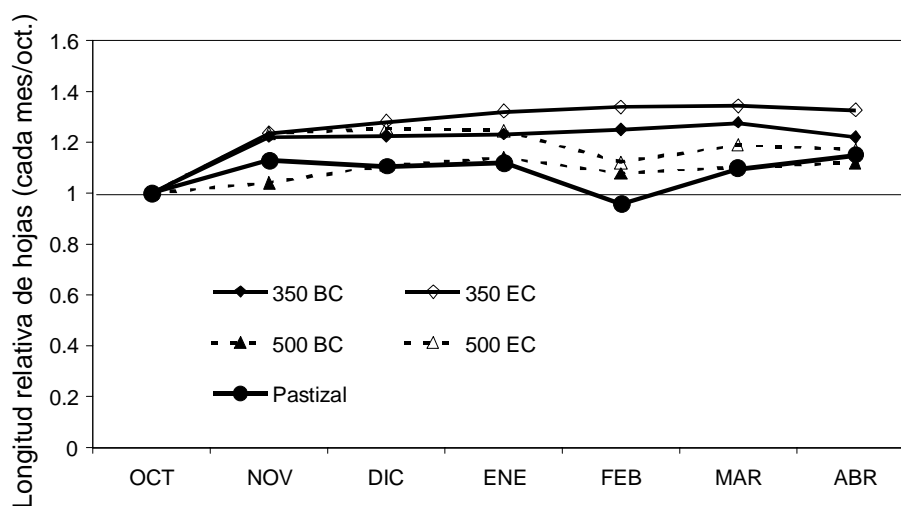
Figura 3.4.18. Macollaje relativo de matas de *F. palleescens* creciendo en los distintos tratamientos. Cada punto representa el promedio de 3 individuos. Temporada 2001-2002. BC= bajo copa; EC= entre copas. En ninguna fecha se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (Kruskal Wallis ANOVA, $p > 0,05$).



* El valor de índice de crecimiento relativo igual a 2,25 corresponde al promedio de las matas del tratamiento 500 P EC en la temporada 2001-2002. Este valor surge de realizar el producto de los índices macollaje neto, número relativo de hojas verdes y *altura de macollo*, tal como se realizó con los datos correspondientes a la temporada 2000-2001 (Figura 3.4.16, abajo a la derecha). Nótese que este valor se presenta en la figura 3.4.22, mientras que en la figura 3.4.21 no se presenta este índice de crecimiento sino el resultado del producto entre el macollaje neto, el número relativo de hojas verdes por macollo y la *longitud total de hojas verdes* por macollo, que no sólo incluye la hoja verde más larga sino todas las hojas verdes presentes en cada macollo.

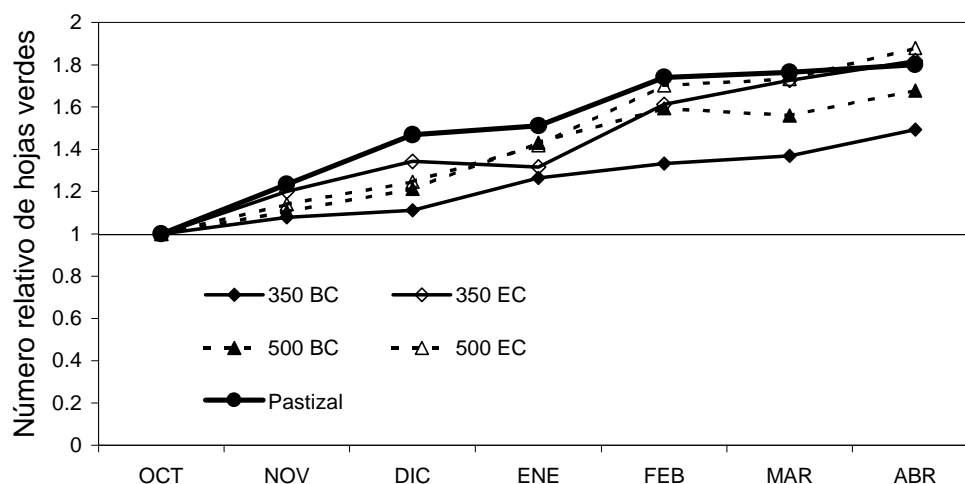
En promedio la longitud relativa total de las hojas de *F. pallescens* fue en general mayor en las matas de los tratamientos con cobertura arbórea que en el pastizal, aunque dentro de aquellos no se verificó una tendencia creciente con la cobertura como en el caso de *S. speciosa* (Figura 3.4.19). Sin embargo, en ninguna fecha se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (Kruskal Wallis ANOVA, $p>0,05$, Tabla 4 al final del capítulo).

Figura 3.4.19. Longitud relativa total de hojas en macollos de *F. pallescens* creciendo en los distintos tratamientos. Cada punto representa el promedio de 3 individuos. Temporada 2001-2002. BC=bajo copa; EC=entre copas. En ninguna fecha se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (Kruskal Wallis ANOVA, $p>0,05$).



El menor número relativo de hojas se detectó en las matas del tratamiento de 350 pinos ha^{-1} bajo copa (Figura 3.4.20), que fueron aquellas que sufrieron los mayores déficits hídricos (ver sección 3.1). Sin embargo, tal como ocurrió con las otras variables medidas, no se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (Kruskal Wallis ANOVA, $p>0,05$, Tabla 4 al final del capítulo).

Figura 3.4.20. Número relativo de hojas en macollos de *F. pallescens* creciendo en los distintos tratamientos. Cada punto representa el promedio de 3 individuos. Temporada 2001-2002. BC= bajo copa. EC= entre copas. En ninguna fecha se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (Kruskal Wallis ANOVA, $p>0,05$).



Durante los meses con abundante agua en el suelo (primavera y otoño), el crecimiento relativo promedio de las matas del pastizal fue similar o mayor a las plantas de los tratamientos con cobertura arbórea (Figura 3.4.21). Sin embargo, durante el verano, y a pesar de los efectos de estrés hídrico medidos, todas las matas de los tratamientos con pinos crecieron más que las del pastizal, alcanzando mayores valores acumulados en el mes de marzo. Durante esta temporada, las matas que más crecieron se ubicaron en las dos situaciones “entre copas” (Figura 3.4.21), en las que posiblemente tuvieron bajas demandas atmosféricas por sombreado de las copas y a la vez, menor competencia por agua con las raíces de los pinos. A pesar de estas tendencias registradas en los valores promedio, no se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (Kruskal Wallis ANOVA, $p>0,05$, Tabla 4 al final del capítulo).

Figura 3.4.21. Índice de crecimiento relativo (macollaje neto x número relativo de hojas verdes x longitud relativa total de hojas verdes por macollo) de *F. pallescens* creciendo en los distintos tratamientos. Cada punto representa el promedio de 3 individuos. Temporada 2001-2002. BC= bajo copa, EC= entre copas. En ninguna fecha se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (Kruskal Wallis ANOVA, $p>0,05$).

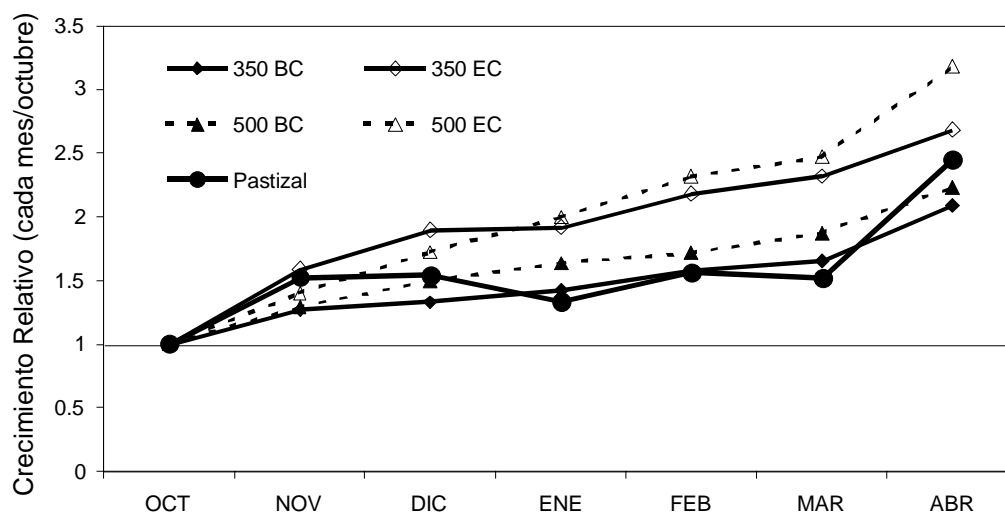
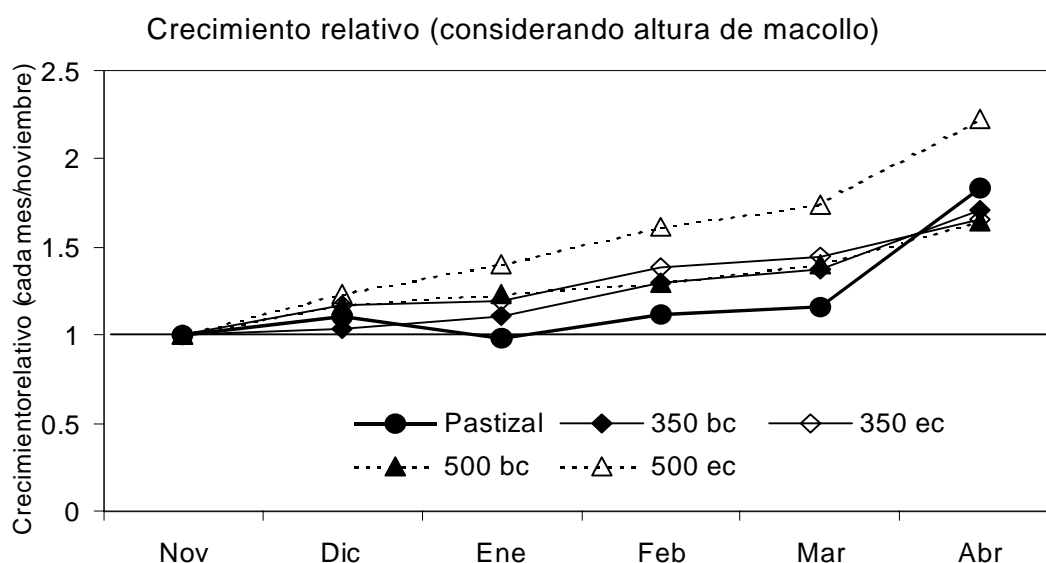


Figura 3.4.22. Crecimiento relativo II (macollaje neto x número relativo de hojas verdes por macollo x altura de macollo) de matas de *Festuca pallescens* creciendo en los distintos tratamientos. Cada símbolo representa el promedio de 3 individuos. En ninguna fecha se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (Kruskal Wallis ANOVA, $p>0,05$).



Mantenimiento del material verde durante el invierno

Las mismas plantas de *F. pallescens* que se habían medido en la temporada 2000-2001 (última medición en mayo), volvieron a medirse a comienzos de la primavera 2001 a fin de determinar la persistencia de material verde durante el invierno en cada uno de los tratamientos. Los resultados se presentan en la Tabla 3.4.2, en la que se muestra el índice de

crecimiento general (cociente de los valores de principios de octubre sobre mayo del mismo año). Puede apreciarse que el menor índice corresponde al pastizal, mientras que los mayores corresponden al sistema silvopastoril de 350 pinos ha⁻¹. En esta situación (tanto bajo como entre copas) el valor promedio es menor a 1, indicando un decrecimiento del material verde entre mediciones. Sin embargo, al observarse el desvío de los datos, puede verse que hubo plantas en las que aumentó la biomasa verde. Aunque en menor magnitud que en el tratamiento ralo, las matas del SSP de 500 pinos ha⁻¹ estuvieron mejor al inicio de la primavera que las del pastizal. Ninguna de estas diferencias fue estadísticamente significativa (Kruskal Wallis ANOVA, $p > 0,05$), sin embargo, denotan una tendencia en el sentido de que los pastos dentro de los sistemas con árboles se mantienen mejor durante el invierno que en un pastizal abierto. De ser así, estos resultados podrían explicarse por un atemperamiento de las condiciones microclimáticas entre los árboles, en comparación con un pastizal abierto (menores velocidades de viento y temperaturas extremas).

Tabla 3.4.2. Índice de crecimiento relativo para el invierno 2001 (valores medidos en octubre sobre los correspondientes al mes de mayo del mismo año), medido en matas de *F. pallescens* creciendo en los distintos tratamientos. No se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (Kruskal Wallis ANOVA, $p > 0,05$).

	350 BC	350 EC	500 BC	500 EC	PASTIZAL
Promedio	0,91	0,95	0,79	0,86	0,72
Desvío standard	0,419	0,477	0,054	0,100	0,066

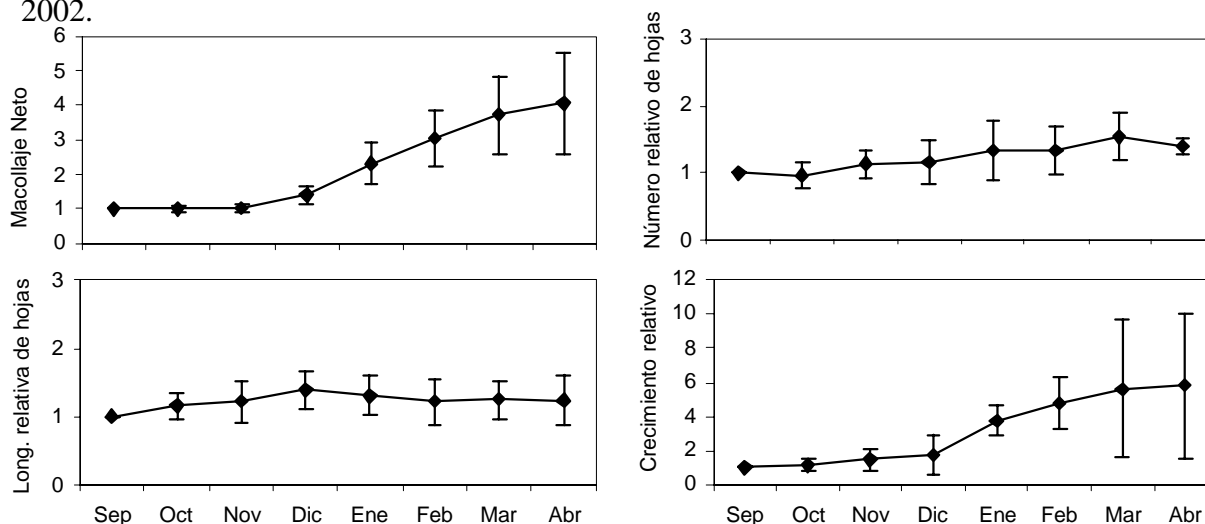
Mediciones en matas de *F. pallescens* creciendo en condiciones de alta disponibilidad de agua y luz

En la figura 3.4.23 se presentan los resultados de los distintos índices de crecimiento para matas de *F. pallescens* creciendo en condiciones semi-controladas. Pueden apreciarse los elevados valores promedio alcanzados, particularmente en el índice de macollaje, el cual resultó ser el principal responsable de los altos valores del índice general de crecimiento (ver en la figura 3.4.23. que en promedio el macollaje neto se cuadruplicó, mientras que la longitud de hojas y el número de hojas verdes por macollo se mantuvieron casi constantes a lo largo de toda la temporada). El crecimiento fue constante durante toda la temporada, indicando que la especie tiene la capacidad de crecer en forma continua si la disponibilidad de agua y radiación no son limitantes. Nótese también la gran variación de los datos (en el índice

de macollaje y crecimiento relativo), especialmente en los meses de otoño. En ese momento, algunas plantas produjeron gran cantidad de macollos mientras que otras tuvieron una mortalidad de los mismos relativamente alta. Cuando no hay limitantes de recursos, en general es esperable encontrar una alta variación ya que se manifiestan las diferencias genéticas entre individuos.

Considerando el crecimiento de *F. pallescens* bajo alta disponibilidad de agua y radiación en relación a los crecimientos medidos en el ensayo silvopastoril de campo, puede observarse que durante el mes de noviembre y principios de diciembre, los valores máximos de campo (correspondientes al tratamiento de 350 pinos ha^{-1}) fueron semejantes al de las matas creciendo sin limitantes hídricas ni de radiación, pero a partir de este mes, los crecimientos relativos a campo fueron siempre menores (ver figuras 3.4.21 y 3.4.23). Si se calcula el crecimiento relativo de cada mes con respecto al anterior (y no con respecto al inicial, como se presenta en las figuras) puede verse que el máximo crecimiento a campo es menor que el registrado bajo condiciones de alta disponibilidad de agua y luz, excepto en el período marzo-abril. En este caso, el crecimiento relativo promedio del tratamiento 500 pinos ha^{-1} EC fue de 1,29, en contraste con 1,03 para el observado bajo las condiciones semi-controladas. Esto indica que en los momentos con buena disponibilidad de agua (noviembre, marzo), las plantas de los SSP, a pesar de recibir menor cantidad de radiación, crecen al mismo nivel que matas sin limitantes hídricas y a plena luz. Por el contrario, en los meses con déficits hídricos, el crecimiento se ve restringido, aunque siempre las plantas de los SSP se aproximan más al crecimiento de plantas sin limitantes de agua y radiación que las del pastizal.

Figura 3.4.23. Macollaje relativo, Producción de hojas verdes, Longitud relativa de hojas e Índice general de crecimiento, para matas de *F. pallescens* creciendo a pleno sol y con agua a saturación. Las barras corresponden al desvío standard de los datos (n=5). Temporada 2001-2002.



Consideraciones finales:

Si se comparan los patrones de crecimiento de *F. pallescens* entre ambas temporadas, puede observarse que los efectos negativos sobre el estado hídrico de las plantas registrados en el verano 2001-2002, no se manifestaron en el crecimiento de las matas de los SSP. Por el contrario, en esta temporada seca, el crecimiento de las plantas de los SSP fue casi siempre mejor (en promedio) a las del pastizal, mientras que en la temporada húmeda (2000-2001), hubo tratamientos cuyos valores promedio fueron inferiores a los del pastizal. De todas maneras, en ninguna temporada se detectaron diferencias significativas entre los tratamientos.

Las diferencias encontradas entre años en el tratamiento de 500 pinos ha⁻¹ bajo copa probablemente se debieron a las diferencias climáticas entre temporadas pero, a la vez, el tratamiento fue podado previamente a la segunda temporada de medición por lo cual entraba más radiación al sistema en el segundo año en comparación con el primero. Por ello, parte del mejoramiento relativo del crecimiento de las matas en este tratamiento, observado en el segundo año, pudo deberse a la menor cobertura promedio (86% en el primer año y 75% en el segundo). Considerando las coberturas promedio en cada año en relación con los crecimientos puede concluirse que en general, los mayores crecimientos promedio se produjeron bajo coberturas arbóreas en un rango de 60-70%.

Si bien el potencial agua indica que en años secos el balance de las interacciones por agua es negativo en los SSP, los resultados de crecimiento confirman la hipótesis general de que los efectos de la facilitación son más marcados en años secos que en años húmedos (Callaway & Walker, 1997). Este comportamiento opuesto de ambos tipos de evidencia, considerando además el marcado efecto del potencial agua sobre la fotosíntesis de *F. pallescens* (ver capítulo 4.2), podría ser entendido en base a la menor cantidad de raíces que poseen las matas creciendo en los SSP (capítulo 3.2). Es posible que las matas del pastizal asignen gran cantidad de biomasa a raíces en la temporada seca, lo cual les permite conservar un buen estado hídrico. Esto puede realizarse a expensas de la reducción en el crecimiento de la parte aérea de la planta (que es el que fue medido), implicando a la vez grandes pérdidas de C por respiración de las raíces. Por otro lado, las matas de los SSP estuvieron más estresadas que las del pastizal en la temporada seca, y esto pudo deberse a que asignan poca biomasa a raíces en respuesta primaria al decrecimiento de las condiciones lumínicas. En consecuencia, si bien fijan menos C por estar en peores condiciones hídricas, también perderían menor cantidad de C por respiración al tener una fracción menor de biomasa radical. A esto habría que sumar, también, las posibles mayores pérdidas de C por respiración de raíces en el caso

de las matas del pastizal debidas a mayores temperaturas de suelo en este tratamiento en comparación con los sistemas sombreados (Dalla Salda, datos no publicados). Estos procesos podrían explicar en parte los patrones de crecimiento encontrados y ser reconciliados con los resultados de efectos del estado hídrico sobre la fotosíntesis y asignación de biomasa.

Los resultados de los patrones de crecimiento observados en *Stipa speciosa* y *Festuca pallescens* están de acuerdo con la hipótesis inicialmente planteada: si bien en ambas especies creciendo en los sistemas forestados se detectaron efectos de facilitación por agua en algunos momentos dentro de la temporada de crecimiento, en el caso de *S. speciosa* la radiación sería el recurso más limitante por lo que su crecimiento fue menor a medida que aumentó la cobertura arbórea. Por el contrario, en el caso de *F. pallescens* el crecimiento fue similar o mayor (aunque no estadísticamente) que en el pastizal abierto hasta niveles relativamente altos de cobertura arbórea.

Referencias

- Belsky A.J. 1994. Influences of trees on savannah productivity: tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology* 75(4): 922-932.
- Breshears D.D., Nyhan J.W., Heil C.E. & Wilcox B.P. 1998. Effects of woody plants in a semiarid woodland: soil temperature and evaporation in canopy and intercanopy patches. *Int. J. Plant Sci.* 159(6): 1010-1017.
- 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. *Ecol. Applications* 7(4): 1201-1215.
- Busso C.A. & Richards J.H. 1993. Leaf extension rate in two tussock grasses: effects of water stress and clipping. *Acta Oecologica* 14(1): 3-15.
- Busso C.A. & Richards J.H. 1995. Drought and clipping effects on tiller demography and growth of two tussock grasses in Utah. *Journal of Arid Environments* 29: 239-251.
- Callaway R.M. & Walker L.R. 1997. Competition and Facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78 (7): 1958-1965.
- Casal J.J., Sanchez R.A. & Deregibus V.A. 1987a. Tillering responses of *Lolium multiflorum* plants to changes of Red/Far Red ratio typical of sparse canopies. *Journal of Experimental Botany* 38 (194): 1432-1439.

- Casal J.J., Sanchez R.A. & Deregibus V.A. 1987b. The effect of light quality on shoot extension growth in three species of grasses. *Annals of Botany* 59: 1-7.
- Cooper C.F. 1960. Production of native and introduced grasses in the ponderosa pine region of Arizona. *Journal of Range Management* 13: 214-215.
- De Montard F.X., Rapey H., Delpy R. & Massey P. 1999. Competition for light, water and nitrogen in an association of hazel (*Corylus avellana* L.) and cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.). *Agroforestry Systems* 43: 134-150.
- Defossé G.E., Bertiller M.B. & Ares J.O. 1990. Above-ground phytomass dynamics in a grassland steppe of Patagonia, Argentina. *J. Range Manage.* 43(2): 157-160.
- Deregibus V.A., Sánchez R.A., Casal J.J. & Trlica M.J. 1985. Tillering responses to enrichment of red light beneath the canopy in a humid natural grassland. *Journal of Applied Ecology* 22: 199-206.
- Ffolliot P.F. 1983. Overstory-understory relationships in Western forests: Ponderosa Pine forests. Colorado State Univ. Experiment Station, Western Regional Res. Publication 1: 13-18.
- Frost W.E. & McDougald N.K. 1989. Tree canopy effects on herbaceous production of annual rangeland during drought. *J. Range Manage.* 42(4): 281-283.
- Granier C. & Tardieu F. 1999. Spatial and temporal analysis of expansion and cell cycle in sunflower leaves. *Plant Physiology* 116: 991-1101.
- Holmgren M. 2000. Combined effects of shade and drought on tulip poplar seedlings: trade-off in tolerance or facilitation? *Oikos* 90: 67-78.
- Holmgren M., Scheffer M. & Huston M.A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78(7): 1966-1975.
- Huang W. & Xu Q. 1999. Overyield of *Taxodium ascendens*-intercrop systems. *Forest Ecology and Management* 116: 33-38.
- Joffre R. & Rambal S. 1988. Soil water improvement by trees in the rangelands of Southern Spain. *Acta Oecologica Oecol. Plant.* 9(4): 405-422.
- Kellas J.D., Bird P.R., Cumming K.N., Kearney G.A. & Ashton A.K. 1995. Pasture production under a series of *Pinus radiata*-pasture agroforestry systems in South-west Victoria, Australia. *Aust. J. Agric. Res.* 46: 1285-1297.
- Kho R. 2000. A general tree-environment-crop interaction equation for predictive understanding of agroforestry systems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 80: 87-100.

- Knowles R.L., Horvath G.C., Carter M.A. & Hawke M.F. 1999. Developing a canopy closure model to predict overstory/understory relationships in *Pinus radiata* silvopastoral systems. *Agroforestry Systems* 43: 109-119.
- Lambers H., Chapin III F.S. & Pons T.L. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag Inc, New York, USA.
- Mitchell J.E. & Bartling P.N.S. 1991. Comparison of linear and non-linear overstory-understory models for ponderosa pine. *For. Ecol. and Manage.* 42: 195-204.
- Moore M.M. & Deiter D.A. 1992. Stand density index as a predictor of forage production in Northern Arizona pine forests. *J. Range Manage.* 45: 267-271.
- Naumburg E. & DeWald L.E. 1999. Relationships between *Pinus ponderosa* forest structure, light characteristics, and understory graminoid species presence and abundance. *For. Ecol. Manage.* 124: 205-215.
- Ong C.K., Black C.R., Wallace J.S., Khan A.A.H., Lott J.E., Jackson N.A., Howard S.B. & Smith D.M. 2000. Productivity, microclimate and water use in *Grevillea robusta*-based agroforestry systems on hillslopes in semi-arid Kenya. *Agric. Ecosyst. Environ.* 80: 121-141.
- Pase C.P. 1958. Herbage production and composition under immature Ponderosa pine stands in the Black Hills. *J. Range Manage.* 11: 238-243.
- Percival N.S. & Knowles R.L. 1988. Relationship between radiata pines and understory pasture production. In: Maclaren P (Ed.) *Agroforestry Symposium Proceedings*. NZ FRI, Rotorua, Bulletin 139: 152-160.
- Pugnaire F.I., Haase P., Incoll L.D. & Clark S.C. 1996. Response of the tussock grass *Stipa tenacissima* to watering in a semi-arid environment. *Functional Ecology* 10: 265-274.
- Rosenthal W.D., Arkin G.F., Shouse P.J. & Jordan W.R. 1987. Water deficit effects on transpiration and leaf growth. *Agronomy Journal* 79: 1019-1026.
- Sánchez R.A., Casal J.J., Ballaré C.L. & Scopel A.L. 1993. Plant responses to canopy density mediated by morphogenic processes. Chap.103. In: *International Crop Science I*, Crop Science Society of America, Madison, WI 53711, USA, pp. 779-786.
- Uresk D.W. & Severson K.E. 1989. Understory-overstory relationships in ponderosa pine forests, Black Hills, South Dakota. *J. Range Manage.* 42(3): 203-208.
- Yunusa I.A.M., Mead D.J., Lucas R.J. & Pollock K.M. 1995. Process studies in a *Pinus radiata*-pasture agroforestry system in a subhumid temperate environment. II. Analysis of dry matter in the third year. *Agroforestry Systems* 32: 185-204.

Zar J.H. 1996. Biostatistical Analysis. Prentice Hall International Ed. 662 pp. +
apéndice.

APENDICE: Promedios y desvíos standard de variables de crecimiento medidos en *Stipa speciosa* y *Festuca pallescens*

Tabla 1: Variables de crecimiento medidas en *Stipa speciosa*. Cada celda incluye el promedio y el desvío standard de 3 réplicas por tratamiento. Dentro de cada columna, con distintas letras se indican los tratamientos entre los que hubo diferencias significativas (Kruskal Wallis ANOVA, Mann-Whitney, $p < 0,05$). BC=bajo copa; EC=entre copas; P=pinos podados; SP=pinos sin podar; 350/500=número de pinos ha⁻¹.

a-Macollaje Neto

	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr
Pastizal	1.019 0.234	0.951 0.143	1.034 c 0.375	1.346 c 0.569	1.451 c 0.647	1.767 d 0.944
350 BC	0.693 0.059	0.607 0.076	0.577 b 0.088	0.640 b 0.035	0.903 c 0.313	1.111 d 0.402
350 EC	0.910 0.078	0.850 0.193	0.900 bc 0.254	1.023 c 0.346	1.050 c 0.210	1.368 d 0.294
500 P BC	0.985 0.036	0.740 0.050	0.669 bc 0.105	0.573 b 0.096	0.639 b 0.014	0.620 c 0.060
500 P EC	0.874 0.211	0.657 0.117	0.553 abc 0.183	0.578 ab 0.130	0.571 b 0.091	0.543 bc 0.096
500 SP BC	1.038 0.036	0.815 0.194	0.494 b 0.191	0.433 a 0.050	0.348 a 0.094	0.317 a 0.050
500 SP EC	0.866 0.183	0.576 0.215	0.356 a 0.133	0.329 a 0.134	0.362 a 0.128	0.336 ab 0.138

b- Altura relativa de macollos

	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr
Pastizal	1.915 0.163	1.982 0.233	2.092 0.399	2.199 0.581	1.959 0.207	1.885 0.076
350 BC	1.386 0.212	1.471 0.105	1.732 0.265	1.665 0.351	1.697 0.297	1.588 0.339
350 EC	1.645 0.196	1.703 0.224	2.042 0.329	2.148 0.377	2.073 0.401	1.833 0.196
500 P BC	1.480 0.012	1.706 0.160	2.008 0.474	2.198 0.311	2.295 0.286	2.247 0.364
500 P EC	1.405 0.173	1.745 0.119	2.017 0.352	2.080 0.152	2.110 0.091	1.898 0.184
500 SP BC	1.462	1.807	2.355	2.406	2.622	2.704

	0.281	0.283	0.936	1.025	0.809	0.505
500 SP EC	1.274 0.265	1.775 0.252	2.227 0.486	2.444 0.529	2.237 0.637	2.116 0.522

c- Altura absoluta de macollos

	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr
Pastizal	13.77 2.97	26.06 3.82	26.87 3.55	28.14 4.06	29.37 5.88	26.56 a 3.32	26.02 ab 6.19
350 BC	14.88 4.14	20.34 4.67	21.80 5.75	25.32 5.23	24.33 5.87	24.75 a 4.93	22.84 a 2.71
350 EC	15.23 1.09	25.10 4.08	25.97 4.44	31.00 4.77	32.68 6.23	31.46 ab 5.86	27.81 b 2.00
500 P BC	15.20 1.14	22.49 1.73	25.84 1.31	30.29 5.74	33.22 2.91	34.71 b 2.44	33.97 bc 4.10
500 P EC	16.96 0.74	23.85 3.35	29.65 3.01	34.37 7.27	35.28 2.85	35.76 b 1.25	32.23 bc 3.78
500 SP BC	17.96 4.68	26.23 8.11	31.88 5.79	40.74 11.92	41.15 11.70	45.95 b 12.08	47.01 d 3.10
500 SP EC	18.14 4.29	22.42 2.84	31.77 6.75	39.17 5.71	39.77 3.71	39.08 b 7.87	37.11 cd 6.21

d- Hojas verdes por macollo

	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr
Pastizal	1,160 0,249	1,509 0,549	1,112 0,376	0,848 0,580	1,207 0,179	1,235 0,228
350 BC	0,885 0,074	1,050 0,500	1,096 0,571	0,880 0,393	1,487 0,251	1,258 0,054
350 EC	1,063 0,235	1,174 0,292	1,347 0,409	0,878 0,328	1,725 0,475	1,333 0,144
500 P BC	0,877 0,147	0,838 0,293	0,821 0,102	0,575 0,072	1,135 0,055	1,135 0,256
500 P EC	0,994 0,210	1,073 0,270	0,861 0,173	0,597 0,096	1,372 0,328	1,053 0,127
500 SP BC	1,000 0,083	0,722 0,255	0,806 0,376	0,500 0,220	1,250 0,250	1,194 0,173
500 SP EC	0,664 0,246	0,818 0,576	0,571 0,086	0,573 0,218	1,288 0,106	1,080 0,309

e- Crecimiento Relativo

	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr
Pastizal	2.193 0.299	2.832 1.187	2.665 cd 2.034	2.840 2.890	3.530 1.859	4.291 bc 2.868
350 BC	0.864 0.259	0.973 0.580	1.093 bcd 0.614	0.903 0.347	2.242 0.818	2.126 bc 0.443
350 EC	1.626 0.615	1.816 1.096	2.590 d 1.460	1.738 0.095	3.588 0.571	3.332 c 0.750
500 P BC	1.279 0.221	1.086 0.478	1.075 bc 0.133	0.712 0.054	1.664 0.232	1.613 ab 0.597
500 P EC	1.183 0.205	1.201 0.179	0.926 abc 0.234	0.704 0.120	1.684 0.622	1.069 a 0.133
500 SP BC	1.528 0.383	1.030 0.361	0.813 ab 0.256	0.545 0.402	1.285 0.937	1.057 a 0.401
500 SP EC	0.829 0.596	0.899 0.649	0.484 a 0.268	0.494 0.465	1.031 0.855	0.839 a 0.695

Tabla 2. Variables de crecimiento medidas en matas de *Festuca pallescens* implantadas. Temporada 2000-2001 Cada celda incluye el promedio y el desvío standard de 3 réplicas por tratamiento. Dentro de cada columna, distintas letras indican diferencias significativas entre tratamientos (Kruskal Wallis ANOVA, Mann-Whitney, $p < 0,05$). BC=bajo copa; EC=entre copas; P=pinos podados; SP=pinos sin podar; 350/500=número de pinos ha⁻¹.

a- Macollaje Neto

	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	May
PASTIZAL	0.631 0.125	0.762 0.135	1.230 0.319	0.967 0.212	1.048 0.463	1.349 ac 0.965	1.836 a 1.291	2.159 a 1.207
350 BC	0.745 0.244	0.790 0.169	0.906 0.014	0.831 0.083	0.862 0.086	0.816 ac 0.095	0.810 a 0.067	0.805 b 0.056
350 EC	0.943 0.234	0.837 0.180	0.978 0.123	0.886 0.149	0.791 0.124	0.802 ac 0.054	0.778 ab 0.129	0.766 bd 0.117
500 P BC	0.772 0.294	0.906 0.228	0.867 0.093	0.740 0.164	0.611 0.187	0.536 b 0.088	0.537 b 0.104	0.467 c 0.054
500 P EC	0.829 0.277	0.877 0.110	0.806 0.202	0.740 0.252	0.635 0.329	0.588 bcd 0.288	0.585 b 0.248	0.552 de 0.183
500 SP BC	0.584 0.175	0.695 0.091	0.726 0.329	0.733 0.210	0.490 0.202	0.338 d 0.183	0.320 c 0.102	0.283 e 0.137

500 SP EC	0.611 0.120	0.835 0.155	0.651 0.145	0.581 0.282	0.339 0.313	0.293 d 0.255	0.269 c 0.236	0.219 f 0.190
-----------	----------------	----------------	----------------	----------------	----------------	------------------	------------------	------------------

b- Altura relativa de macollos

	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	May
PASTIZAL	0.835 a 0.057	0.884 0.081	0.863 a 0.097	0.852 0.102	0.800 0.131	0.772 0.150	0.734 0.110	0.702 d 0.096
350 BC	1.085 b 0.097	1.100 0.145	1.153 abc 0.198	1.120 0.232	1.104 0.217	1.114 0.227	1.110 0.223	1.129 bc 0.235
350 EC	1.026 c 0.061	1.086 0.056	1.152 bc 0.065	1.124 0.114	1.104 0.110	1.161 0.073	1.147 0.029	1.191 b 0.065
500 P BC	0.920 a 0.057	1.002 0.067	0.921 a 0.125	0.963 0.146	0.970 0.148	0.970 0.154	0.974 0.187	0.952 cd 0.182
500 P EC	1.111bc 0.037	1.214 0.047	1.290 c 0.059	1.308 0.099	1.308 0.108	1.405 0.227	1.492 0.346	1.510 a 0.352
500 SP BC	0.972 a 0.072	1.033 0.056	1.052 abc 0.095	1.065 0.119	0.753 0.562	0.754 0.542	0.756 0.538	0.758 abcd 0.545
500 SP EC	0.985 a 0.137	1.056 0.203	0.989 ab 0.146	0.946 0.071	0.877 0.037	0.966 0.022	0.991 0.061	1.053 abcd 0.061

c- Hojas verdes por macollo

	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	May
PASTIZAL	0.631 0.125	0.762 0.135	1.030 0.158	1.130 0.116	1.648 0.225	1.971 0.474	2.171 0.367	1.998 0.638
350 BC	0.745 0.244	0.790 0.169	0.918 0.174	0.967 0.111	1.118 0.229	1.307 0.286	1.472 0.227	1.287 0.218
350 EC	0.943 0.234	0.837 0.180	1.065 0.146	1.035 0.169	1.298 0.029	1.601 0.448	1.868 0.364	1.619 0.372
500 P BC	0.772 0.294	0.906 0.228	0.948 0.358	1.025 0.456	1.212 0.355	1.369 0.264	1.354 0.248	1.540 0.570
500 P EC	0.829 0.277	0.877 0.110	0.896 0.107	0.986 0.303	1.256 0.481	1.349 0.609	1.370 0.720	1.277 0.650
500 SP BC	0.584 0.175	0.695 0.091	0.702 0.144	0.644 0.415	0.732 0.788	0.724 0.749	0.684 0.716	0.714 0.758
500 SP EC	0.611 0.120	0.835 0.155	0.935 0.147	0.730 0.199	0.748 0.214	0.986 0.409	0.891 0.423	1.027 0.441

d- Crecimiento relativo

	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	May
PASTIZAL	0.577 0.174	0.950 0.210	1.056 0.036	1.543 0.574	2.360 1.730	3.919 3.996	5.285 a 5.321	5.760 a 5.884
350 BC	0.842 0.351	0.847 0.296	0.976 0.318	1.167 0.452	1.298 0.531	1.461 0.689	1.593 ad 0.529	1.413 ac 0.517
350 EC	0.976 0.259	0.943 0.159	1.190 0.136	1.316 0.060	1.814 0.821	2.816 2.486	2.920 a 2.133	2.625 ac 2.013
500 P BC	0.672 0.274	0.905 0.303	0.811 0.516	0.796 0.459	0.768 0.265	0.766 0.103	0.757 bc 0.115	0.723 bd 0.176
500 P EC	0.896 0.271	1.026 0.301	0.956 0.349	1.078 0.658	1.161 0.723	1.253 0.797	1.332 ac 0.843	1.153 bc 0.655
500 SP BC	0.601 0.254	0.712 0.103	0.675 0.441	0.445 0.587	0.291 0.388	0.191 0.256	0.157 ac 0.201	0.177 acd 0.237
500 SP EC	0.598 0.248	0.885 0.303	0.605 0.214	0.300 0.261	0.415 0.449	0.663 0.910	0.526 cd 0.696	0.558 cd 0.761

Tabla 3. Variables de crecimiento medidas en matas de *Festuca pallescens* instaladas naturalmente. Temporada 2000-2001 Cada celda incluye el promedio y el desvío standard de 3 réplicas por tratamiento. En ninguna fecha se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (Kruskal Wallis ANOVA, $p > 0,05$). BC=bajo copa; EC=entre copas; P=pinos podados; SP=pinos sin podar; 350/500=número de pinos ha⁻¹.

a- Macollaje neto

	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May
Pastizal	1.022 0.102	1.333 0.636	1.400 0.751	1.622 1.367	1.822 1.598	1.911 1.699
350 BC	1.022 0.038	1.133 0.200	1.422 0.509	1.489 0.654	1.711 0.743	1.356 0.630
350 EC	1.000 0.000	1.044 0.077	1.178 0.192	1.289 0.234	1.422 0.204	1.500 0.141
500 P BC	1.067 0.067	1.022 0.102	1.022 0.077	1.000 0.000	0.911 0.038	0.978 0.139
500 P EC	1.044 0.038	1.156 0.077	1.178 0.077	1.467 0.200	1.689 0.102	1.689 0.102

b- Altura de macollo

	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May
Pastizal	1.021 0.140	0.947 0.092	0.977 0.024	0.930 0.031	0.958 0.074	0.936 0.024
350 BC	1.035 0.074	1.076 0.073	1.076 0.049	1.099 0.091	1.102 0.100	1.089 0.113
350 EC	0.998 0.224	1.045 0.173	1.042 0.169	1.048 0.152	1.061 0.140	1.050 0.119
500 P BC	1.102 0.119	1.087 0.100	1.092 0.095	1.117 0.123	1.123 0.134	1.116 0.133
500 P EC	1.136 0.248	1.136 0.217	1.135 0.226	1.160 0.239	1.202 0.266	1.163 0.319

c- Hojas verdes por macollo

	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May
Pastizal	1.272 0.669	1.472 0.146	1.542 0.295	1.698 0.271	1.612 0.404	1.439 0.414
350 BC	1.233 0.273	1.144 0.111	1.045 0.088	1.091 0.069	0.974 0.112	0.939 0.077
350 EC	1.144 0.051	1.375 0.127	1.501 0.135	1.636 0.203	1.532 0.279	1.461 0.251
500 P BC	1.028 0.149	1.012 0.238	1.172 0.170	1.385 0.170	1.323 0.038	1.109 0.153
500 P EC	1.100 0.173	1.236 0.212	1.494 0.251	1.634 0.331	1.588 0.303	1.394 0.265

d- Crecimiento relativo

	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May
Pastizal	1.452 1.077	1.901 1.063	2.043 0.932	2.515 2.025	2.452 1.495	2.246 1.418
350 BC	1.311 0.354	1.748 0.624	2.364 1.193	2.823 1.657	3.131 1.818	2.280 1.487
350 EC	1.148 0.292	1.521 0.426	1.876 0.649	2.225 0.692	2.396 0.975	1.432 1.399

500 P BC	1.194 0.048	1.102 0.110	1.302 0.179	1.559 0.351	1.357 0.213	1.210 0.276
500 P EC	1.322 0.456	1.621 0.423	2.025 0.696	2.763 0.796	3.261 1.122	2.788 1.177

Tabla 4. Variables de crecimiento medidas en matas de *Festuca pallescens* instaladas naturalmente. Temporada 2001-2002 Cada celda incluye el promedio y el desvío standard de 3 réplicas por tratamiento. En ninguna fecha se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (Kruskal Wallis ANOVA, $p > 0,05$). BC=bajo copa; EC=entre copas; P=pinos podados; SP=pinos sin podar; 350/500=número de pinos ha⁻¹.

a-Macollaje neto

	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr
Pastizal	1 0.067	0.911 0.139	0.800 0.133	0.911 0.102	0.867 0.291	1.156 0.139
350 BC	0.956 0.038	0.956 0.038	0.889 0.102	0.956 0.204	0.933 0.240	1.156 0.379
350 EC	1.067 0.000	1.089 0.038	1.089 0.038	1.022 0.102	1.022 0.269	1.111 0.342
500 P BC	1.089 0.214	1.089 0.214	0.971 0.323	0.971 0.323	1.021 0.278	1.090 0.367
500 P EC	0.999 0.061	1.112 0.141	1.115 0.206	1.184 0.276	1.180 0.200	1.410 0.494

b-Longitud relativa de hojas verdes

	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr
Pastizal	1.126 0.190	1.107 0.208	1.118 0.266	0.956 0.295	1.096 0.277	1.152 0.449
350 BC	1.223 0.092	1.226 0.150	1.232 0.113	1.249 0.133	1.278 0.160	1.221 0.111
350 EC	1.236 0.095	1.280 0.150	1.322 0.206	1.340 0.226	1.342 0.173	1.326 0.144
500 P BC	1.040 0.060	1.108 0.173	1.138 0.180	1.077 0.120	1.101 0.140	1.119 0.135

500 P EC	1.234 0.092	1.254 0.121	1.245 0.138	1.121 0.027	1.189 0.051	1.171 0.106

c-Hojas verdes por macollo

	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr
Pastizal	1.233 0.208	1.470 0.148	1.512 0.331	1.740 0.563	1.765 0.619	1.801 0.263
350 BC	1.078 0.234	1.112 0.242	1.265 0.320	1.333 0.173	1.368 0.283	1.493 0.447
350 EC	1.200 0.100	1.343 0.308	1.316 0.233	1.612 0.218	1.726 0.317	1.819 0.281
500 P BC	1.106 0.169	1.212 0.102	1.431 0.136	1.595 0.290	1.560 0.382	1.678 0.367
500 P EC	1.140 0.122	1.246 0.151	1.420 0.098	1.702 0.259	1.733 0.190	1.880 0.091

d- Crecimiento relativo

	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr
Pastizal	1.522 0.319	1.539 0.639	1.330 0.374	1.564 0.758	1.517 0.239	2.450 1.240
350 BC	1.268 0.330	1.331 0.447	1.421 0.557	1.576 0.358	1.649 0.640	2.090 0.928
350 EC	1.588 0.245	1.895 0.624	1.918 0.583	2.176 0.218	2.317 0.571	2.683 0.974
500 P BC	1.290 0.526	1.495 0.564	1.635 0.834	1.712 0.850	1.870 1.044	2.231 1.371
500 P EC	1.401 0.164	1.723 0.196	1.994 0.602	2.314 0.926	2.468 0.752	3.181 1.479

**CAPITULO 4: INFLUENCIA DE FACTORES
AMBIENTALES SOBRE LA FOTOSINTESIS
DE HOJAS DE *S. SPECIOSA* Y *F. PALLESCENS***

4- INFLUENCIA DE FACTORES AMBIENTALES SOBRE LA FOTOSÍNTESIS DE HOJAS DE *S. SPECIOSA* Y *F. PALLESCENS*

Introducción:

Aproximadamente el 40% del peso seco de una planta está conformado por carbono fijado en el proceso de fotosíntesis (Lambers et al., 1998). Por ello, para explicar y predecir los patrones de crecimiento de una especie bajo distintas condiciones, es importante entender la influencia de los distintos factores ambientales sobre este proceso.

El intercambio de carbono está primariamente controlado por los estomas, los que también regulan la pérdida de agua. Su apertura depende de factores ambientales tales como la luz, la concentración de CO₂, el estado hídrico de la planta, la humedad relativa del aire y la temperatura. Si bien es esencial para entender la influencia del ambiente sobre la fotosíntesis, el análisis de este control es complejo debido a varios circuitos de retroalimentación relacionados con el CO₂ y con procesos hidráulicos (Jones, 1998).

La respuesta estomática a la luz es quizás el fenómeno mejor documentado en relación a los factores ambientales que regulan la apertura estomática. En numerosas especies se ha visto que la apertura de los estomas se incrementa a medida que aumenta la radiación, hasta que se alcanza un “plateau” (Jones, 1992).

La conductancia estomática (gs) está también controlada por el potencial agua de las raíces, interviniendo el ácido abscísico (ABA) en este control (Tardieu & Simonneau, 1998, y citas en él). Tardieu & Simonneau (1998) han puntualizado que el contenido de ABA en las raíces está linealmente relacionado con el estado hídrico del suelo, estimado a través del potencial agua de pre-alba en varias especies.

Por otro lado, en muchas especies, los estomas se cierran en respuesta al incremento de la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja –DPV- (Jones, 1992). Sin embargo, este efecto es controversial, particularmente al considerar que en varias especies no existe respuesta estomática al DPV en individuos bien regados (Tardieu & Simonneau, 1998). Se ha propuesto un tipo de respuesta anticipada (“feedforward”), mediada por las capas epidérmicas que cerrarían los estomas en respuesta al aire seco (Lambers et al., 1998). Asimismo, Thomas & Eamus (1999) postulan que el cambio en la tasa de transpiración que ocurre al cambiar el DPV es la señal a la cual responden los estomas, más que el DPV en sí mismo, y por esta

razón, la sensibilidad de la g_s al DPV usualmente decrece cuando la planta está sujeta a estrés hídrico.

Con respecto al efecto de la temperatura del aire sobre la apertura o cierre estomáticos, se han reportado resultados contradictorios, aunque en general la magnitud de la respuesta depende de la presión de vapor de agua (Jones, 1992).

Tardieu & Simonneau (1998) han propuesto un modelo para predecir la g_s a partir de la concentración de ABA en el xilema y del potencial agua de la hoja. Sin embargo, varios autores están de acuerdo en el uso de un modelo empírico multiplicativo (inicialmente propuesto por Jarvis, 1976) para relacionar la g_s y variables ambientales (e.g. Jones, 1992; Oliosio et al., 1995; Infante et al., 1999; Simioni et al., 2000). Estas expresiones han sido criticadas ya que se basan en correlaciones; sin embargo, siguen siendo eficaces en reproducir el comportamiento foliar y del conjunto de hojas de una planta (Oliosio et al., 1996).

Considerando la influencia de los estomas sobre el intercambio de CO_2 , la conductancia estomática y la fotosíntesis máxima (A_{max}) han sido relacionadas entre sí tanto mediante funciones hiperbólicas (e.g. Kaiser & Kappen, 2000) como lineales (Thomas & Eamus, 1999). En este último caso, la pendiente de la recta que relaciona la g_s con la A_{max} decrece con el incremento en el potencial agua de pre-alba, resultando en un patrón similar al de los modelos hiperbólicos, es decir, caracterizados por una ausencia de relación entre A_{max} y g_s a altos valores de esta última variable. Sin embargo, más allá de la importancia de la g_s como controlador de la tasa de fotosíntesis, varios estudios que incluyen tratamientos de estrés hídrico a largo plazo han mostrado que la mayor parte de los componentes bioquímicos involucrados en el proceso de fotosíntesis son también modificados en estas situaciones (Jones, 1992; Lambers et al., 1998; Pankovic et al., 1999).

Por otro lado, más allá de los valores instantáneos de las distintas variables ambientales, el ambiente lumínico en el cual la planta o la hoja han crecido, determina en parte la respuesta fotosintética a distintos niveles de radiación (e.g. Jones, 1992). Generalmente, tanto la asimilación máxima como el punto de compensación lumínico responden al decrecimiento de los niveles de radiación en el ambiente, disminuyendo ambos en plantas u hojas aclimatadas a la sombra.

Considerando la ausencia de información fisiológica de las especies de pastos de la Patagonia, y su importancia en determinar su capacidad de crecimiento y supervivencia bajo sombra en sistemas silvopastoriles, el objetivo de esta parte del estudio fue evaluar y modelar la influencia de variables ambientales sobre la fotosíntesis de *Stipa speciosa* y *Festuca*

pallescens. En particular, se puso énfasis en la influencia de la radiación, uno de los principales factores ambientales que se modifica en presencia de árboles, así como en el efecto del estado hídrico de la planta, otro de los factores que suele modificarse en respuesta a las interacciones entre pastos y árboles.

La hipótesis propuesta en relación con esta parte del trabajo fue que la radiación tiene similar influencia sobre las tasas de fotosíntesis de *S. speciosa* y *F. pallescens*, mientras que el estado hídrico de la planta tiene sobre este proceso una mayor influencia en la segunda especie que en la primera.

4.1. MEDICIONES EN *STIPA SPECIOSA*

Materiales y métodos:

Se realizaron curvas de tasa de fotosíntesis neta vs. radiación fotosintéticamente activa (RFA) en matas de *S. speciosa* procedentes de la zona de pastizal abierto contigua al ensayo silvopastoril (Valle de Meliquina, Pcia. de Neuquén, Argentina). Las plantas eran matas medianas (25-35 cm de diámetro externo aproximadamente), y fueron mantenidas en invernáculo, en macetas con saturación de agua en el suelo (riego cada 2-3 días) durante los 3 meses previos a las mediciones. A fin de realizar las curvas, la RFA instantánea que llegaba a las hojas se fue modificando con mallas media-sombra de distintas densidades.

Se registraron 2 grupos de datos con las plantas creciendo en el invernáculo: durante el mes de febrero (2000), en dos matas con alta disponibilidad de agua; y durante el mes de marzo (2000), en 4 plantas con distintas disponibilidades de agua (potencial agua de hojas). Dos de las plantas medidas en marzo estuvieron siempre en condición de saturación de agua en el suelo (Potencial agua de hojas el día de las mediciones, medido a las 8 de la mañana: -0,24 y -0,45 MPa), y dos de ellas se mantuvieron desde 15 días previos a las mediciones con menor disponibilidad de agua (Potencial agua de hojas el día de las mediciones: -2,42 y -4,37 MPa). Asimismo, en el mes de febrero, se realizaron mediciones de fotosíntesis y RFA en plantas creciendo en los distintos tratamientos a campo: pastizal abierto, 350 pinos ha⁻¹ bajo entre copas, 500 pinos podados ha⁻¹ bajo copa y 500 pinos sin podar ha⁻¹ bajo copa (3 plantas por tratamiento). En dicha fecha, el potencial agua de pre-alba promedio de las plantas a las que se les midió fotosíntesis fue de -1,9 MPa (DS: 0,78MPa), en contraste con el valor de las plantas irrigadas en el invernáculo que poseían un potencial agua de -0,2 MPa. Tanto en las mediciones de campo como de invernáculo, la tasa neta de fotosíntesis así como la RFA fueron medidas a nivel de la lámina foliar de grupos de 3-4 hojas con un equipo analizador de gases infrarrojo (Licor 6200, Li-Cor Co, EEUU). El potencial agua de las plantas fue medido a nivel de la lámina foliar con una bomba de presión (PMS Instruments Co, Corvallis, EEUU). El potencial agua fue medido en cada una de las plantas a las que se realizó mediciones de fotosíntesis.

Se ajustó el siguiente modelo a los datos (Lambers et al., 1998):

$$A = \left\{ \left[\phi \cdot I + A_{\max} - \left((\phi \cdot I + A_{\max})^2 - 4 \cdot \Theta \cdot \phi \cdot I \cdot A_{\max} \right)^{1/2} \right] / 2\Theta \right\} - R_d$$

donde: A= tasa de asimilación neta de carbono (=fotosíntesis neta); A_{\max} = máxima tasa de asimilación; I= irradiancia; ϕ = rendimiento cuántico aparente; Θ = factor de curvatura (el cual varía entre 0 y 1); y R_o = respiración en oscuridad.

Unidades:

Fotosíntesis: $\mu\text{moles C m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

Radiación: $\mu\text{moles fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

Los parámetros “rendimiento cuántico aparente”, “factor de curvatura”, “asimilación máxima” y “respiración en oscuridad” se estimaron a partir de los datos de fotosíntesis neta vs. RFA (en un rango de 0-2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), ajustando el modelo de regresión no lineal anteriormente indicado por el método de mínimos cuadrados (Programa Table Curve 2D, Jandel Scientific, AISN Software).

Los modelos de regresión correspondientes a las mediciones de febrero (datos de campo vs. invernáculo) así como los de los distintos tratamientos en el campo entre sí se compararon mediante el test de F (Neter & Wasserman, 1974):

$$F_{\text{obs}} = [(SSE(R) - SSE(F)) / 2] / (SSE(F) / (n_2 - 4))$$

Donde SSE(R)= suma de cuadrados del error de la recta con todos los datos juntos (datos de BC + datos de EC); SSE(F)= suma de cuadrados del error de una recta (BC) + suma de cuadrados del error de la otra recta (EC); n_1 y n_2 = número de datos de cada recta. Si el $F_{\text{obs}} > F_{\text{crít.}} (0,05; 2; n_1+n_2 -4)$ se rechazó la hipótesis nula de igualdad entre modelos.

Resultados y discusión:

En las figuras 4.1.1. y 4.1.2 se presentan los resultados de ambos grupos de datos (febrero y marzo), y en la Tabla 4.1.1, los parámetros de los modelos ajustados a los distintos grupos de datos. Comparando los resultados en plantas regadas entre ambos meses de medición, puede observarse que en febrero los valores de eficiencia fotosintética (rendimiento cuántico) y asimilación máxima fueron mucho menores que en marzo. Esto puede deberse a que las hojas de ambos períodos poseían distintas edades: las de febrero se originaron en la primavera anterior mientras que las de marzo, eran hojas nuevas.

Figura 4.1.1. Mediciones de fotosíntesis neta realizadas en matas de *S. speciosa* creciendo en invernáculo y a campo, durante el mes de febrero de 2000. La línea rosa corresponde a la curva ajustada a los datos de invernáculo según el modelo propuesto por Lambers et al. (1998) (Tabla 4.1.1).

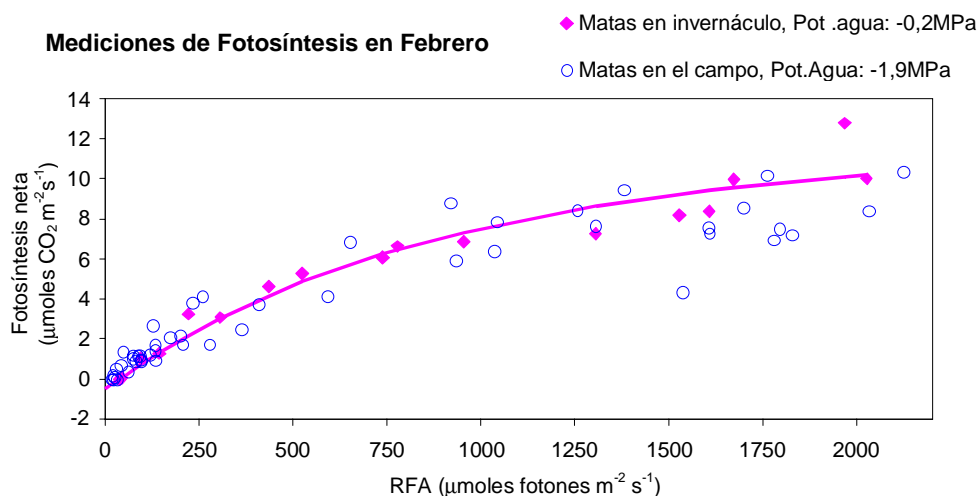
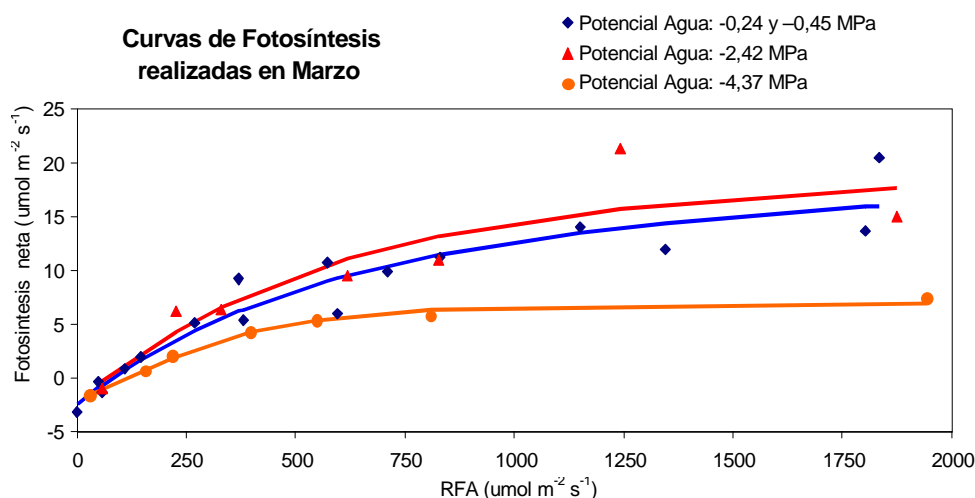


Figura 4.1.2. Curvas de fotosíntesis neta vs. RFA desarrolladas en matas de *S. speciosa* creciendo con distinta disponibilidad de agua, en invernáculo. Las mediciones fueron realizadas durante el mes de marzo de 2000. Las líneas corresponden a los modelos ajustados a los datos (Tabla 4.1.1).



Considerando los datos pertenecientes a las plantas medidas en invernáculo en febrero (regadas) y las de campo (Figura 4.1.1, Tabla 4.1.1), puede verse que no hubo diferencias en los comportamientos fotosintéticos, a niveles similares de RFA, a pesar de existir importantes diferencias en el estado hídrico de las plantas (comparación entre modelos: $F_{\text{obs}}=-1,365$; $F_{\text{crít}}=3,168 \Rightarrow$ no se rechaza la hipótesis nula de igualdad entre ambos modelos de regresión). Otro punto a destacar es que tampoco hubo diferencias entre las plantas creciendo en el

campo bajo distintos niveles de cobertura arbórea. En la figura se presentan todos los datos de campo juntos, pero se los analizó previamente por separado (por tratamiento) mostrando la tendencia mencionada. La comparación entre curvas se realizó mediante el test de F mencionado en la sección de “Materiales y Métodos”. En marzo, las plantas creciendo a saturación de agua y la que poseía un potencial agua de -2,4 MPa, tuvieron la misma respuesta fotosintética a la radiación. Sólo la mata que estaba bajo severas condiciones de estrés hídrico (-4,3 MPa), presentó menores eficiencia y asimilación máxima que las otras. Sin embargo, aún en estas condiciones, la fotosíntesis neta fue positiva.

Estos resultados indican que *S. speciosa* es capaz de tolerar importantes niveles de estrés hídrico sin que se vea afectada su capacidad máxima de fijar CO₂, lo cual es consistente con su distribución en ambientes áridos en la Patagonia. Si bien la literatura ha mostrado que el patrón general para distintos tipos de especies vegetales se caracteriza por una disminución tanto de la conductancia estomática como de la fotosíntesis a medida que aumenta el estrés hídrico (por ej. Thomas & Eamus, 1999), comportamientos similares a los encontrados en este trabajo con *Stipa* han sido reportados por otros autores. En este sentido, Infante et al. (1999) mostraron que el estrés hídrico moderado (del orden de -2,0 MPa de potencial de pre-alba) no afecta la asimilación máxima de *Quercus ilex*, sino la respuesta estomática a medida que progresa el día. De esta manera la fotosíntesis máxima es similar por la mañana en plantas con y sin estrés hídrico, pero hacia el mediodía y tarde, la tasa de fotosíntesis decrece en las plantas sometidas a estrés. Las curvas de fotosíntesis vs. RFA realizadas en este trabajo fueron llevadas a cabo por la mañana, cuando la demanda evaporativa era baja de manera de que la radiación y el potencial agua de la planta fueran los principales limitantes de la fotosíntesis. Por ello es posible que el resultado hubiese sido diferente si las curvas se hubieran realizado por la tarde. Asimismo estudios de comportamiento estomático en girasol (*Helianthus annuus*) han mostrado que la conductancia estomática (gs) de individuos sometidos a estrés hídrico moderado alcanza valores iguales a los de plantas con abundante disponibilidad de agua en horas de la mañana (6-10 a.m.), coincidentes con momentos de baja concentración de ácido abscísico (Tardieu & Simonneau, 1998). Por el contrario, a partir de las 10 hs. la gs declina abruptamente en los individuos sujetos a estrés hídrico mientras que se mantiene constante en las plantas bien irrigadas (Tardieu & Simonneau, 1998). Por otro lado, estudios realizados con plantas de papa (*Solanum tuberosum*) y girasol han mostrado que pueden desarrollar una aclimatación al estrés hídrico a largo plazo (en los experimentos reportados estos plazos fueron de 14 días o un mes). Esta aclimatación implica que hojas completamente desarrolladas a las que se les impuso condiciones de estrés son capaces de

incrementar la proporción de la proteína Rubisco en el total de proteínas solubles así como la actividad de esta enzima por unidad de área foliar. Este fenómeno se manifestó en mayor magnitud en hojas nuevas surgidas durante el período de estrés (Pankovic et al., 1999; Büsis et al., 1998). De esta manera se compensarían las posibles limitaciones en la asimilación de C debidas a la disminución de la gs. Para poder determinar las causas del comportamiento observado en *S. speciosa* deberían llevarse a cabo estudios bioquímicos que permitan dilucidar los procesos implicados en el mantenimiento de la capacidad fotosintética ante condiciones de estrés hídrico. Por otro lado, los valores de compensación lumínica medidos en *S. speciosa* son altos, consistentes con un hábito heliófilo, y no posee la capacidad de modificar su respuesta fotosintética a bajos niveles de radiación (no modifica la curva de fotosíntesis vs. RFA en los distintos tratamientos). Su gran capacidad de tolerar el estrés hídrico sumado a esta falta de plasticidad para disminuir los niveles de respiración en condiciones de sombreado, podrían explicar los resultados encontrados con respecto al crecimiento de la especie bajo distintos grados de cobertura arbórea. Si bien se registraron momentos durante los cuales las matas creciendo bajo cobertura arbórea tuvieron un mejor estado hídrico que las del pastizal, el hecho de que no hubiera diferencias en la fijación de C en un amplio rango de estados hídricos, no redundó en ningún beneficio para el crecimiento de la planta. Esto, sumado a que posee las características fotosintéticas típicas de una especie heliófila, pueden contribuir a entender por qué el crecimiento fue menor a medida que aumentó la cobertura arbórea.

Tabla 4.1.1. Parámetros de los modelos ajustados a los datos de Fotosíntesis vs. RFA, correspondientes a hojas de *S. speciosa*.

Tratamiento	Asimilación máxima (A_{max}) ^a	Rendim. cuántico (ϕ) ^b	Respiración oscuridad (R_o) ^a	Factor de curvatura (Θ)	R ² Ajust.
• Febrero, plantas regadas a saturación, $\Psi_{planta}=-0,2MPa$	14,509	0,0135	-0,5	0,45	0,943
• Febrero, plantas creciendo en el campo, $\Psi_{planta}=-1,9 MPa$ (DS: -0,78MPa)	11,808	0,0129	-0,1	0,10	0,804
• Marzo, plantas regadas a saturación, $\Psi_{planta}=-0,34Mpa$	23,913	0,0315	-2,383	0,35	0,910
• Marzo, planta no regada, $\Psi_{planta}= -2,4 Mpa$	23,516	0,0318	-1,9964	0,6	0,834
• Marzo, planta no regada, $\Psi_{planta}= -4,3 MPa$	9,432	0,0194	-2,157	0,9	0,991

^a= $\mu mol C m^{-2} s^{-1}$; ^b= $mol C mol fotones^{-1}$

Para que un sistema silvopastoril sea sustentable desde el punto de vista biológico en el tiempo deben cumplirse dos condiciones. En primer lugar, el balance de las interacciones entre árboles y pastos debe ser positivo o por lo menos neutro. Si esto no ocurre, la competencia por recursos puede ir haciendo que una forma de vida desplace a la otra. En segundo lugar, debe darse que las especies sobre las que recaigan los efectos facilitativos tengan la capacidad de “aprovechar” estos efectos, de manera de crecer más o mejor en presencia de ellos. La primera condición se da en sistemas silvopastoriles con pinos y *S. speciosa*, con respecto al estado hídrico de los pastos. Sin embargo, la segunda condición no se cumple ya que los individuos de esta especie de pasto no aumentan su capacidad de fijar CO₂ ante situaciones de mejor estado hídrico, excepto para niveles de estrés extremadamente severos. Por ello, si bien esta especie puede ser utilizada en sistemas silvopastoriles porque es capaz de tolerar ciertos niveles de sombreado, el mantenimiento de los mismos debe estar orientado al manejo de la luz ya que es éste el recurso más limitante para el crecimiento y persistencia de *S. speciosa*. En sistemas de pastizal abierto sobrepastoreados, esta especie tiende a persistir más que otras ya que al no ser una buena forrajera, es comida por el ganado sólo cuando no hay mejores pastos (e.g. Bonvissuto & Somlo, 1998). En contraste con esto y en base a nuestros resultados, es posible prever que los sistemas silvopastoriles instalados inicialmente sobre pastizales con *Stipa*, evolucionarían hacia una disminución de esta especie en el tiempo, la que sería reemplazada por otras especies más tolerantes a la sombra y/o capaces de sacar ventaja de las interacciones de facilitación por agua bajo sombra.

4.2. MEDICIONES EN *FESTUCA PALLESCENS*

Materiales y métodos:

En *F. pallescens* se llevó a cabo un estudio más exhaustivo de las características fotosintéticas y su respuesta a factores ambientales que en *S. speciosa*. Esto se debió a los resultados encontrados en las mediciones de crecimiento que indicaban que *F. pallescens* crece mejor que *S. speciosa* en SSP, sumado a que la primera especie tiene además mayor valor forrajero y por lo tanto, presenta mayor interés para ser incluida en sistemas productivos.

Las mediciones de conductancia estomática (gs) y fotosíntesis fueron realizadas en matas de *F. pallescens* (diámetro externo de las matas: 25-35 cm) traídas a la EEA INTA Bariloche procedentes de un pastizal abierto localizado en el Valle de Meliquina, N.O. de la Patagonia, Argentina. Las plantas fueron recolectadas en el invierno de 2000, y se las hizo crecer en macetas de 45 cm de diámetro en invernáculo bajo condiciones de buena disponibilidad de agua (riego a saturación) hasta que comenzaron los experimentos en la primavera (Noviembre) del mismo año. Las plantas fueron extraídas con pala excavando hasta una profundidad de aproximadamente 40 cm de profundidad y en un radio de 10-15 cm por afuera de la porción más externa de las matas, de manera de extraer la mayor parte de las raíces. Las plantas fueron extraídas junto con el pan de suelo que contenía a las raíces y se colocaron en bolsas plásticas negras de manera de evitar la deshidratación de las hojas.

Los tratamientos consistieron en diferentes niveles de disponibilidad de agua. Tres plantas fueron mantenidas a capacidad de campo a lo largo de todo el período de mediciones (Noviembre-2000 a Enero-2001), mientras que las otras 12 plantas fueron sujetas a diferentes niveles de estrés hídrico (regándolas cada 3, 5 ó 15 días). El potencial agua de equilibrio (pre-alba) de cada planta fue medido a nivel de la lámina foliar con una bomba de presión (PMS Instruments Co, Corvallis, EEUU) previamente a las mediciones de intercambio gaseoso realizadas en la misma planta.

La relación entre la tasa de fotosíntesis neta y el nivel de radiación fotosintéticamente activa (RFA) (curvas A vs RFA) fue determinada en plantas con los diferentes niveles de estrés hídrico, en varios días durante la temporada de crecimiento (14, 20 y 29 de noviembre, 18 de diciembre y 18 de enero). El nivel instantáneo de RFA (desde 2000 a 0 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$) fue manipulado con mallas media-sombra de distintas densidades. Las hojas fueron

mantenidas durante por lo menos 2 minutos bajo cada nivel de radiación antes de realizar las mediciones de intercambio gaseoso. Se consideró que este tiempo de equilibrio fue suficiente en base a mediciones previas que mostraron la ausencia de respuesta estomática a niveles decrecientes de radiación. El intercambio de CO₂, los niveles de RFA, la conductancia estomática, la humedad relativa del aire y la temperatura fueron medidos simultáneamente con un equipo analizador de gases infrarrojo (Licor 6200, Li-Cor, Lincoln, EEUU).

A fin de validar los modelos desarrollados en invernáculo, se realizaron mediciones instantáneas de las mismas variables, en matas de *F. palleescens* creciendo bajo distintas coberturas arbóreas y en un pastizal en el campo, así como en un grupo de plantas creciendo en el invernáculo (no utilizadas para el desarrollo de los modelos). Estas matas fueron extraídas y mantenidas en invernáculo en forma similar a las plantas utilizadas para desarrollar las curvas de fotosíntesis vs. RFA, y fueron sometidas a distintos niveles de riego (irrigación cada 3, 5 y 15 días). Asimismo, se desarrollaron curvas completas de A vs RFA en tres plantas de *F. palleescens* del pastizal y en tres matas del sistema silvopastoril de 500 pinos ha⁻¹ (cobertura arbórea aproximada de 70%).

Desarrollo del modelo:

a- Submodelo de conductancia estomática:

Se relacionó la conductancia estomática (gs) con la humedad relativa del aire (HR), estado hídrico de la planta (potencial agua de pre-alba, ψ_{pa}), temperatura del aire (T) y RFA, mediante un modelo multiplicativo (Jarvis, 1976):

$$gs = gs_{min} + (gs_{max} - gs_{min}) f(HR) f(\psi_{pa}) f(RFA) f(T)$$

donde gs= conductancia estomática, gs_{max} = gs máxima, gs_{min} = gs mínima.

Cada función relativa -f(x)- varió entre 0 y 1, y fue calculada a partir de datos en los cuales sólo una variable cambió (variable independiente), y las otras permanecieron casi constantes. Debido a que no se pudo manipular la temperatura y la HR, para poder desarrollar la relación entre estas variables y la gs, se realizaron mediciones en distintas horas del día o en días sucesivos, aprovechando el cambio natural de estas variables. La temperatura de las hojas de *F. palleescens* no pudo medirse con la termocupla del Licor 6200 debido a la forma acicular de las mismas. Por ello, para determinar la relación entre gs y el déficit de presión de

vapor, se asumió que la temperatura de la hoja era igual a la del aire. Además de las mediciones en invernáculo, se hicieron mediciones a campo para relacionar la g_s con el nivel de RFA.

b- Modelo de Fotosíntesis vs. RFA (plantas regadas)

Inicialmente se ajustó a los datos el modelo de Lambers et al. (1998) también aplicado a los datos de *S. speciosa*, y si bien el ajuste fue muy bueno, se decidió utilizar otro modelo, que posee entre sus parámetros el punto de compensación lumínica. Este modelo consiste en una hipérbola rectangular, comúnmente utilizada para describir la respuesta de la fotosíntesis a la luz (Landsberg, 1977).

$$A = A_{\max} * RC * (RFA - PC) / \{ A_{\max} + RC * (RFA - PC) \}$$

Donde A= asimilación o fotosíntesis neta; A_{\max} = máxima tasa de asimilación; RC=rendimiento cuántico aparente; PC=punto de compensación lumínico; RFA=nivel de radiación fotosintéticamente activa (variable independiente).

c- Influencia de la g_s sobre los parámetros del modelo de fotosíntesis vs. RFA

A fin de introducir la limitación estomática sobre el proceso de fotosíntesis, el mismo modelo de fotosíntesis vs. RFA aplicado a las plantas regadas fue ajustado a los datos correspondientes a las plantas con distintos niveles de estrés hídrico. En el mismo momento en que se midió cada par de puntos de tasa de fotosíntesis y RFA, también se registró la g_s y el estado de las variables ambientales HR y T. Debido a que la g_s no varió con la radiación (ver más adelante), todos los valores de g_s durante el desarrollo de cada curva de A vs. RFA se promediaron y relacionaron con los parámetros de dicha curva (A_{\max} , PC y RC). De esta manera se obtuvo la relación empírica entre la g_s promedio y los distintos parámetros de la curva de fotosíntesis mediante análisis de regresión.

Resultados

a- Submodelo de conductancia estomática

Se obtuvieron las siguientes funciones que relacionan la conductancia estomática relativa con las distintas variables ambientales o fisiológicas de la planta:

$$f(\text{HR}) = \text{gs rel.} = 0,022 * \text{HR} (\%) - 0,0557 \quad (R^2 = 0,6161; p < 0,05)$$

para valores de HR < 50%. Si HR > 50%, entonces f(HR)=1. Figura 4.2.1.

$$f(\psi_{\text{pa}}) = \text{gs rel.} = 0,8723 * \exp(-0,608 * |\psi_{\text{pa}}|) \quad (R^2 = 0,7021; p < 0,05)$$

Potencial agua de pre-alba en MPa. Figura 4.2.2.

$$f(\text{RFA}) = 1.$$

No se encontró relación entre la gs y la radiación, en un rango de 0 a 1500 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

$$f(T) = 1.$$

Tampoco se encontró relación entre la gs y la temperatura. Asimismo se analizó la gs en función del DPV, pero no se obtuvo ninguna tendencia clara. Por esta razón, en el modelo multiplicativo se utiliza la HR como variable conductora y no el DPV, que es usado más comúnmente.

Figura 4.2.1. Relación entre la conductancia estomática relativa de individuos de *F. pallescens* regados y la humedad relativa del aire (no se incluyen los datos por encima de 50% de humedad donde no se observó ninguna relación entre variables).

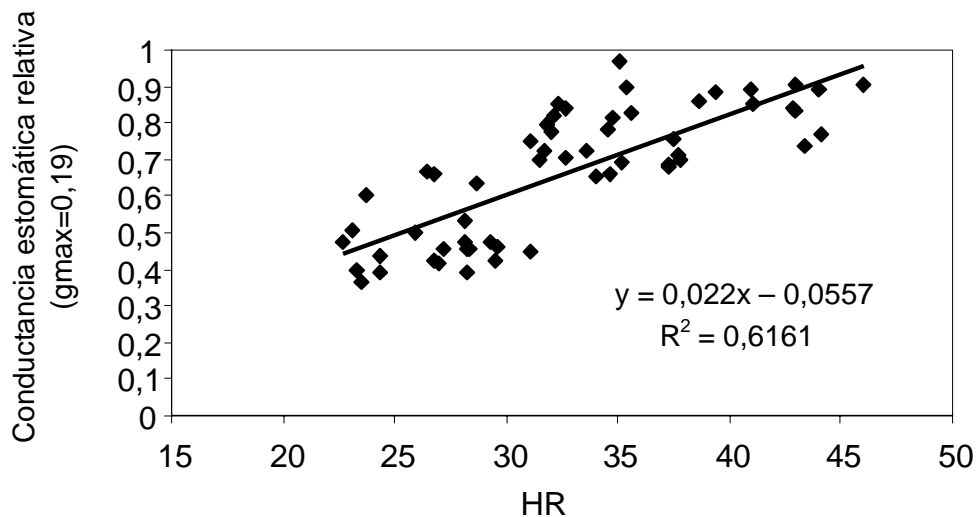
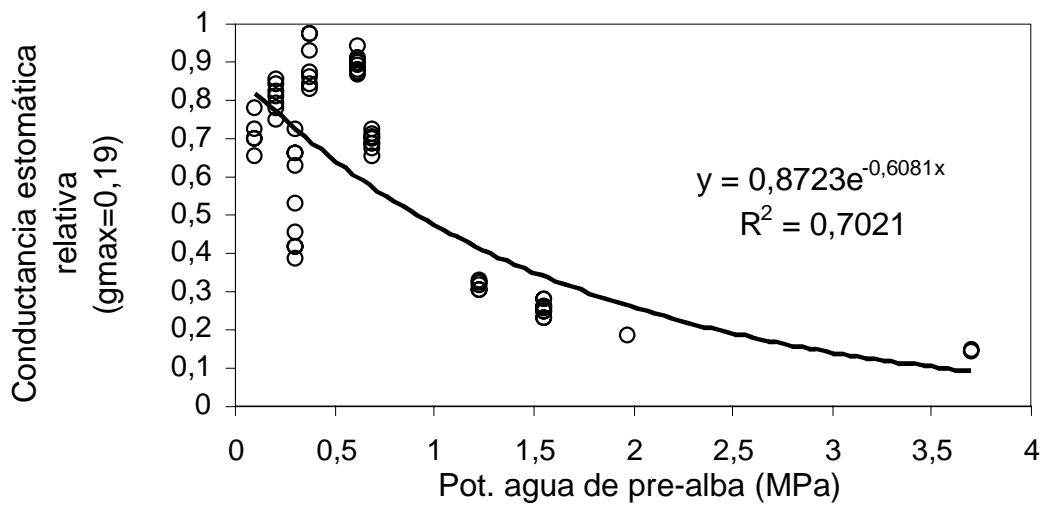


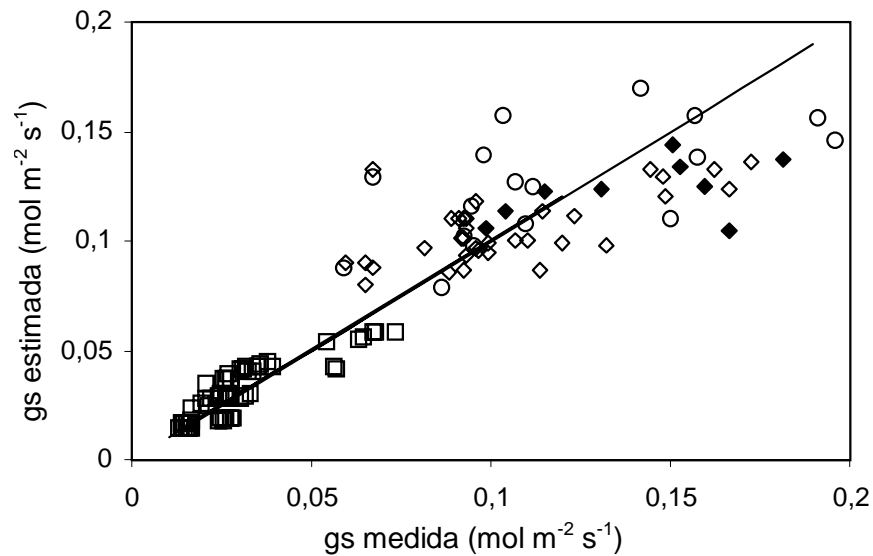
Figura 4.2.2. Relación entre la conductancia estomática a saturación de luz (relativa a la $g_{s_{\max}}$) de *F. pallescens* y el estado hídrico de la planta.



La conductancia estomática mínima ($g_{s_{\min}}$) fue de $0,013 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, y la $g_{s_{\max}}$ dependió del estadio fenológico de la planta. El valor máximo medido en invernáculo fue de $0,2 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, mientras que en el campo se registró un valor máximo de g_s de $0,4 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en el mes de noviembre.

Validación del modelo: La relación entre los valores de g_s estimados por el modelo a partir de las variables conductoras y los medidos en el campo fue lineal y con una pendiente cercana a 1 ($y = 0,8362 (\pm 0,0465) x + 0,0122 (\pm 0,0027)$; $R^2_{\text{ajust.}}: 0,8540$; $F=721,9$; $n= 124$; Fig. 4.2.3). La máxima g_s medida en invernáculo subestimaba los valores de g_s para las condiciones de campo. Por eso, antes de cada estimación hubo que medir la $g_{s_{\max}}$ en el campo y utilizarla como parámetro del modelo.

Figura 4.2.3. Valores de g_s medidos y estimados con el submodelo multiplicativo, correspondientes a hojas de *F. palleescens*. Distintos símbolos corresponden a diferentes días de medición a campo (círculos, rombos vacíos y llenos) o en invernáculo (cuadrados).



b- Modelo de fotosíntesis vs. RFA (plantas regadas)

La relación entre la tasa neta de fotosíntesis y la RFA cambió durante la estación de crecimiento (Tabla 4.2.1), y el cambio ocurrido no se correlacionó con las variables ambientales al momento de la medición.

A partir de las curvas se estimó el valor de la respiración en oscuridad para matas de *F. palleescens*, en distintas fechas y en las curvas de invernáculo como en las de campo (ver más adelante). Esta variable representó en promedio el 8,5% (DS: 1,6%) de la asimilación máxima.

Tabla 4.2.1. Parámetros de los modelos ajustados a las curvas de fotosíntesis vs. RFA correspondientes a *F. pallescens*.

Fecha de medición	Ajuste general del modelo	A _{max} ($\mu\text{mol CO}_2$ $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Rend. Cuántico ($\text{mol CO}_2 \text{ mol fotón}^{-1}$)	Punto de compensación ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
14 Noviembre	R ² ajust=0,938 F=365,72	15,28 (t=14,83)	0,023 (t=9,63)	48,0 (t=4,198)
20 Noviembre	R ² ajust=0,976 F=338,93	20,11 (t=15,34)	0,042 (t=7,52)	7,08 (t=0,52) * *
29 Noviembre	R ² ajust=0,915 F=99,96	24,055 (t=6,289)	0,0314 (t=4,499)	50,97 (t=1,985)
18 Diciembre	R ² ajust=0,957 F=183,10	14,14 (t=14,63)	0,0316 (t=6,17)	4,403 (t=0,247) * *
18 Enero	R ² ajust=0,977 F=346,60	14,058 (t=13,698)	0,0232 (t=8,425)	59,205 (t=5,25)

* * valores no significativamente diferentes de cero.

c- Influencia de la gs sobre los parámetros del modelo de fotosíntesis vs. RFA

Para conductancias estomáticas menores que $0,105 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, se observó una relación lineal entre esta variable y la asimilación máxima (Figura 4.2.4). Por encima de dicho valor de gs, aparentemente el grado de apertura del estoma no ejerce una limitación sobre la asimilación de C y son otros los factores que determinan diferencias en la tasa de fotosíntesis (por ejemplo, la edad de la hoja) (Figura 4.2.5). Asimismo, a bajos valores de gs, el rendimiento cuántico fue menor, dejando de existir una relación entre variables a partir de una gs aproximada de $0,08 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 4.2.6). No se encontró relación entre la gs y el punto de compensación lumínica de la planta.

Figura 4.2.4. Relación entre la g_s y la asimilación máxima, para valores de $g_s < 0,105 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, correspondientes a *F. palleescens*.

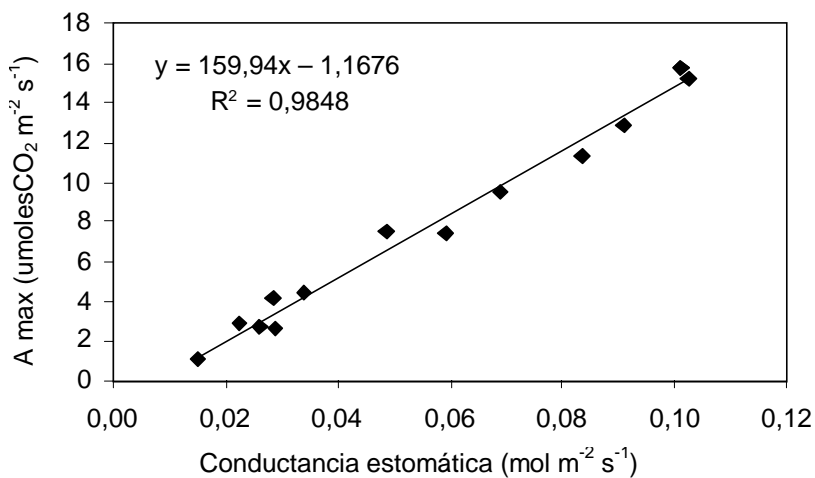


Figura 4.2.5. Relación entre la g_s y la asimilación máxima ($\mu\text{moles C m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), para $g_s > 0,1 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, correspondientes a *F. palleescens*.

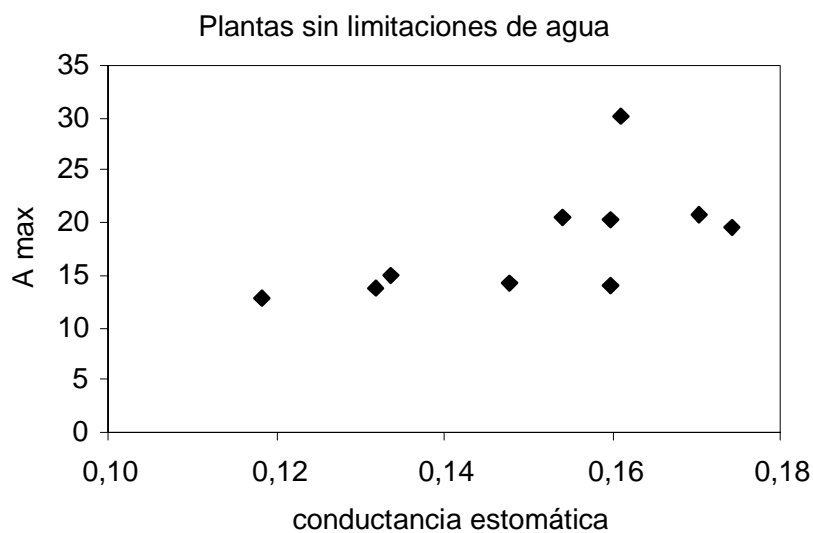
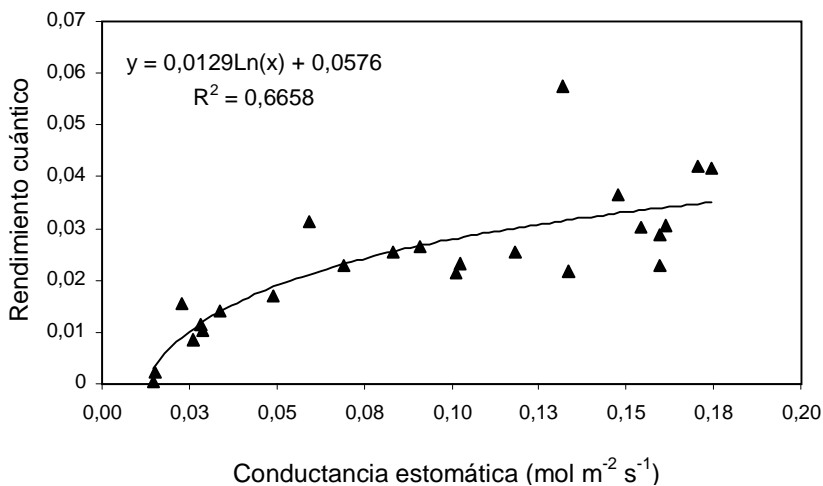


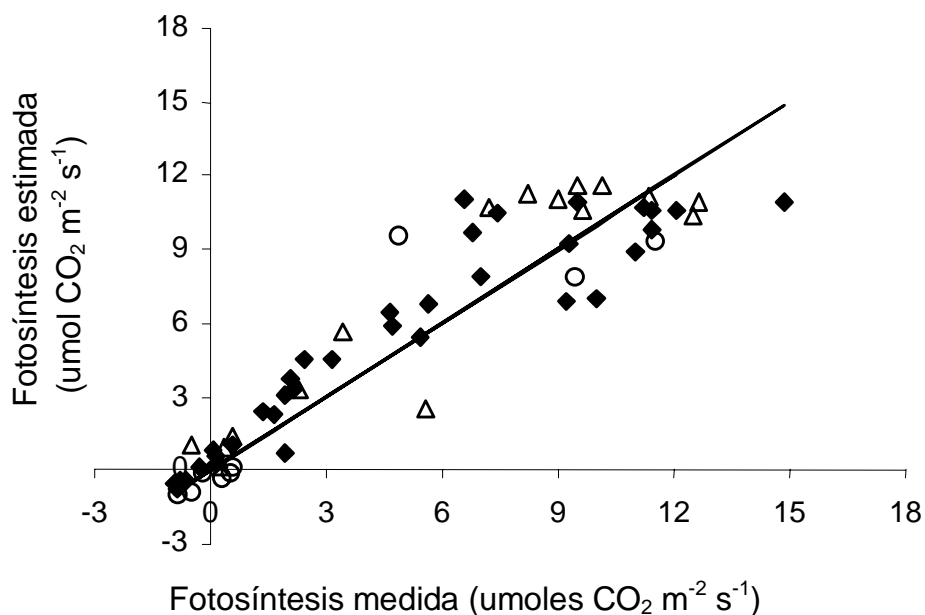
Figura 4.2.6. Relación entre la g_s y el rendimiento cuántico aparente, en hojas de *F. palleescens*.



d- Validación del modelo combinado de g_s y fotosíntesis

La relación lineal entre los valores de fotosíntesis neta medidos en el campo y en el invernáculo, y su estimación a partir de las variables conductoras utilizando el modelo combinado de Fotosíntesis vs. RFA (para plantas regadas) en combinación con el de g_s , se muestran en la Figura 4.2.7. Los parámetros del análisis de regresión fueron: $y=0,8976 (\pm 0,0465) x + 0,8844 (\pm 0,3157)$, $R^2_{ajust}: 0,8585$; $F=372,3$; $n=61$. Para poder realizar una mejor estimación de los valores, y al igual que en caso de la estimación de g_s , se eligió para cada día de medición (un día en diciembre, otro en enero y otro en febrero) un valor de A_{max} distinto a partir de los valores de este parámetro obtenidos en laboratorio (Tabla 4.2.1).

Figura 4.2.7. Valores medidos y estimados con el modelo de fotosíntesis neta en *F. palleescens*. Diferentes símbolos en el gráfico corresponden a diferentes días de medición para la validación.



e- Comportamiento fotosintético de *F. palleescens* creciendo a la luz y a la sombra

No se observaron diferencias significativas en las curvas de respuesta de la fotosíntesis neta a la RFA entre matas de *F. palleescens* creciendo en el pastizal abierto y en el tratamiento SSP más denso (Figura 4.2.8). Sin embargo, y si bien las diferencias no fueron estadísticamente significativas (test de t, $p > 0,05$), la asimilación máxima y el rendimiento

cuántico aparente tendieron a ser mayores en las matas del tratamiento más sombreado que en las del pastizal (ver parámetros de los modelos a continuación). El mismo punto de compensación lumínica (promedio=55 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$) fue estimado para las plantas de ambos tratamientos.

Parámetros y ajuste del modelo de Landsberg (1977) para las plantas del pastizal

R^2	R^2 ajust.	Valor de F
0,902	0,888	101,368

Parámetros	Valor	Error std	Valor-t	Int. de confianza 90%	
A max	15,21	2,291	6,638	11,28	19,14
Efic. fotos.	0,023	0,004	5,024	0,015	0,030
Punto comp.	55,97	19,478	2,873	22,573	89,362

Parámetros y ajuste del modelo de Landsberg (1977) para las plantas del SSP 500 pinos ha^{-1}

R^2	R^2 ajust.	Valor de F
0,966	0,959	215,038

Parám.	Valor	Error std	Valor-t	Int. De confianza 90%	
A max	16,69	1,573	10,613	13,93	19,45
Efic. fotos.	0,032	0,006	4,897	0,020	0,043
Punto comp.	54,92	12,518	4,387	32,98	76,86

Figura 4.2.8. Curvas de fotosíntesis neta vs. RFA medidas en matas de *F. pallescens* creciendo naturalmente en el pastizal abierto y en el SSP de 500 pinos ha^{-1} (Valle de Meliquina, Neuquén, Argentina).

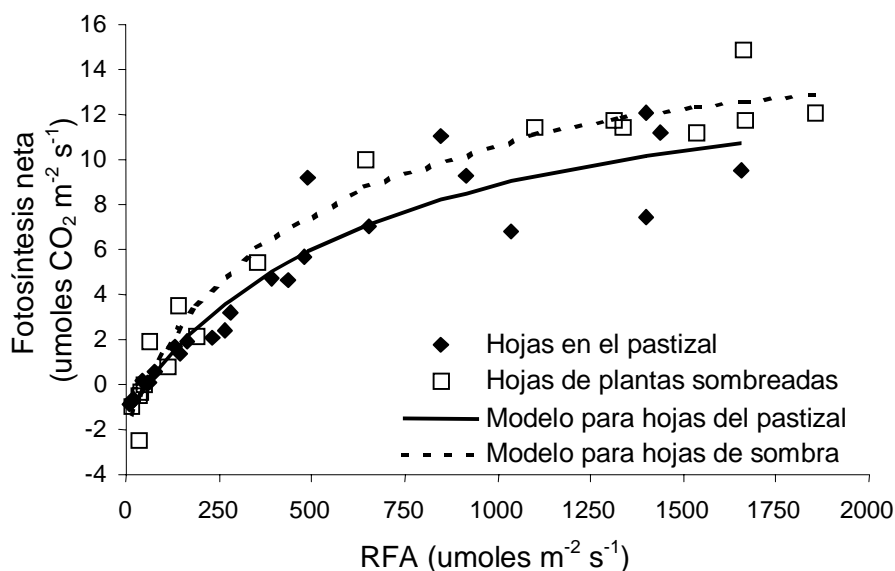
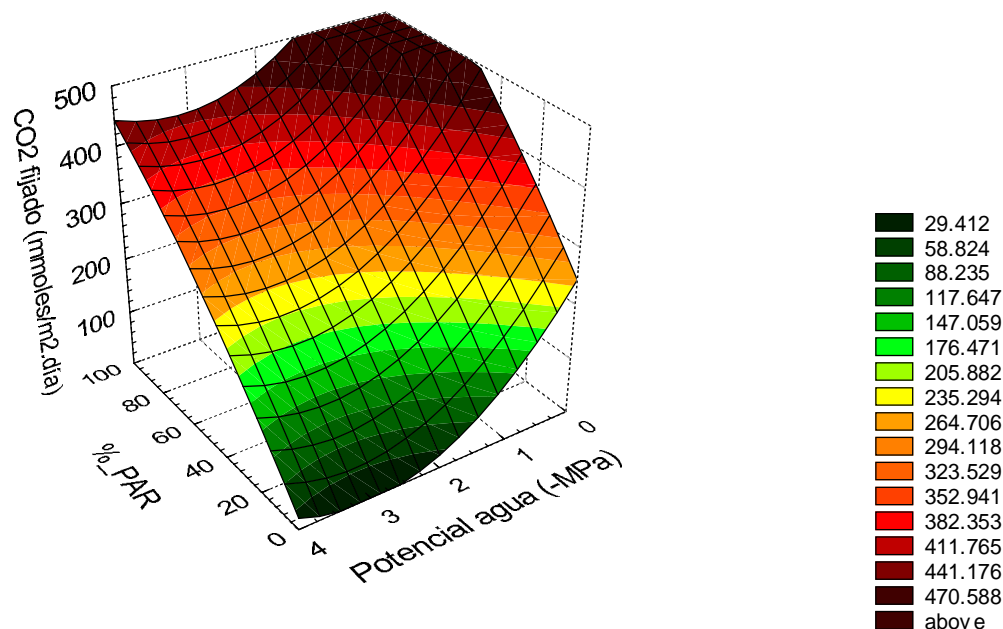


Figura 4.2.9. Simulación: CO₂ fijado (entre las 8 y las 18 hs) por una hoja de *F. palleescens* creciendo bajo distintos niveles de radiación con respecto al pastizal abierto, y condiciones hídricas. A la derecha del gráfico se indican los niveles de CO₂ fijados correspondientes a cada color de la superficie de respuesta.

CO₂ fijado en función de la Radiación y del Potencial Agua



modificando los niveles de radiación y estado hídrico de las plantas. En la figura la radiación se presenta como porcentaje del total de radiación que se recibe en el pastizal; sin embargo, en la simulación, realizada en intervalos de 1 hora, se utilizaron datos de radiación medidos en el campo que suman dichos porcentajes totales, pero que tienen una distribución particular. Por ejemplo, para sumar un total de 40% de la radiación recibida en el pastizal, durante las horas de la mañana se recibe menos luz que este porcentaje con respecto al pastizal, y hacia el mediodía más. El gráfico muestra que existiendo facilitación en el estado hídrico de la planta, puede fijarse la misma cantidad de C que en el pastizal abierto en una planta creciendo con menores niveles de radiación que en el mismo. Esto podría explicar, al menos en parte, la persistencia de la especie en condiciones de baja luminosidad.

Discusión:

El submodelo de g_s predice satisfactoriamente la conductancia estomática de las hojas (R^2 : 0,87), particularmente para el caso de bajas conductancias. Los valores de esta variable mayores a $0,14 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ son subestimados por el modelo, pero como la g_s sólo limita el

suministro de C a valores menores a $0,1 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, la estimación de fotosíntesis no se ve afectada por estas subestimaciones de g_s . La incapacidad del modelo de estimar altos valores de g_s podría deberse al hecho de que está basado en sólo dos variables independientes (HR y potencial agua de pre-alba), ambas relacionadas con el agua, el recurso considerado limitante en este ambiente. Sin embargo, otras variables ambientales o de la misma planta (por ejemplo, disponibilidad de nutrientes, edad de la hoja, estado fenológico de la planta, etc.) deberían ser más importantes en la determinación de la g_s cuando la planta no tiene limitantes hídricas.

La ausencia de respuesta de la g_s a distintos niveles de radiación es un fenómeno contrario a lo esperado. Sin embargo, Belsky (1994) reporta una ausencia similar de respuesta estomática a la luz en especies de pastos de pastizal abierto comparadas con especies que crecen naturalmente bajo los árboles en una sabana. Por otro lado, la ausencia de respuesta estomática a la temperatura podría resultar del limitado rango de temperaturas utilizado en las mediciones (17 a 33°C), y/o pudo deberse a que la especie tenga un rango amplio de temperatura óptima bajo condiciones de campo. Esto último ha sido reportado para individuos de soja por Olioso et al. (1995). Asimismo, probablemente el rango de temperaturas fue también demasiado limitado para obtener alguna respuesta al DPV, o no resultó válido el supuesto de que la temperatura de la hoja es igual a la del aire. Con el equipamiento disponible no pudo descartarse ninguna de estas hipótesis.

El cambio ocurrido en la relación entre la fotosíntesis neta y la RFA en distintas fechas no se correlacionó con las variables ambientales al momento de la medición. Por ello, se concluye que las diferencias entre las distintas curvas se deben a los diferentes estadios fenológicos de la planta (edad de las hojas). Un comportamiento similar ya fue descrito para el caso de *S. speciosa*.

El rendimiento cuántico aparente de *F. pallescens*, medido en plantas regadas, fue muy similar a los valores reportados para nueve cultivares de *F. rubra*, en los que este parámetro varió entre 0,02 y $0,045 \text{ mol C mol fotones}^{-1}$ (Van Huylenbroeck et al., 1999). De todas maneras, se considera que este parámetro es muy conservativo en todas las especies vegetales, por lo que no se esperaba encontrar valores muy distintos a los medidos. En contraste, los valores de punto de compensación lumínica (de alrededor de $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), fueron mucho mayores a los de *F. rubra*, indicando una mejor adaptación a la sombra por parte de esta otra especie de *Festuca*. Valores de esta variable en el orden de los medidos (iguales o mayores que $40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) son típicos de especies heliófilas (Jones, 1992). La tasa de respiración en oscuridad estimada para las hojas de *F. pallescens* representó en promedio el 8,5% (DS: 1,6%) de la asimilación máxima. Este valor es superior al medido en

otra especie de pasto se clima semiárido, *Stipa tenacissima*, en la cual representa sólo el 5% de la asimilación máxima (Valladares & Pugnaire, 1999).

Los valores de rendimiento cuántico, máxima asimilación y punto de compensación medidos en *F. pallescens* fueron muy similares a los encontrados en *S. speciosa*. Sin embargo, la diferencia fundamental entre estas dos especies estudiadas radica en la influencia del potencial agua sobre el comportamiento estomático y fotosintético. Tal como se esperaba en función de su distribución natural en bordes de mallines o pampas altas con balances hídricos favorables, *F. pallescens* presentó una mayor vulnerabilidad al estrés hídrico que *S. speciosa*, una especie capaz de ocupar ambientes más xéricos (e.g. Nicora, 1978).

La relación empírica encontrada entre la A_{\max} o el rendimiento cuántico con la conductancia estomática podría resultar de una relación causal entre variables debido a que cambios en la g_s producen cambios en el suministro de C para la fotosíntesis. Sin embargo, independientemente de los valores de g_s , en condiciones de sequía puede producirse una disminución en la cantidad de todos los componentes bioquímicos del proceso fotosintético (Lambers et al., 1998), resultando en una disminución de la A_{\max} . Por ello, es también probable que la reducción en la A_{\max} asociada con una baja g_s en condiciones de estrés hídrico obedezca no a una relación causal, sino sólo a una correlación entre ambas. Sin embargo, esta situación se espera principalmente en el caso de estrés hídrico severo, en el cual la fotosíntesis no sólo está limitada por el cierre estomático, sino también por factores no estomáticos (Epron, 1997; Pankovic et al., 1999). En el presente grado de desarrollo del modelo, estas dos fuentes de variación en la respuesta fotosintética a la luz (funciones de suministro y demanda), no pueden ser separadas. Una manera simple y empírica de introducir los efectos residuales del estrés hídrico, podría ser la inclusión del estrés hídrico acumulado (a través de la integral de potencial agua de Myers, 1988) en lugar del valor puntual de cada día (White et al., 1999).

El modelo general también permitió estimar satisfactoriamente las tasas de fotosíntesis netas bajo condiciones de campo (R^2 : 0,87), utilizando pocas variables conductoras: RFA, HR y potencial agua de pre-alba de la planta. Tanto la RFA como la HR del aire son variables fáciles de medir con una estación meteorológica. Sin embargo, el potencial agua de las plantas debería poder predecirse con otras variables ambientales (tales como agua en el suelo, demanda atmosférica y grado de competencia con los árboles), a fin de poder hacer predicciones de fijación potencial de C de esta especie en sitios donde aún no se encuentra. Si bien presenta estas (y otras) limitaciones, el modelo desarrollado permite explicar y entender el comportamiento productivo de la especie medido a través del crecimiento de las matas, en

distintos tratamientos en el campo (ver próxima sección). Asimismo permite hacer simulaciones con distintos escenarios. Otra limitación del modelo radica en que, antes de utilizarlo, hay que estimar la $g_{s_{max}}$ y A_{max} en el campo, debido a la variación de estos parámetros en relación con la fenología de la mata. A nivel de toda la temporada, pueden sin embargo, tomarse valores promedio para estos parámetros. Dang et al. (1998) también encontraron que su modelo de fotosíntesis, desarrollado para dos especies arbóreas, daba pobres resultados cuando se lo parametrizaba con datos de laboratorio. Debido a ello, antes de cada estimación tuvieron que medir en el campo un parámetro relacionado con la capacidad fotosintética de cada rama en cada día.

Los resultados de las mediciones de fotosíntesis vs. RFA en matas creciendo en el pastizal y en el sistema silvopastoril denso son contrarias a lo esperado de acuerdo con el fenómeno de aclimatación a la sombra descrito para gran cantidad de especies (e.g. Jones, 1992, Lambers et al., 1998). Este fenómeno de aclimatación fotosintética a la sombra descrito para otras especies tanto herbáceas como arbóreas implica que las plantas u hojas de sombra poseen rendimientos cuánticos mayores y puntos de compensación lumínica y tasas de respiración en oscuridad menores que las plantas u hojas de sol. Esto les permite desarrollar un balance de C favorable cuando crecen en ambientes con bajos niveles de radiación. En el caso de *F. palleescens*, la respuesta fotosintética a distintos niveles de radiación fue similar en las plantas creciendo en el pastizal abierto y bajo cobertura arbórea, donde se recibe mucha menos radiación. Estos resultados se asemejan a los obtenidos con *S. speciosa* creciendo en condiciones semejantes, y a los encontrados en plántulas de *Quercus nuttallii* (Gardiner et al., 2001) y *Juglans nigra* (Dean et al., 1982). Para estas dos especies arbóreas, se explicaron los resultados en base a la presencia de episodios de luz directa (en forma de “sunflecks”) en el sotobosque donde crecían las plántulas, que serían suficientes para el desarrollo del aparato fotosintético. Por otro lado, Jarvis (1964) reportó que individuos de *Q. petraea* aclimatados a la sombra tuvieron mayores tasas de asimilación que individuos aclimatados al sol debido a los efectos de fotoinhibición en este último caso. En el caso de *F. palleescens*, ambas explicaciones, la distribución de luz en el sotobosque y algún grado de fotoinhibición en el pastizal, son igualmente plausibles, y con la información disponible no puede descartarse ninguna de ellas. La ausencia de aclimatación a la sombra en el proceso fotosintético encontrada en *F. palleescens* implicaría que las plantas creciendo en los SSP sobreviven aprovechando los pulsos de radiación directa en el sotobosque. Sin embargo, esta falta de plasticidad para aclimatarse a la sombra constituye una desventaja si el dosel en torno a ellas se cierra.

A pesar de los resultados de fotosíntesis que indican que *F. pallescens*, al igual que *S. speciosa*, es una típica especie heliófila, y que es incapaz de aclimatarse a la sombra, los resultados de crecimiento indican que pueden crecer muy bien hasta elevados niveles de cobertura arbórea. Los resultados a ambos niveles de análisis pueden ser reconciliados cuando se introducen en el análisis los resultados de vulnerabilidad ante el estrés hídrico (simulación presentada en la figura 4.2.9), y de los cambios en el área foliar específica, en la asignación de biomasa y en la forma de la mata, que ocurren cuando la planta crece bajo altos niveles de sombreado.

Finalmente, los resultados de las mediciones de fotosíntesis neta vs. RFA y bajo distintos niveles de estrés hídrico fueron consistentes con la hipótesis inicialmente planteada: la respuesta fotosintética a la radiación fue similar en *S. speciosa* y *F. pallescens*, mientras que la influencia del estrés hídrico fue mayor en la segunda especie que en la primera.

Referencias:

- Belsky AJ. 1994. Influences of trees on savannah productivity: tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology* 75(4): 922-932.
- Bonvissuto G.L. & Somlo R.C. 1998. Guías de condición para los campos naturales de “precordillera” y “sierras y mesetas” de Patagonia. INTA-Centro Regional Patagonia Norte-Prodesar, 25 pp + apéndice.
- Büssis D., Kauder F. & Heineke D. 1998. Acclimation of potato plants to polyethylene glycol-induced water deficit. I. Photosynthesis and metabolism. *Journal of Experimental Botany* 49 (325): 1349-1360.
- Dang Q.-L., Margolis H.A. & Collatz G.J. 1998. Parameterisation and testing of a coupled photosynthesis-stomatal conductance model for boreal trees. *Tree Physiology* 18: 141-153.
- Dean T.J., Pallardy S.G. & Cox G.S. 1982. Photosynthetic responses of black walnut (*Juglans nigra*) to shading. *Canadian Journal of Forest Research* 12: 725-730.
- Epron D. 1997. Effects of drought on photosynthesis and on the thermotolerance of photosystem II in seedlings of cedar (*Cedrus atlantica* and *C. libani*). *Journal of Experimental Botany* 48: 1835-1841.
- Gardiner E.S., Schweitzer C.J. & Stanturf J.A. 2001. Photosynthesis of Nuttall oak (*Quercus nuttallii* Palm.) seedlings interplanted beneath an Eastern cottonwood (*Populus deltoides* Bartr. Ex Marsh.) nurse crop. *Forest Ecology and Management* 149 (1-3): 283-294.

Infante J.M., Damesin C., Rambal S. & Fernández-Alés R. 1999. Modelling leaf gas exchange in holm-oak trees in southern Spain. *Agriculture and Forest Meteorology* 95: 203-223.

Jarvis P.G. 1964. The adaptability to light intensity of seedlings of *Quercus petraea* (Matt) Liebl. *Journal of Ecology* 52: 545-571.

Jarvis P.G. 1976. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 273, 593-610.

Jones H. 1992. *Plants and Microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology*. 2nd Ed. Cambridge: Cambridge University press.

Jones H. 1998. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany* 49: 387-398.

Kaiser H. & Kappen L. 2000. *In situ* observation of stomatal movements and gas exchange of *Aegopodium podagraria* L. in the understory. *Journal of Experimental Botany* 51: 1751-1749.

Lambers H., Chapin III F.S. & Pons T.L. 1998. *Plant Physiological Ecology*. New York: Springer-Verlag.

Landsberg J. 1977. Some useful equations for biological studies. *Experimental Agriculture* 13: 273-286.

Myers B.J. 1988. Water stress integral –a link between short-term and long-term growth. *Tree Physiology* 4: 315-324.

Neter J. & Wasserman W. 1974. *Applied Linear Statistical Models. Regression, Analysis of Variance, and Experimental Design*. R.D.Irwin Inc., Illinois, EEUU.

Nicora E.G. 1978. Parte III: Gramineae. En: *Flora Patagónica*. M.N. Correa Ed. Colección Científica del INTA, Bs.As., 563 pp.

Oliosio A., Bethenod O., Rambal S. & Tchamitchian M. 1995. Comparison of empirical leaf photosynthesis and stomatal conductance models. In: Mathis, P. ed., *Proceedings of the Xth International Photosynthesis Congress “Photosynthesis: from Light to Biosphere”*, Dordrecht: Kluwer Academic. Publisher, 841-844.

Oliosio A., Carlson T.N. & Brisson N. 1996. Simulation of diurnal transpiration and photosynthesis of a water stressed soybean crop. *Agricultural and Forest Meteorology* 81: 41-59.

Pankovic D., Sakac Z., Kevresan S. & Plesnicar M. 1999. Acclimation to long-term water deficit in the leaves of two sunflower hybrids: photosynthesis, electron transport and carbon metabolism. *Journal of Experimental Botany* 50: 127-138.

Simioni G., Le Roux X., Gignoux J. & Sinoquet H. 2000. Treegrass: a 3D, process-based model for simulating plant interactions in tree-grass ecosystems. *Ecological Modelling* 131: 47-63.

Tardieu F. & Simonneau T. 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany* 49: 419-432.

Thomas D.S. & Eamus D. 1999. The influence of predawn leaf water potential on stomatal responses to atmospheric water content at constant C_i and on stem hydraulic conductance and foliar ABA concentrations. *Journal of Experimental Botany* 50: 243-251.

Valladares F. & Pugnaire F.L. 1999. Tradeoffs between irradiance capture and avoidance in semi-arid environments assessed with a crown architecture model. *Annals of Botany* 83: 459-469.

Van Huylenbroeck J.M., Lootens P. & Van Bockstaele E. 1999. Photosynthetic characteristics of perennial ryegrass and red fescue turf-grass cultivars. *Grass and Forage Science* 54: 267-274.

White D.A., Beadle C.L., Sands P.J., Worledge D. & Honeysett J.L. 1999. Quantifying the effect of cumulative water stress on stomatal conductance of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus nitens*: a phenomenological approach. *Australian Journal of Plant Physiology* 26: 17-27.

4.3. SIMULACION DE CRECIMIENTO EN BASE A MODELOS DE FOTOSÍNTESIS, LUZ Y ARQUITECTURA DE LAS MATAS

En base al modelo de fotosíntesis a nivel de hoja desarrollado para *Festuca pallescens*, el modelo de distribución de luz en los distintos tratamientos, el modelo de estimación del área foliar proyectada, y con la información de área foliar específica y asignación de biomasa en los distintos tratamientos, se realizó un modelo para predecir el crecimiento de la fracción aérea de la mencionada especie bajo distintas coberturas (Figura 4.3.1). El mismo es el resultado de combinar la información de los modelos parciales descriptos en los capítulos correspondientes, y calcula: Carbono fijado por la planta entera en un día; Carbono respirado por las hojas (Respiración en oscuridad) y por las raíces (Respiración de mantenimiento) durante todo un día; Carbono fijado neto (Fotosíntesis bruta menos respiración); Carbono asignado a fracción aérea (del neto fijado); Producción de nueva biomasa aérea en base a dicho C (para pasar a peso de materia seca se multiplica el peso del C (12 gr por cada mol) por dos para incorporar la fracción de peso correspondiente al oxígeno y al hidrógeno (Waring R., comunicación personal, 2001)); y Producción de nueva área foliar en base a la biomasa y al área foliar específica en cada tratamiento. Como información de entrada se requiere: Potencial agua de pre-alba de la planta; Peso seco inicial de la fracción aérea de la planta; cobertura arbórea; temperatura media del suelo (para calcular respiración de raíces). A su vez, en el programa se brinda información acerca de áreas foliares específicas, distribución de área foliar en distintos rangos de inclinación de hojas y asignación de biomasa a raíces y hojas para plantas de *F. pallescens* creciendo en los tratamientos evaluados. Esta información también debe incorporarse como entrada en distintas etapas del modelo.

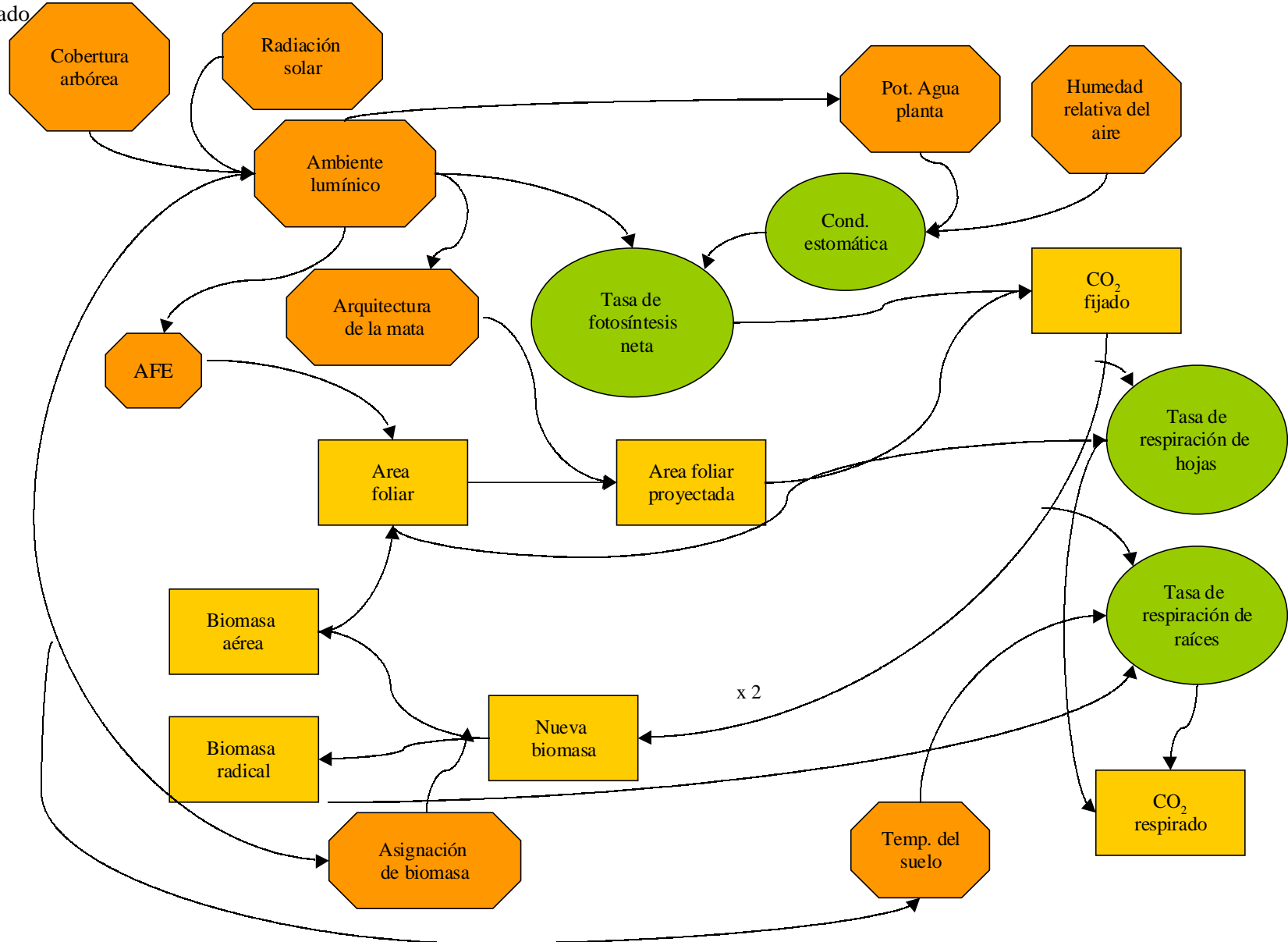
El modelo se basa en los siguientes supuestos:

- La respiración considerada se refiere a la de mantenimiento (no se incorpora el C respirado para creación de nueva materia), que es la más sensible a la temperatura. Se toma como valor de R_0 (respiración a 0°C) para raíces a $1,5 \text{ nmol } Q \text{ grDM}^{-1} \text{ s}^{-1}$ (DM= materia seca de raíces). Este valor es arbitrario porque no es una variable que se haya medido en el presente trabajo, y se basa en la respiración de mantenimiento de raíces descrita para otra especie herbácea (*Carex* sp., Lambers et al., 1998). El Q_{10} de un proceso bioquímico es un valor que se utiliza para describir la sensibilidad de ese proceso a la temperatura, y se define como la proporción entre la tasa del proceso a una temperatura dada y la tasa a una temperatura 10°C menor (Jones, 1992). El valor de Q_{10} para modificar la respiración se asume como igual a 2, ya que éste es un valor promedio

para gran número de especies vegetales (Sprugel et al., 1995), lo cual implica que la respiración de mantenimiento de raíces se duplica por cada 10° C que aumenta la temperatura. La respiración en oscuridad de hojas se toma como el 8,5% de la asimilación máxima de hojas de *F. pallescens* en base a mediciones de campo.

- El nivel de radiación directa que llega a cada tratamiento de calcula en base al modelo de geometría solar desarrollado en el capítulo 2.2., para la latitud y día del año considerado. La fracción de ésta que llega al sotobosque se estima en base a los modelos empíricos desarrollados con datos de mediciones de radiación fotosintéticamente activa hechas a campo, teniendo como variable independiente la cobertura arbórea. En este modelo no se incorpora la influencia de la radiación difusa.
- La temperatura media de suelo para los distintos tratamientos se estima como 4° C, 6° C y 8° C menos que en pastizal para los tratamientos de 350 pinos ha^{-1} , 500 pinos podados ha^{-1} y 500 pinos sin podar ha^{-1} , respectivamente. Estos valores promedio se estiman en base a mediciones de campo que integran la temperatura de los 10 cm superficiales de suelo (Dalla Salda, G., comunicación personal, 2001). Esta información se proporciona en el programa aunque puede modificarse de acuerdo a las simulaciones que quieran realizarse.
- La arquitectura de las matas de *F. pallescens* creciendo en el tratamiento de 350 pinos ha^{-1} se asume igual a las de las matas del pastizal, mientras que la asignación de biomasa para este tratamiento se asume como intermedia entre los valores de los tratamientos Pastizal y 500 pinos ha^{-1} .

Figura 4.3.1. Esquema del modelo de simulación utilizado para estimar el crecimiento de matas de *F. pallescens* en distintos tratamientos de cobertura arbórea. AFE= área foliar específica. Con círculos se indican las variables de cambio y con cuadrados, las variables de estado. Con octógonos se indican las variables ambientales o características morfofisiológicas de las plantas (consideras aquí como “variables externas”) que determinan los valores de las variables de cambio y estado.



Situaciones simuladas

Se realizaron simulaciones para el mes de diciembre y latitud 40,5° S (datos necesarios para estimar la radiación directa y áreas foliares proyectadas) para situaciones con distintos potenciales agua de las plantas en los diferentes tratamientos, manteniendo constante la temperatura de suelo (situaciones 1 a 3), y una situación con aumento de la temperatura de suelo y mayor estrés hídrico, como se verificó en el mes de febrero de 2002. Todos los datos de entrada de potencial agua corresponden a valores promedio medidos en el campo en diferentes fechas. El peso inicial de materia seca de la fracción aérea fue igual para todas las plantas: 26 g; los parámetros fotosintéticos utilizados fueron el promedio de los valores medidos para distintos meses dentro de la temporada de crecimiento: Asimilación máxima: $17,53 \mu\text{mol C m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, Rendimiento cuántico: $0,03 \text{ mol C (mol fotones)}^{-1}$, Punto de compensación lumínico: $33,93 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Los valores de cobertura arbórea en cada tratamiento correspondieron al promedio de los valores medidos en las temporadas 2000-2001 y 2001-2002 (350 BC: 67%, EC: 55%; 500 P BC: 81%, EC: 66%; 500 SP BC: 98%, EC: 85%), y los niveles de radiación a cada hora fueron los promedios entre los tratamientos bajo y entre copas. Las áreas foliares específicas fueron las correspondientes al mes de noviembre: plantas en el Pastizal y 350 P: $9,89 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$, plantas en el 500 P y SP: $11,48 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$, y la asignación de biomasa, al mes de diciembre: Pastizal: asig. a fracción aérea verde (FAV): 0.29; 500 P: asig. a FAV: 0.4; 350 P. asig. a FAV: 0.35 (este último valor no se midió sino que se asume como supuesto).

Resultados y Discusión

A continuación se presentan las tablas (Tablas 4.3.1 a 4.3.4) con las distintas variables que arroja el modelo para las 4 situaciones simuladas.

En la situación 1 a 3 (tres ejemplos de fechas en las que los efectos netos sobre el estado hídrico de los pastos fueron neutros o positivos en los tratamientos con árboles en comparación con el pastizal, Tablas 4.3.1 a 4.3.3), puede observarse que la producción de biomasa aérea en los mismos corresponde al 71 a 100% en el tratamiento de 350 pinos ha^{-1} (350P) y entre un 83 a 88% en el de 500 pinos podados ha^{-1} (500P), de la biomasa producida en el pastizal, a pesar de que los niveles de radiación que llegan a

estos tratamientos son proporcionalmente mucho menores (especialmente en el caso del tratamiento con 500 pinos ha^{-1}). Debido al cambio en área foliar específica que se produce en los pastos creciendo en el tratamiento con 500 árboles ha^{-1} , la producción de nueva área foliar es mayor aún a estos porcentajes, superando en algunos casos a la producción de área foliar en el pastizal (situación 3, Tabla 4.3.3). En ninguna de estas tres simulaciones, y a pesar del mejoramiento en las condiciones hídricas, las plantas del tratamiento con 500 pinos sin podar ha^{-1} (500 SP) llegaron a tener un aumento de biomasa ya que el balance entre fijación de C y respiración fue siempre negativo. En este tratamiento son pocas las plantas de *F. pallescens* que sobreviven, y las que lo hacen, posiblemente reciben una mayor cantidad de radiación de la que se simuló en este modelo, el cual usa valores promedio para cada tratamiento sin considerar el desvío. Por otro lado, la asignación de biomasa a raíces tampoco fue medida en las plantas de este tratamiento, asumiéndose que fue igual a las del tratamiento podado (500P). Asimismo, y esto es válido también para los otros tratamientos, los niveles de respiración son arbitrarios, pudiendo ser menores a los utilizados como entrada en las simulaciones o con un comportamiento con respecto a la temperatura de suelo diferente. Finalmente, tampoco se incluyó la fijación de C producto de la radiación difusa que, especialmente en los tratamientos con mayor cobertura, puede llegar a ser significativa, incrementando la fijación de C con respecto a la calculada.

La situación 4 (Tabla 4.3.4) corresponde a una fecha en la cual las plantas de los sistemas forestados estuvieron más estresadas que en el pastizal, como se observó en febrero de 2002. En esta situación, las plantas del 350P, que fueron las que presentaron el menor potencial agua, arrojaron un balance negativo, mientras que en el tratamiento 500P, si bien las plantas fijaron menos C que en el pastizal, presentaron un aumento de biomasa aérea (balance neto positivo).

Tabla 4.3.1. Situación 1: No hay facilitación ni competencia por agua, todas las plantas tienen el mismo potencial agua de pre-alba: -0,5 MPa. Temp. Suelo: Pastizal: 20° C; 350 P: 16° C; 500 P: 14° C y 500 SP: 12° C.

	C fijado (mmol día^{-1})	C respirado por hojas (mmol día^{-1})	C respirado por raíces (mmol día^{-1})	C NETO fijado (mmol día^{-1})	C asignado a hojas (mmol día^{-1})	Producción Biomasa aérea (gr DM día^{-1})	Nueva área foliar (cm^2 semana $^{-1}$)
Pastizal	76.68	13.79	33.14	29.75	8.60	0.21	142.91
SSP 350	50.89	13.79	25.40	17.85	6.19	0.15	102.84
SSP 500 P	44.57	16.01	19.86	15.45	6.25	0.15	120.46
SSP 500 SP	18.59	16.01	19.86	-8.83			

Tabla 4.3.2. Situación 2: hay facilitación por agua en los SSP: Potencial agua en pastizal: -0,74 MPa; 350 P: -0,64 MPa; 500P:-0,48 MPa; 500 SP: -0,55 MPa. Temp. Suelo: Pastizal: 20° C; 350: 16° C; 500P: 14° C y 500 SP: 12° C.

	C fijado (mmol día ⁻¹)	C respirado por hojas (mmol día ⁻¹)	C respirado por raíces (mmol día ⁻¹)	C NETO fijado (mmol día ⁻¹)	C asignado a hojas (mmol día ⁻¹)	Producción Biomasa aérea (gr DM día ⁻¹)	Nueva área foliar (cm ² semana ⁻¹)
Pastizal	72.58	13.79	33.14	25.65	7.42	0.18	123.23
SSP 350	49.51	13.79	25.40	16.47	5.71	0.14	94.88
SSP 500 P	44.75	16.01	19.86	15.64	6.32	0.15	121.91
SSP 500 SP	18.39	16.01	19.86	-9.03			

Tabla 4.3.3. Situación 3: hay facilitación por agua en los SSP (otro ejemplo): Pot. Agua en Pastizal: -0,82 MPa; 350 P: -0,32 MPa; 500P: -0,49 MPa; 500 SP: -0,25 MPa. Temp. Suelo: Pastizal: 20° C; 350: 16° C; 500P: 14° C y 500 SP: 12° C.

	C fijado (mmol día ⁻¹)	C respirado por hojas (mmol día ⁻¹)	C respirado por raíces (mmol día ⁻¹)	C NETO fijado (mmol día ⁻¹)	C asignado a hojas (mmol día ⁻¹)	Producción biomasa aérea (gr DM día ⁻¹)	Nueva área foliar (cm ² semana ⁻¹)
Pastizal	71.37	13.79	33.14	24.44	7.07	0.17	117.41
SSP 350	53.27	13.79	25.40	20.23	7.01	0.17	116.53
SSP 500 P	44.66	16.01	19.86	15.54	6.28	0.15	121.19
SSP 500 SP	19.64	16.01	19.86	-7.78			

Tabla 4.3.4. Situación 4: hay competencia por agua en los tratamientos forestados: potencial agua en Pastizal: -0,6 MPa; 350P: -2,0 MPa; 500 P: -1,11 MPa; 500SP: -0,9 MPa (no real). Temp. Suelo: Pastizal: 23° C, 350: 18° C; 500: 15° C y 500 SP: 13° C.

	C fijado (mmol día ⁻¹)	C respirado por hojas (mmol día ⁻¹)	C respirado por Raíces (mmol día ⁻¹)	C NETO fijado (mmol día ⁻¹)	C asignado a hojas (mmol día ⁻¹)	Producción biomasa aérea (gr DM día ⁻¹)	Nueva área foliar (cm ² semana ⁻¹)
Pastizal	75.37	13.79	40.80	20.78	6.01	0.14	99.81
SSP 350	28.29	13.79	22.11	-7.61			
SSP 500 P	36.31	16.01	14.04	6.25	2.53	0.06	48.73
SSP 500 SP	16.70	16.01	12.23	-11.54			

En conclusión, a partir de la información ecofisiológica disponible y bajo los supuestos mencionados, es posible explicar el comportamiento productivo de *F. palleescens* bajo cobertura arbórea, a pesar de ser una especie típicamente heliófila. El mismo modelo muestra que existen límites de cobertura de pinos compatibles con la supervivencia de las plantas de esta especie, a pesar de la existencia de efectos de facilitación con respecto al recurso agua. Asimismo, puede verse que la plasticidad de esta especie para modificar su asignación de biomasa y área foliar específica se

manifiesta de manera más clara en el tratamiento con sombreado relativamente alto (500 P). Esto hace que esta situación sea más favorable para la producción de biomasa aérea que niveles de cobertura arbórea un poco inferiores (350P), en los cuales el balance entre competencia y facilitación sigue siendo positivo pero en una magnitud menor que en el tratamiento más sombreado. A esta misma conclusión se había llegado a través de la observación de los resultados de crecimiento medidos a campo. Sin embargo, y como ya ha sido mencionado anteriormente, el pastoreo puede alterar las respuestas observadas debido especialmente a la menor asignación a biomasa radical que ocurre en los lugares más sombreados. Por ello, el óptimo que se verificó a coberturas relativamente altas posiblemente se desplace hacia coberturas menores bajo condiciones de pastoreo.

Referencias

Jones H. 1992. *Plants and Microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology*. 2nd Ed. Cambridge: Cambridge University Press.

Lambers H., Chapin III F.S. & Pons T.L. 1998. *Plant Physiological Ecology*. New York: Springer-Verlag.

Sprugel D.G., Ryan M.G., Brooks J.R., Vogt K.A. & Martin T.A. 1995. Respiration from the organ level to the stand. En: *Resource Physiology of Conifers. Acquisition, Allocation and Utilization*. Ed. W.K. Smith & T.M. Hinckley. Academic Press, EEUU, pp: 255-298.

CAPITULO 5- DISCUSION GENERAL

Y CONCLUSIONES

5. DISCUSION GENERAL Y CONCLUSIONES

5.1. CONTRASTE DE LAS HIPÓTESIS PLANTEADAS

En sentido estricto, ninguna hipótesis puede ser aceptada pero sí rechazada. Algunos de los resultados encontrados permiten, sin embargo, contribuir a la confirmación de algunas de ellas. La principal hipótesis planteada en este trabajo se relaciona con la tesis de Kho (2000), quien sostiene que el resultado de la aplicación de una determinada tecnología agroforestal puede ser predicho en función del efecto de los árboles sobre la disponibilidad de recursos y del grado de limitación relativa que cada recurso tiene para la especie en cuestión en el sitio en particular. La disponibilidad de radiación para las plantas del sotobosque siempre va a disminuir en presencia de árboles, es decir, siempre se va a desarrollar un tipo de competencia asimétrica a favor de los individuos más altos. De acuerdo con este autor, en climas templados y en términos generales, el principal factor limitante de la producción es la radiación, y por lo tanto, sólo existen posibilidades de que la introducción de árboles sea beneficiosa para el sistema en su conjunto, en sitios con déficits hídricos y/o nutricionales. En el Noroeste de la Patagonia, donde se desarrollarían las tecnologías silvopastoriles estudiadas, el clima es templado con déficits hídricos en verano. Por esta razón, es un sitio con posibilidades para el desarrollo de sistemas mixtos de vegetación. Para poner a prueba esta hipótesis se estudiaron dos especies herbáceas, *Stipa speciosa* y *Festuca pallescens*, las que debido a su distribución natural, se presumía poseían distintas vulnerabilidades al estrés hídrico. De ser así, para la especie más tolerante a la sequía (*S. speciosa*), la radiación debería tener un grado de limitación relativa mayor que para *F. pallescens*, y por esta razón, el balance neto de las interacciones debería ser más desfavorable para *S. speciosa*. Los resultados de crecimiento de ambas especies en función de la cobertura arbórea, así como los de estado hídrico, avalaron dicha hipótesis. Si bien los árboles no aumentaron de manera detectable la disponibilidad de agua en el suelo, en varios momentos durante la temporada de crecimiento los individuos de ambas especies creciendo bajo sombra presentaron un mejor estado hídrico que los individuos creciendo en el pastizal abierto. Esto indicaría que la presencia de árboles, a través principalmente de la disminución de la demanda atmosférica, ejercería efectos de facilitación sobre las especies del sotobosque. Sin embargo, la respuesta de ambas especies a este mejoramiento de las condiciones hídricas fue diferente de acuerdo con el grado de limitación de los recursos agua y luz para cada una de ellas. Los resultados de la influencia del estado hídrico sobre la tasa de fotosíntesis neta de *S. speciosa* y *F. pallescens*

confirmaron la hipótesis de que la segunda especie es más vulnerable a los déficits hídricos que la primera. Por esta razón, era de esperar que los efectos de la limitación por agua fueran mayores que para la radiación en el caso de *Festuca*, y viceversa para *Stipa*. Esta sería la causa por la cual la respuesta de ambas especies fue diferente frente al mejoramiento de las condiciones hídricas bajo sombra. En este sentido, ambas especies presentaron curvas de fotosíntesis muy similares, con eficiencias fotosintéticas en el uso de la luz, punto de compensación lumínica y de saturación semejantes. Asimismo, ninguna de las dos modificó su comportamiento fotosintético en hojas de sombra en comparación con hojas de luz. Por ello, se postula que el grado diferente de vulnerabilidad al estrés hídrico es el principal responsable de la respuesta diferencial de ambas especies.

Por otro lado, este trabajo permite discutir la hipótesis propuesta por varios autores (entre ellos Callaway & Walker, 1997), que postula que los efectos de facilitación van a ser más marcados en sitios con estrés ambiental (por ej. con déficits hídricos), y dentro de ellos, en los años más secos. En este sentido, los patrones de estado hídrico y crecimiento medidos en *F. palleescens*, en dos años contrastantes en cuanto a las condiciones climáticas, permitieron poner a prueba dicha hipótesis. Los resultados de ambas variables, potencial agua y crecimiento, son contrarios: en el año más húmedo (2000-2001), el estado hídrico de las matas creciendo bajo sombra fue similar o mejor que el de las plantas del pastizal. Por el contrario, en la temporada seca (2001-2002), las plantas creciendo bajo sombra tuvieron un estado hídrico similar o mejor que las del pastizal sólo en los momentos con abundante disponibilidad de agua en el suelo (primavera y otoño). Durante el verano, sin embargo, las matas creciendo bajo los árboles presentaron un estado hídrico más desfavorable que las que estaban creciendo entre las copas y en el pastizal. Estos resultados indican que la competencia por agua es más marcada en los años secos que en los húmedos, contradiciendo la hipótesis general. Sin embargo, el crecimiento es una variable que resume la influencia conjunta de varios factores y es en última instancia la más importante para evaluar el efecto neto de las interacciones de facilitación y competencia (e.g. Pugnaire & Luque, 2001). Los resultados de crecimiento avalaron la hipótesis de que en años secos el efecto de la facilitación es mayor que en años húmedos, indicando que el período en el que se desarrolló el estrés hídrico (mes de febrero) no tuvo un efecto significativo sobre el crecimiento. Si bien no se midió el potencial agua de las plantas al mediodía durante este período de alta demanda atmosférica, es posible que las plantas del pastizal, a pesar de tener un potencial agua de pre-alba significativamente mayor que las de los SSP, hayan tenido que cerrar sus estomas en horas tempranas del día debido a la alta insolación. Como resultado, es posible que estas plantas

también se vieran limitadas en la fijación de CO₂, a pesar de estar en mejores condiciones hídricas que las que crecían bajo sombra. A esto podrían sumarse las posibles pérdidas de C por respiración de las raíces, cuya magnitud sería mayor en las matas del pastizal que las de los sistemas sombreados, tanto por la mayor asignación de biomasa a estructuras subterráneas como por mayores temperaturas de suelo en el tratamiento sin árboles.

Considerando hipótesis más particulares, puede verse que las planteadas con respecto a la distribución de los recursos agua y luz no se confirmaron. No se registró una mayor disponibilidad de agua en los tratamientos con mayor cobertura. Por el contrario, o bien tuvieron niveles de contenido de agua similares a los tratamientos abiertos, o bien presentaron una demora en la recarga luego de eventos de lluvia de poca magnitud. De todas maneras, y debido a que el estado hídrico de una planta no sólo depende de la cantidad de agua sino también de la demanda atmosférica (Holmgren et al., 1997), las plantas de los tratamientos más sombreados presentaron mejores condiciones hídricas en algunos momentos durante la temporada de crecimiento. Por otro lado, en la época en la que se detectó un efecto negativo de los pinos sobre los pastos (febrero de 2002), tampoco se detectaron diferencias en el contenido de agua de suelo entre tratamientos. Esto indicaría que el estado hídrico de los pastos depende, al menos en parte, de la interacción de tres factores: la disponibilidad de agua en el suelo, la demanda atmosférica, y la capacidad competitiva para acceder al agua, la que podría estar determinada principalmente por la cantidad de raíces. En este sentido, la asignación de biomasa en *F. palleescens* se modifica en los tratamientos con mayor cobertura, disminuyendo la proporción de biomasa de raíces. Por esta razón, es de esperarse que estas plantas tengan una menor habilidad competitiva en situaciones de bajo contenido de agua en el suelo.

Como es de esperarse, los niveles de radiación bajo las distintas coberturas disminuyeron a medida que aumentó el área foliar de los pinos. Sin embargo, el patrón encontrado de menores niveles de radiación en situaciones entre copas que bajo copas (para valores similares de cobertura) no se había previsto. Estos patrones resultan de la latitud en la cual se desarrollaron los experimentos y mediciones ($\cong 41^{\circ}\text{S}$), en la cual las sombras se desplazan con respecto al eje de los objetos que las producen, y de la distancia entre el suelo y la base de las copas. De esta forma, la disponibilidad efectiva de agua y radiación se ven desplazadas en el espacio: los lugares bajo copa suelen presentar efectos marcados de competencia por agua (en épocas secas), posiblemente debido a una mayor concentración de raíces de pinos, mientras que allí puede haber demandas atmosféricas relativamente altas por mayores niveles de radiación. Esto explicaría por qué los valores acumulados de potencial

agua (la integral de esta variable) a lo largo de las temporadas de crecimiento fueron mayores en valor absoluto (más estrés) en la situación de bosque ralo bajo copa que en el resto de los tratamientos, incluyendo el pastizal.

Las matas de *F. pallescens* presentaron cambios estructurales a nivel de planta entera, de acuerdo a lo esperado, como mecanismos de aclimatación a la sombra: aumento del área foliar específica, aumento de la asignación de biomasa a favor de estructuras aéreas, cambios en la arquitectura de la mata resultantes en una mayor captación de radiación al mediodía. Sin embargo, llama la atención que no ocurrieron cambios a nivel fotosintético, es decir, no cambiaron los puntos de compensación y saturación lumínica de las hojas de sombra con respecto a las de sol. Un comportamiento similar ha sido descrito para la especie de sotobosque *Pteridophyllum racemosum*, la cual se aclimata a los frecuentes cambios en el ambiente lumínico a través del ajuste de la proporción de raíces por unidad de área foliar, sin modificar sus características fotosintéticas (Tani et al., 2001)

5.2. COMPARACIÓN DE LOS SSP ESTUDIADOS CON OTRAS ASOCIACIONES DE ÁRBOLES Y PASTOS

El comportamiento de los sistemas silvopastoriles estudiados puede ser comparado con sistemas naturales de árboles y plantas herbáceas, así como también, con otros sistemas que combinen árboles y pastos instalados con fines productivos. En general, las hipótesis ecológicas relacionadas con el balance entre las interacciones de facilitación y competencia han sido desarrolladas en función de lo que ocurre en sistemas naturales de asociaciones de plantas. Así, los diversos trabajos ya mencionados (e.g. Holmgren et al., 1997; Callaway & Walker, 1997; Frost & McDougald, 1989; Pugnaire & Luque, 2001; Belsky, 1994; Scholes & Archer, 1997) predicen que los efectos de facilitación poseen mayor magnitud (balance neto positivo) en sitios y/o años con condiciones ambientales adversas, mientras que los efectos netos son negativos en sitios fértiles y/o con mayor disponibilidad de agua. Por el contrario, Ong & Leakey (1999) proponen que los sistemas agroforestales en los trópicos semiáridos se comportan de manera diferente a las sabanas o arbustales naturales. Según estos autores, en las sabanas, los árboles maduros que mejoran las condiciones microclimáticas para las especies del sotobosque, poseen una alta proporción de estructuras leñosas en comparación con el follaje. De esta manera, la cantidad de agua “ahorrada” (principalmente por la reducción de la evaporación desde el suelo) es mayor que el agua perdida a través de la transpiración de los árboles. A diferencia de las sabanas, en los sistemas agroforestales

“plantados” el número de árboles es generalmente alto debido al uso económico que se quiere obtener de ellos, y además, generalmente se eligen especies de alta productividad. Por ello, cualquier beneficio de los mismos sobre el microclima es contrarrestado por la reducción en la disponibilidad de agua del suelo debida a las pérdidas por intercepción de las precipitaciones y/o la transpiración de los mismos árboles. En la citada revisión, se mencionan varios ejemplos a favor de la tesis de los autores. Un ejemplo es el trabajo de Cannell et al. (1998), en el cual se concluye que en las áreas tropicales, los sistemas agroforestales son inapropiados para zonas con menos de 800 mm de precipitación anual. Los resultados de De Montard et al. (1999) también apoyan la hipótesis de que los sistemas agroforestales se comportan de manera contraria a las sabanas: estos autores encontraron que la productividad de *Dactylis glomerata* decreció en las proximidades de individuos de avellano (*Corylus avellana* L.) en el estadio más seco de la estación de crecimiento, mientras que creció en mayor proporción que en los sitios abiertos, en los momentos con alta disponibilidad de agua en el suelo. Los resultados de crecimiento se vieron correlacionados con el potencial agua de las plantas, que mostró efectos positivos de los árboles sobre los pastos por disminución de la demanda atmosférica en determinados momentos, y altos niveles de competencia ante situaciones de baja disponibilidad de agua en el suelo.

En este contexto: ¿ A cuál de estos dos tipos de situaciones se asemeja el comportamiento de los sistemas silvopastoriles formados por *Pinus ponderosa* y *Stipa speciosa* o *Festuca palleescens*?

La situación es diferente de acuerdo a la especie de pasto considerada. En el caso de *S. speciosa*, el aumento de la cobertura arbórea produce siempre una disminución en el crecimiento de esta especie herbácea, a pesar de que se registran efectos de facilitación por agua en determinados momentos dentro de la estación de crecimiento. Para esta especie y a las densidades de plantación ensayadas, no existirían efectos NETOS de facilitación por lo que el sistema no estaría comportándose como una asociación natural (e.g. una sabana) de árboles y pastos. Por el contrario, en el caso de *F. palleescens*, existen densidades arbóreas relativamente altas en las cuales el efecto neto de los árboles sobre los pastos es positivo y éste es mayor en años secos, aún cuando hay efectos de competencia por agua en determinados momentos. En este caso, la plasticidad de esta especie para tolerar la sombra contribuiría a su supervivencia y alta productividad bajo los pinos, semejando el comportamiento de las especies de sotobosque que crecen naturalmente en sabanas.

En general, en los ecosistemas de sabana la composición de especies es diferente en los sitios bajo las copas y entre copas de árboles. Las especies que crecen bajo las copas

suelen tener, por ejemplo, características fotosintéticas que les permiten tolerar las bajas intensidades lumínicas, tales como bajos puntos de compensación lumínica y alta eficiencia fotosintética en el uso de la luz. En el caso de los sistemas silvopastoriles, tal como se los plantea en este trabajo, la composición de especies es relativamente uniforme, con una marcada preponderancia de la especie de mayor valor forrajero (por ej. *F. pallescens*). Y si bien existe una diferenciación entre las condiciones ambientales en los espacios bajo y entre copas, ésta no es tan marcada como en los ecosistemas de sabana donde los espacios entre árboles son mucho más amplios. Por esta razón, una especie adecuada es aquella que posee una alta plasticidad para aclimatarse a distintos tipos de microambientes en la distribución espacial y evolución temporal de los sistemas silvopastoriles. Esta plasticidad puede estar dada a través de la modificación de los parámetros fotosintéticos ya mencionados, o bien por poder modificar características morfológicas como el área foliar específica y/o la asignación de biomasa entre estructuras aéreas y subterráneas. En el caso de *F. pallescens*, sería la segunda estrategia la que le permitiría producir biomasa en ambientes abiertos, y a la vez, tolerar niveles de sombra relativamente altos. Alternativamente, se puede plantear el diseño de SSP utilizando especies con distintos niveles de tolerancia a la sombra a medida que éstos evolucionan temporalmente y aumenta el sombreado (Huang, 1998).

5.3. CONCLUSIONES E INVESTIGACIONES FUTURAS

A partir de los resultados presentados en cada capítulo puede concluirse que:

- Los sistemas silvopastoriles con pino ponderosa hacen un uso más exhaustivo de los recursos hídricos que los pastizales que reemplazan. Este mayor consumo de agua profunda se acentúa en las temporadas secas.
- La intercepción de las precipitaciones por parte del componente forestal en los SSP estudiados tiene efectos sobre la recarga de agua del perfil de suelo sólo durante eventos de lluvia de poca magnitud al inicio del otoño. Como resultado de ello se puede producir un retraso en la recarga del suelo en los sistemas silvopastoriles, y dentro de estos, en las situaciones “bajo copas”, en comparación con el pastizal. Sin embargo, a comienzos de la primavera, cuando se inicia la estación de crecimiento, el perfil de suelo no presenta diferencias en la disponibilidad de agua entre tratamientos.
- Los pinos estarían redistribuyendo agua en el perfil de suelo, al menos en determinados períodos dentro de la estación de crecimiento.

- Las matas grandes de *Festuca pallescens* también redistribuirían agua en el perfil de suelo.
- La radiación total diaria que llega al sotobosque en cada tratamiento disminuye linealmente con la cobertura arbórea, con igual pendiente pero distinta ordenada al origen en las situaciones “bajo” y “entre copas”. En esta última situación llega menos radiación, a similares niveles de cobertura, que bajo las copas de los pinos.
- El estado hídrico de los pastos, medido a través del potencial agua, evidenció efectos netos de facilitación bajo cobertura arbórea, especialmente en períodos con alta disponibilidad de agua en el suelo. En períodos de alta demanda evaporativa y bajos contenidos de agua en el suelo, la tendencia se revirtió indicando efectos netos de competencia por agua de los pinos sobre los pastos.
- *Festuca pallescens* presentó mecanismos de aclimatación a la sombra a nivel de hoja y planta entera, que se manifestaron en los SSP más densos. Estos involucraron aumento del área foliar específica y de la asignación de biomasa hacia estructuras aéreas, y cambios en la inclinación de las hojas, en plantas de sombra en comparación con individuos del pastizal. Todos estos cambios contribuyen al aumento de la captación de luz en ambientes sombreados.
- Tanto *F. pallescens* como *S. speciosa* presentan características fotosintéticas típicas de especies heliófilas, y ninguna de las dos especies tiene la capacidad de modificarlas en respuesta al ambiente lumínico en el cual crecen. Ambas especies se diferencian en el efecto del estado hídrico de la planta sobre el proceso de fotosíntesis, siendo más vulnerable a la sequía la primera especie.
- La tasa de crecimiento relativo (estimada a partir del índice de crecimiento relativo) de *S. speciosa* decreció linealmente con el aumento de la cobertura arbórea. Por el contrario, *F. pallescens* presentó tasas de crecimiento relativo similares a las medidas en el pastizal hasta niveles relativamente altos de cobertura arbórea (75-80% aproximadamente).

Estos resultados permiten poner a prueba hipótesis generales de la ecología referidas al balance de las interacciones ecológicas entre plantas. En este sentido puede concluirse que el balance de las interacciones medido a través del crecimiento de *F. pallescens*, es positivo en un sitio semiárido como el estudiado, y la magnitud de la facilitación aumenta en años secos en comparación con años húmedos. Sin embargo, el balance de las interacciones es diferente en *S. speciosa*, especie más resistente a la sequía, por lo que es fundamental considerar el grado de limitación relativa de los distintos recursos para cada especie en particular. De esta

manera, los sistemas silvopastoriles con *F. palleescens* se asemejan en su comportamiento ecológico a las sabanas en el sentido de que los efectos de facilitación de los árboles sobre los pastos poseen una mayor magnitud que la competencia por recursos. Esto ocurre hasta cierto nivel de cobertura arbórea relativamente alta, a partir del cual, se experimenta un decrecimiento de la productividad del sotobosque como se ha observado en otros sistemas artificiales que combinan pastos con árboles. En contraste, los SSP con *S. speciosa* se asemejan en su comportamiento a sistemas agroforestales artificiales en los cuales la presencia de árboles tiene un efecto neto negativo sobre el crecimiento de los pastos-cultivos aún a coberturas arbóreas relativamente bajas.

Los resultados presentados también permiten contribuir al desarrollo de tecnologías de producción en la Patagonia. En este sentido, puede concluirse que *F. palleescens* sería una especie plausible de ser utilizada en sistemas silvopastoriles en esta región. Sin embargo, aún se requiere de información adicional para recomendar el uso de esta especie en forma definitiva. La búsqueda de esta información debe orientarse básicamente a cuantificar la respuesta del sistema al pastoreo. Asimismo, el desarrollo de sistemas silvopastoriles en la región patagónica requeriría contar con información adicional tal como:

- Tecnologías de siembra de *F. palleescens* u otras especies forrajeras de interés para acelerar la recuperación de pastizales degradados, aprovechando el mejoramiento de las condiciones microclimáticas que genera la presencia de árboles.
- Evaluación de la capacidad de regeneración natural de ésta u otras especies en sistemas con árboles.
- Mejoramiento de las especies forestales (pino ponderosa u otra) de manera de poder plantar un bajo número de individuos para el desarrollo de sistemas ralos.
- Evaluación de los efectos de fertilización para el aumento de la productividad del sotobosque, considerando los posibles efectos negativos de incrementar la vulnerabilidad a la sequía.

Con respecto a procesos ecológicos, las investigaciones futuras deberían orientarse a:

- Cuantificar el impacto del consumo diferencial de agua de los sistemas silvopastoriles, en comparación con pastizales, sobre economías externas a las plantaciones.
- Cuantificar la magnitud del proceso de ascenso hidráulico por parte de los pinos y su influencia sobre las interacciones entre árboles y pastos.
- Verificar el proceso de redistribución de agua por parte de *F. palleescens* y el posible efecto de los cambios en la asignación de biomasa que se producen en los tratamientos más sombreados sobre el mismo.

- Evaluar el efecto de tratamientos silviculturales como la poda sobre el uso de agua de los pinos (cantidades y zonas del suelo de donde se extrae), y su influencia sobre el balance de las interacciones por este recurso.
- Cuantificar las tasas de respiración de raíces en pastizales abiertos y bajo cobertura arbórea.
- Verificar si existen cambios en la composición florística en plantaciones ralas, con respecto al pastizal circundante, que pudieran estar reflejando efectos de facilitación del componente arbóreo sobre el herbáceo.

Referencias:

Belsky A.J. 1994. Influences of trees on savannah productivity: tests of shade, nutrients and tree-grass competition. *Ecology* 75(4): 922-932.

Callaway R.M. & Walker L.R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78(7): 1958-1965.

Cannell M.G.R., Mobbs D.C. & Lawson G.J. 1998. Complementarity of light and water use in tropical agroforests. II: Modelling theoretical tree production and potential crop yield in arid to humid climates. *Forest Ecology and Management* 102: 275-282.

De Montard F.X., Rapey H., Delpy R. & Massey P. 1999. Competition for light, water and nitrogen in an association of hazel (*Corylus avellana* L.) and cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.). *Agroforestry Systems* 43(1-3): 135-150.

Frost W.E. & McDougald N.K. 1989. Tree canopy effects on herbaceous production of annual rangeland during drought. *Journal of Range Management* 42: 281-283.

Holmgren M., Scheffer M. & Huston M.A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78(7): 1966-1975.

Huang W. 1998. Modelling the coexistence gain and interactions of populations in *Taxodium ascendens*-intercrop systems. *Ecological Modelling* 107: 189-212.

Kho, R. 2000. A general tree-environment-crop interaction equation for predictive understanding of agroforestry systems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 80: 87-100.

Ong C.K. & Leakey R.R.B. 1999. Why tree-crop interactions in agroforestry appears at odds with tree-grass interactions in tropical savannahs. *Agroforestry Systems* 45: 109-129.

Pugnaire F.I. & Luque M.T. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93: 42-49.

Scholes R.J. & Archer S.R. 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review Ecology and Systematics* 28: 517-544.

Tani T., Kudoh H. & Kachi N. 2001. Responses of photosynthesis and biomass allocation of an understorey herb, *Pteridophyllum racemosum*, to gradual increases in irradiance. *Annals of Botany* 88: 393-402.