

**Efecto interactivo de la defoliación del estrato herbáceo y la cobertura  
del estrato arbóreo sobre el crecimiento del estrato herbáceo en  
sistemas silvopastoriles**

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires,  
Área Ciencias Agropecuarias*

**Gonzalo Caballé**

Ingeniero Forestal - Universidad Nacional de La Plata - 1996

E.E.A.-INTA-Bariloche

Grupo de Investigación en Ecología Forestal



Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano  
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires





## COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

**Tomás Miguel Schlichter**

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)  
Dr. en Ciencias Forestales (Universidad Georg-August)

Co-director de tesis

**María Elena Fernández**

Licenciada en Ciencias Biológicas (Universidad de Mar del Plata)  
Dr. en Ciencia Biológicas (Universidad del Comahue)

Consejero de Estudios

**Martín Oesterheld**

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)  
Ph.D. in Biology (Syracuse University)

## JURADO DE TESIS

Director de tesis

**Tomás Miguel Schlichter**

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)  
Dr. en Ciencias Forestales (Universidad Georg-August)

JURADO

**Pablo Luis Peri**

Ingeniero Forestal (Universidad Nacional de La Plata)  
Ph.D. in Plant Science (Lincoln University)

JURADO

**Mónica Beatriz Bertiller**

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)  
Dr. en Ciencias Forestales (Forstliche Fakultät, Universität Göttingen)

JURADO

**Roberto Javier Fernández Alducín**

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)  
M.Sc. en Recursos naturales (Universidad de Buenos Aires)  
Dr. en Biología (Duke University)

Fecha de defensa de la tesis: 04 de JUNIO de 2013



*A mis tres grandes amores  
Inés, Francisco y Joaquín*



## AGRADECIMIENTOS

A Tomás por la confianza, los consejos de siempre y el apoyo incondicional.

A María Elena y Javier por su guía, acompañamiento permanente y paciencia infinita.

A Martín, por el compromiso, la palabra precisa y la crítica oportuna.

A la SECyT y al INTA por financiar este estudio y permitir mi desarrollo profesional y humano.

A la política educativa Argentina que me permitió hacer mis estudios de grado y de post-grado en la Universidad pública y gratuita.

A mis compañeros de INTA Mauro, Verónica, Vicky, Guillermina, Santiago, María Elena, Javier, Pablo, Inés, Mariana, Mecha, Alejandro, José María y Juan con quienes es un placer compartir el trabajo diario.

A Fabián, Santiago, Julián y Darío por la ayuda en el trabajo de campo. A Alejandro, Federico y Priscila por los aportes en la modelación y los consejos estadísticos.

Al Sr. Ruperto Von Haniel propietario de la Ea. Lemu Cuyen quien nos permitió instalar los sistemas silvopastoriles experimentales donde se llevaron a cabo las mediciones.

A mis viejos, Stella y Diego, por el esfuerzo de tantos años y los valores que me inculcaron. A mi abuela Elsa, que gracias a su tortilla a la española y la compañía en los primeros años de facultad me permitieron superar el desarraigo.

...y muy especialmente a Inés que me banca siempre, que supo sobrellevar tantos días de cursos, muestreos de campo y fines de semana de trabajo y que sin su apoyo la realización de esta tesis no hubiera sido posible.

## DECLARACIÓN

*Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.*

Gonzalo Caballé



Publicaciones derivadas de la tesis:

Caballé, G., Fernández, M.E., Gyenge, J., Aparicio, A., Schlichter, T. 2011. Modelling leaf maximum net photosynthetic rate of the dominant perennial grass of Patagonian pine-based silvopastoral systems. *Agroforestry System*, 83: 13-24.



## INDICE

AGRADECIMIENTOS .....	VII
ABREVIATURAS .....	XXI
RESUMEN .....	XXIII
ABSTRACT .....	XXVI
<b>Capítulo 1: Introducción general</b> .....	1
1.1 Marco conceptual .....	3
1.2 Objetivos y organización de la tesis .....	7
1.3 Área de estudio .....	8
<b>Capítulo 2: Efecto interactivo de la cobertura arbórea y la defoliación sobre el crecimiento de <i>F. pallescens</i></b> .....	12
2.1 Introducción .....	13
2.2 Objetivo .....	15
2.3 Hipótesis y predicciones .....	15
2.4 Materiales y Métodos .....	16
2.4.1 Diseño experimental y tratamientos .....	16
2.4.2 Definición de la altura de corte .....	17
2.4.3 Caracterización de variables ambientales .....	18
2.4.3.1 Temperatura, humedad relativa del aire y precipitación .....	18
2.4.3.2 Contenido volumétrico de agua en suelo .....	19
2.4.3.3 Cobertura arbórea y radiación que alcanza el suelo en las parcelas forestadas .....	20
2.4.4 Mediciones biológicas .....	21
2.4.4.1 Crecimiento relativo y componentes del crecimiento .....	21
2.4.4.2 Producción de materia seca por planta, tasa crecimiento relativo y crecimiento compensatorio .....	21
2.4.5 Análisis estadístico .....	23
2.5 Resultados .....	24
2.5.1 Efectos de la cobertura arbórea sobre las variables ambientales .....	24
2.5.1.1 Temperatura del aire y demanda atmosférica .....	24
2.5.1.2 Precipitación y contenido volumétrico de agua en el suelo .....	26
2.5.1.3 Cobertura arbórea y radiación total, directa y difusa que alcanza en suelo .....	28
2.5.2 Crecimiento relativo acumulado de <i>F. pallescens</i> .....	29
2.5.3 Producción de materia seca, tasa de crecimiento relativo (TCR) y crecimiento compensatorio de <i>F. pallescens</i> .....	32
2.6 Discusión .....	35
2.6.1 Efectos de la cobertura arbórea sobre los recursos y factores de crecimiento .....	35
2.6.2 Efecto interactivo de la cobertura arbórea y la defoliación sobre el crecimiento de <i>F. pallescens</i> .....	36
2.6.3 Recurso focal bajo cobertura arbórea en ambientes mediterráneos .....	38
2.7 Conclusión .....	38
<b>Capítulo 3: Cambios morfogénicos y funcionales de <i>F. pallescens</i> en respuesta al efecto interactivo de la defoliación y la cobertura</b> .....	39
3.1 Introducción .....	41
3.2 Objetivo .....	42
3.3 Hipótesis y predicciones .....	43
3.4 Materiales y Métodos .....	43
3.4.1 Diseño experimental y tratamientos .....	43
3.4.2 Caracterización de variables ambientales: precipitación y contenido volumétrico de agua en suelo .....	44
3.4.3 Evaluación de área foliar específica .....	44
3.4.4 Determinación de estado hídrico .....	44
3.4.5 Mediciones de intercambio de gases: tasa de fotosíntesis neta a saturación, conductancia estomática y eficiencia instantánea en el uso del agua .....	44
3.4.6 Inducción del aparato fotosintético de <i>F. pallescens</i> .....	45
3.4.7 Determinación de la densidad de estomas .....	47
3.4.8 Análisis estadístico .....	47

3.5 Resultados.....	48
3.5.1 Efecto de la cobertura y la defoliación sobre el área foliar específica de <i>F. pallescens</i> .....	48
3.5.2 Efecto de la cobertura y la defoliación sobre el estado hídrico de <i>F. pallescens</i> .....	49
3.5.3 Efecto de la cobertura y la defoliación sobre el intercambio de gases a nivel de hoja en <i>F. pallescens</i> .....	51
3.5.3.1 Efecto de la cobertura y la defoliación sobre la tasa de fotosíntesis neta a saturación ( $Pn_{sat}$ ) .....	51
3.5.3.2 Efecto interactivo de la cobertura y la defoliación sobre la conductancia estomática ( $g_s$ ).....	51
3.5.3.3 Efecto interactivo de la cobertura y la defoliación sobre la eficiencia instantánea en el uso del agua .....	53
3.5.3.4 Efecto del periodo de rebrote sobre la fotosíntesis compensatoria post-defoliación, la conductancia estomática y la eficiencia instantánea en el uso del agua .....	54
3.5.4 Respuesta inductiva del aparato fotosintético de <i>F. pallescens</i> .....	57
3.5.5 Efecto de la cobertura sobre la densidad de estomas .....	59
3.6. Discusión .....	59
3.6.1 Ajustes del área foliar específica de <i>F. pallescens</i> frente al efecto interactivo de la cobertura y la defoliación.....	59
3.6.2 Efecto de la cobertura y la defoliación sobre el estado hídrico de <i>F. pallescens</i> .....	60
3.6.3 Efecto de la cobertura y la defoliación sobre la fotosíntesis a nivel de hoja en <i>F. pallescens</i> .....	61
3.7 Conclusiones.....	63
<b>Capítulo 4: Modelo de fotosíntesis a nivel de hoja</b> .....	65
4.1 Introducción.....	67
4.1.1 Modelo de fotosíntesis a nivel de hoja.....	67
4.1.2 Fotosíntesis y factores ambientales .....	69
4.1.2.1 Efecto de la temperatura.....	69
4.1.2.2 Efecto del estrés hídrico .....	70
4.1.2.3 Efecto del ambiente lumínico y relación con el contenido foliar de N.....	71
4.1.3 Respiración y factores ambientales .....	72
4.2 Objetivo .....	73
4.3 Materiales y Métodos .....	73
4.3.1 Variables ecofisiológicas y microambientales .....	73
4.3.2 Experimento de estrés hídrico en condiciones semi-controladas .....	74
4.3.3 Desarrollo y evaluación del modelo multiplicativo de tasa de fotosíntesis bruta a nivel de hoja .....	74
4.3.4 Análisis estadístico.....	77
4.4 Resultados.....	78
4.4.1 Parámetros del modelo en condiciones no limitantes .....	78
4.4.2 Efecto de la temperatura de la hoja sobre $P_{max} [f(T)]$ .....	78
4.4.3 Efecto del estrés hídrico sobre $P_{max} [f(A)]$ .....	80
4.4.4 Ajustes de los parámetros de la relación $P$ - $RFA$ y la respiración en respuesta al ambiente lumínico .....	81
4.4.5 Efecto del ambiente lumínico sobre $P_{max} [f(L)]$ y relación con el contenido foliar de N.....	83
4.4.6 Evaluación del modelo multiplicativo para $P_{max}$ neta .....	83
4.4.7 Efecto de la temperatura, el estrés hídrico y el ambiente lumínico sobre el rendimiento cuántico aparente ( $\alpha$ ) y la curvatura ( $\theta$ ).....	84
4.4.8 Efecto de la temperatura, el estrés hídrico y el ambiente lumínico sobre la tasa de respiración en oscuridad ( $R_o$ ).....	86
4.5.1 Efecto de la temperatura, el estrés hídrico y el ambiente lumínico sobre los parámetros de la hipérbola no-rectangular ( $P_{max}$ , $\alpha$ y $\theta$ ).....	89
4.5.2 Precisión y aplicación del modelo.....	91
<b>Capítulo 5: Efecto de la cobertura arbórea sobre el periodo de crecimiento y el “máximo transitorio”</b> .....	93
5.1 Introducción.....	95
5.2 Objetivo .....	95
5.3 Hipótesis y predicciones.....	96
5.4 Materiales y métodos.....	96
5.4.1 Temperatura de hoja.....	96
5.4.2 Potencial hídrico en pre-alba.....	97

5.4.3 Radiación total, proporción de radiación que alcanza el suelo y radiación fotosintéticamente activa .....	97
5.4.4 Estimación de la asimilación de CO <sub>2</sub> en cada nivel de cobertura .....	98
5.4.5 Máximo transitorio y periodo de crecimiento .....	98
5.4.6 Análisis de datos .....	99
5.5 Resultados .....	99
5.5.1. Relación entre potencial hídrico en pre-alba y contenido volumétrico de agua en suelo en cada nivel de cobertura .....	99
5.5.2 Asimilación de CO <sub>2</sub> a nivel de hoja en cada nivel de cobertura .....	100
5.5.3 Máximo transitorio y periodo de crecimiento .....	103
5.6 Discusión .....	105
5.5 Conclusión .....	107
<b>Capítulo 6: Discusión general y conclusiones</b> .....	109
6.1 Interacciones de competencia y facilitación entre el estrato arbóreo y el estrato herbáceo .....	111
6.2 Efecto interactivo de la cobertura y la defoliación .....	112
6.3 Avances en el conocimiento ecofisiológico de <i>F. pallezens</i> .....	114
6.4 Implicancias para el manejo de los sistemas silvopastoriles en la Patagonia Andina .....	115
6.5 Futuras líneas de investigación .....	116
<b>Bibliografía</b> .....	118
<b>Apéndice 1</b> .....	130

## INDICE DE TABLAS

<b>Tabla 2.1.</b> .....	<b>20</b>
Densidad aparente del suelo ( $\text{g cm}^{-3}$ ) para cada nivel de cobertura (testigo a pleno sol, 350 y 500 árboles $\text{ha}^{-1}$ ) entre la superficie y 120 cm de profundidad. Los valores de profundidad indican el punto medio de estratos de 20 cm	
<b>Tabla 2.2.</b> .....	<b>22</b>
Perímetro (cm) basal promedio (EE) de las plantas utilizadas en las temporadas 2005-06 y 2006-07 en cada nivel de cobertura y defoliación. 22	
<b>Tabla 2.3.</b> .....	<b>29</b>
Proporciones de cobertura del canopy, apertura del canopy y radiación total, directa y difusa promedio respecto a la situación a cielo abierto, para cada densidad de plantación. Los valores representan el promedio (EE) de 15 fotos hemisféricas tomadas en cada nivel de cobertura en abril de 2006. Letras diferentes en la misma línea indican diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA, Test de Tukey, $p < 0,05$ ).	
<b>Tabla 2.4.</b> .....	<b>30</b>
Promedio (EE) de valores acumulados a lo largo de la temporada 2004-05 (octubre-abril) de crecimiento relativo (CR), macollaje neto (MN), número de hojas por macollo (HM) e incremento relativo del largo de las hojas (IR) de <i>Festuca pallescens</i> en respuesta a la intensidad de defoliación y el nivel de cobertura arbórea. Letras diferentes en la fila correspondiente a cada variable indican diferencias significativas (LSD Fisher, $p < 0,05$ ). Defoliación de “baja” y “alta intensidad” indican la remoción al inicio de la temporada (octubre) del 50 y 70% de la biomasa de hojas verdes, respectivamente.	
<b>Tabla 2.5.</b> .....	<b>30</b>
Promedio (EE) de valores acumulados a lo largo de la temporada (octubre-abril) de crecimiento relativo (CR), macollaje neto (MN), número de hojas por macollo (HM) e incremento relativo del largo de las hojas de <i>Festuca pallescens</i> en respuesta a la baja frecuencia de defoliación y el nivel de cobertura arbórea. Letras diferentes en la fila correspondiente a cada variable indican diferencias significativas (LSD Fisher, $p < 0,05$ ). Defoliación de “baja frecuencia” significa la remoción por única vez al inicio de la temporada (octubre) del 50% de la biomasa de hojas verdes.	
<b>Tabla 2.6.</b> .....	<b>31</b>
Crecimiento relativo (CR) acumulado (EE) de <i>Festuca pallescens</i> en respuesta a alta frecuencia de defoliación para las temporadas 2005-06 y 2006-07. El valor de CR corresponde a un periodo de rebrote entre defoliaciones de aproximadamente 60 días. La primera defoliación fue efectuada en el mes de octubre de cada temporada. Letras diferentes entre niveles de cobertura para cada defoliación indican diferencias significativas (LSD Fisher, $p < 0,05$ ).	
<b>Tabla 2.7.</b> .....	<b>31</b>
Crecimiento relativo (CR) acumulado (EE) de <i>Festuca pallescens</i> luego de aproximadamente 60 días de rebrote en función del momento de aplicación de la defoliación (octubre, diciembre o febrero) durante la temporada 2006-07. Letras diferentes entre niveles de cobertura dentro de cada mes indican diferencias significativas (ANOVA, $p < 0,05$ ).	
<b>Tabla 2.8.</b> .....	<b>33</b>
Producción de materia seca de hojas verdes (MS Verde, g) y tasa de crecimiento relativo (TCR, $\text{g g}^{-1}\text{día}^{-1}$ ) de <i>Festuca pallescens</i> en función del nivel de defoliación y cobertura arbórea para las temporadas húmedas 2005-06 y 2006-07. Letras diferentes en la misma línea indican diferencias significativas (LSD Fisher, $p < 0,05$ ).	
<b>Tabla 2.9.</b> .....	<b>33</b>
Producción de materia seca de hojas verdes (MS Verde, g) y tasa crecimiento relativo (TCR, $\text{g g}^{-1}\text{día}^{-1}$ ) de <i>Festuca pallescens</i> entre cortes sucesivos (60 días) del tratamiento de alta frecuencia de defoliación en función del nivel de cobertura arbórea para las temporadas húmedas 2005-06 y 2006-07. Letras diferentes en la misma línea indican diferencias significativas (LSD Fisher, $p < 0,05$ ).	

- Tabla 3.1.** ..... 49  
 Promedios de área folia específica ( $AFE$ ,  $\text{cm}^2 \text{g}_{\text{hoja}}^{-1}$ ) de hojas de *Festuca pallescens* durante las temporadas de crecimiento 2005 a 2007 en respuesta al nivel de cobertura y defoliación. Letras diferentes en la fila correspondiente a cada fecha indican diferencias significativas (ANOVA,  $p < 0,05$ ,  $n = 6$ ). “Con defoliación” indica la remoción al inicio de la temporada (octubre) del 50% de la biomasa de hojas verdes. n.c.: no corresponde el dato y s.d: sin dato.
- Tabla 3.2.** ..... 50  
 Promedios de potencial hídrico en pre-alba (MPa) como medida del estado hídrico de plantas de *Festuca pallescens* durante la temporada de crecimiento 2004-05 en respuesta a la intensidad de defoliación y el nivel de cobertura arbórea. Letras diferentes en la fila correspondiente a cada fecha indican diferencias significativas (ANOVA,  $p < 0,05$ ,  $n = 3$ ). “Defoliación de baja y alta intensidad” indican la remoción al inicio de la temporada (octubre) del 50 y 70% de la biomasa de hojas verdes, respectivamente.
- Tabla 3.3.** ..... 50  
 Promedios de potencial hídrico en pre-alba (MPa) como medida del estado hídrico de plantas de *Festuca pallescens* durante la temporada de crecimiento 2005-06 en respuesta a la frecuencia de defoliación y el nivel de cobertura arbórea. Letras diferentes en la fila correspondiente a cada fecha indican diferencias significativas (ANOVA,  $p < 0,05$ ,  $n = 3$ ). Defoliación de “baja frecuencia” y “alta frecuencia” señalan la remoción al inicio de la temporada o bimestralmente del 50% de la biomasa de hojas verdes, respectivamente.
- Tabla 3.4.** ..... 52  
 Valores promedio (EE) de tasa de fotosíntesis a saturación de luz ( $Pn_{\text{sat}}$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ,  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y eficiencia instantánea en el uso del agua (EUA,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{mol H}_2\text{O}^{-1}$ ) en plantas ( $n = 6$ ) de *Festuca pallescens* en el testigo a pleno sol y bajo 350 y 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$ . La defoliación considera la remoción por única vez del 50% de la biomasa de hojas verdes. Letras diferentes en la misma fila indican diferencias significativas (ANOVA,  $p < 0,05$ ).
- Tabla 4.1.** ..... 82  
 Valores promedio (EE) de  $P_{\text{max}}$ ,  $\alpha$  y  $\theta$ , parámetros de la hipérbola no-rectangular de respuesta de la tasa de fotosíntesis bruta ( $P$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) a la radiación fotosintéticamente activa ( $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , RFA), para plantas de *F. pallescens* sin defoliación creciendo en el testigo a pleno sol y bajo 350 y 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$ . Se indican también los valores promedio (EE) de respiración en oscuridad ( $R_o$ ) obtenidos a RFA= 0 y el valor de ajuste ( $R^2$ , EEE) de la relación entre la tasa de fotosíntesis y la radiación fotosintéticamente activa ( $P$ -RFA). Letras distintas en la misma fila indican diferencias significativas entre tratamientos de cobertura, método de ajuste global (en inglés *global fitting*, Motulsky y Christopoulos 2004) y ANOVA para respiración.

## INDICE DE FIGURAS

- Figura 2.1.** ..... 18  
Curvas de distribución de la materia seca de hojas verdes (%MSV) en altura (cm) para plantas de *Festuca pallelescens* creciendo, a) en el testigo a pleno sol y b) bajo cobertura de 500 árboles ha<sup>-1</sup>. Plantas de 10-20 cm de perímetro basal (%MSV 10-20): línea discontinua de segmentos cortos. Plantas de 20-30 cm de perímetro basal (%MSV 20-30): línea continua oscura. Plantas de 30-40 cm de perímetro basal (%MSV 30-40): línea continua clara. Plantas de 40-50 cm de perímetro basal (%MSV 50-60): línea discontinua de segmentos largos. La línea horizontal punteada indica el 50% de la materia seca verde.
- Figura 2.2.** ..... 23  
Expresión gráfica de las posibles alternativas de respuesta compensatoria post-defoliación. (○) Plantas sin defoliación y (■) Plantas defoliadas. Adaptado de Oosterheld y McNaughton (1991).
- Figura 2.3.** ..... 25  
Evolución de la temperatura del aire (°C) durante los meses de agosto y septiembre (panel superior), y diferencias de temperatura entre las situaciones bajo cobertura y pleno sol (panel inferior). a) año 2005 y b) año 2006. La línea continua fina indica la evolución en el testigo a pleno sol, la línea punteada corresponde a la situación bajo cobertura de 350 árboles ha<sup>-1</sup> y la línea continua gruesa, bajo cobertura de 500 árboles ha<sup>-1</sup>. (■) 350 árboles ha<sup>-1</sup> y (◇) 500 árboles ha<sup>-1</sup>.
- Figura 2.4.** ..... 26  
Evolución de la temperatura del aire (°C) durante los meses de febrero y marzo (panel superior), y diferencias de déficit de presión de vapor (kPa) entre las situaciones bajo cobertura y pleno sol (panel inferior). a) año 2006 y b) año 2007. La línea continua fina indica la evolución en el testigo a pleno sol, la línea punteada corresponde a la situación bajo cobertura de 350 árboles ha<sup>-1</sup> y la línea continua gruesa, bajo cobertura de 500 árboles ha<sup>-1</sup>. (■) 350 árboles ha<sup>-1</sup> y (◇) 500 árboles ha<sup>-1</sup>.
- Figura 2.5.** ..... 27  
Precipitación (mm) caída por mes durante las temporadas de crecimiento (octubre-abril) de los años 2004 a 2007 en la Ea. Lemu Cuyen (40°30'S, 71°10'W), Valle de Meliquina, provincia de Neuquén. La línea punteada indica el promedio mensual histórico (23 años precedentes) en San Carlos de Bariloche, localidad situada a 70 km del área de estudio. Las barras faltantes indican la ausencia de precipitación en ese mes (Oct, Dic y Ene 2004-05 y Mar 2005-06).
- Figura 2.6.** ..... 28  
Evolución del contenido volumétrico de agua en suelo (%Vol) en los diferentes niveles de cobertura arbórea (testigo a pleno sol, 350 y 500 árboles ha<sup>-1</sup>) a distintas profundidades, 0-20, 40-60 y 100-120 cm. Cada punto representa el promedio (n = 9-12 para 0-20 cm y n= 5-6 para el resto de las profundidades) de una medición mensual durante los meses de la temporada de crecimiento (octubre a abril) entre los años 2004 y 2007 en la Ea. Lemu Cuyen (40°30'S, 71°10'W), Valle de Meliquina, provincia de Neuquén. La línea punteada horizontal de las primeras tres figuras indica el contenido volumétrico de agua en suelo correspondiente al punto de marchitez permanente (PP, 12% Vol). Las barras de error indican el error estándar de cada estimación.
- Figura 2.7.** ..... 34  
Crecimiento compensatorio de las temporadas 2005-06 y 2006-07. Producción de materia seca de hojas verdes (MSV g) al final de la temporada de crecimiento en plantas sin defoliación (●) y defoliadas (○) con baja frecuencia e intensidad (remoción del 50% de la materia seca verde al inicio de la temporada). La línea punteada indica la compensación completa.
- Figura 3.1.** ..... 46  
Número de pulsos de radiación directa por día (frecuencia) e intensidad (μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) distribuidos en clases de 5 minutos de duración. La frecuencia representa el promedio diario a lo largo de la temporada de crecimiento. La línea punteada horizontal indica el punto de saturación lumínica (750 μmol fotones m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) del aparato fotosintético de *F. pallelescens* (Fernández et al. 2006b).
- Figura 3.2.** ..... 50  
Evolución del contenido volumétrico de agua en suelo en el horizonte superficial (0-20 cm) en relación a la precipitación diaria (mm) para los niveles de cobertura, testigo a pleno sol (○), 350 árboles ha<sup>-1</sup> (■) y



500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $\diamond$ ) en la temporada (Octubre a Abril) 2004-05 y 2005-06 en la Ea. Lemu Cuyen ( $40^{\circ}30'S$ ,  $71^{\circ}10'W$ ), Valle de Meliquina, provincia de Neuquén. Letras diferentes indican diferencias significativas en el contenido volumétrico de agua en suelo (ANOVA,  $p < 0,05$ ,  $n = 9-12$ ).

**Figura 3.3.** ..... 53

Tasa de fotosíntesis neta a saturación ( $Pn_{sat}$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en función de la conductancia estomática ( $g_s$ ,  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) para plantas de *Festuca pallescens*: a) sin defoliación, ( $\circ$ ) testigo a pleno sol ( $r^2 = 0,86$ ;  $EEE = 1,93$ ; línea punteada), ( $\blacksquare$ ) bajo cobertura de 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $r^2 = 0,58$ ;  $EEE = 2,84$ ; línea continua negra) y ( $\diamond$ ) 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $r^2 = 0,63$ ;  $EEE = 2,73$ ; línea continua gris) y b) defoliadas con baja frecuencia e intensidad (remoción del 50% de biomasa verde al comienzo de la temporada de crecimiento), ( $\circ$ ) testigo a pleno sol ( $r^2 = 0,81$ ;  $EEE = 2,51$ ; línea punteada), ( $\blacksquare$ ) bajo cobertura de 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $r^2 = 0,64$ ;  $EEE = 2,77$ ; línea continua negra) y ( $\diamond$ ) 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $r^2 = 0,73$ ;  $EEE = 2,00$ ; línea continua gris). Las mediciones se realizaron a campo en un gradiente de temperatura ( $4,7-38,5^{\circ}\text{C}$ ) y de estrés hídrico ( $\psi_p$  e/ -0,6 y -2,3 MPa).

**Figura 3.4.** ..... 54

Eficiencia instantánea en el uso del agua ( $EUA$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{mol H}_2\text{O}^{-1}$ ) en función de la conductancia estomática ( $g_s$ ,  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) para plantas de *Festuca pallescens*: a) sin defoliación, ( $\circ$ ) testigo a pleno sol ( $r^2 = 0,39$ ;  $EEE = 15,6$ ; línea punteada), ( $\blacksquare$ ) bajo cobertura de 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $r^2 = 0,13$ ;  $EEE = 24,1$ ; línea continua negra) y ( $\diamond$ ) 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $r^2 = 0,11$ ;  $EEE = 26,7$ ; línea continua gris) y b) defoliadas con baja frecuencia e intensidad (remoción del 50% de biomasa verde al comienzo de la temporada de crecimiento), ( $\circ$ ) testigo a pleno sol ( $r^2 = 0,31$ ;  $EEE = 13,5$ ; línea punteada), ( $\blacksquare$ ) bajo cobertura de 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $r^2 = 0,43$ ;  $EEE = 20,4$ ; línea continua negra) y ( $\diamond$ ) 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $r^2 = 0,45$ ;  $EEE = 19,4$ ; línea continua gris). Las mediciones se realizaron a campo en un gradiente de temperatura ( $4,7-38,5^{\circ}\text{C}$ ) y de estrés hídrico ( $\psi_p$  e/ -0,6 y -2,3 MPa).

**Figura 3.5.** ..... 55

Fotosíntesis compensatoria relativa ( $Pn$  compensatoria) en función de los días de rebrote para plantas defoliadas (remoción del 50% de la biomasa verde) de *Festuca pallescens* en el ( $\circ$ ) testigo a pleno sol ( $R^2 = 0,35$ ,  $EEE = 0,33$ , línea continua gruesa), bajo cobertura de ( $\blacksquare$ ) 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $R^2 = 0,23$ ,  $EEE = 0,30$ , línea continua fina) y ( $\diamond$ ) 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $R^2 = 0,53$ ,  $EEE = 0,23$ , línea punteada).

**Figura 3.6.** ..... 56

Evolución de la conductancia estomática ( $g_s$ ,  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en relación a los días de rebrote post-defoliación para plantas defoliadas (remoción del 50% de la biomasa verde) de *Festuca pallescens* en el ( $\circ$ ) testigo a pleno sol ( $R^2 = 0,7$ ,  $EEE = 0,08$ , línea continua gruesa), bajo cobertura de ( $\blacksquare$ ) 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $r^2 = 0,15$ ,  $EEE = 0,03$ , línea continua fina) y ( $\diamond$ ) 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $R^2 = 0,9$ ,  $EEE = 0,03$ , línea punteada).

**Figura 3.7.** ..... 57

Evolución de la eficiencia instantánea en el uso del agua ( $EUA$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{mol H}_2\text{O}^{-1}$ ) en relación a los días de rebrote post-defoliación para plantas defoliadas (remoción del 50% de la biomasa verde) de *Festuca pallescens* en el ( $\circ$ ) testigo a pleno sol ( $R^2 = 0,7$ ,  $EEE = 0,08$ , línea continua gruesa), bajo cobertura de ( $\blacksquare$ ) 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $R^2 = 0,15$ ,  $EEE = 0,03$ , línea continua fina) y ( $\diamond$ ) 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $R^2 = 0,9$ ,  $EEE = 0,03$ , línea punteada).

**Figura 3.8.** ..... 58

Variación relativa de: a) tasa de fotosíntesis neta a saturación ( $Pn_{sat}$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y b) conductancia estomática ( $g_s$ ,  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), en respuesta a un pulso saturante de radiación fotosintéticamente activa ( $1800 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) aplicado de manera continua durante 20 min sobre hojas ( $n = 3$ ) de *F. pallescens* de plantas bajo cobertura arbórea. Induc. Leve: columnas negras, plantas con inducción previa leve ( $Pn_{sat} = 3,6 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), Induc. Intermedia: columnas blancas, plantas con inducción previa intermedia ( $Pn_{sat} = 8,3 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e Induc. Plena: columnas grises, plantas plenamente inducidas ( $Pn_{sat} = 16,9 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

**Figura 3.9.** ..... 58

Dinámica de activación y desactivación de la tasa de fotosíntesis neta a saturación ( $Pn_{sat}$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en respuesta a una secuencia de 5 min de un pulso saturante de radiación fotosintéticamente activa ( $1800 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), 60 min de sombra ( $< 300 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y nuevamente, 15 min de pulso saturante. Cada punto representa el promedio de hojas ( $n = 3$ ) de *F. pallescens* en el testigo a pleno sol ( $\blacksquare$ ) sin defoliación y con ( $\square$ ) 45 días de rebrote post-defoliación.

- Figura 4.1.** ..... 68  
Hipérbola no rectangular de respuesta de la tasa de fotosíntesis bruta ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) a la radiación fotosintéticamente activa ( $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , RFA).  $P_{max}$  es la tasa de fotosíntesis bruta a saturación,  $\alpha$  es el rendimiento cuántico aparente o la eficiencia en el uso de radiación incidente ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$  RFA) y  $\theta$  es la curvatura (convexidad, adimensional).
- Figura 4.2.** ..... 78  
Respuesta de la tasa de fotosíntesis bruta ( $P$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) a la radiación fotosintéticamente activa (RFA,  $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en hojas de *Festuca pallescens*. Todos los datos son en condiciones no limitantes de temperatura (18-26 °C), estrés hídrico ( $\psi_p > -0.6$  MPa) y contenido foliar de N (>10 g N kg<sup>-1</sup>MS) en plantas creciendo en el tetigo a pleno sol (n= 5).
- Figura 4.3.** ..... 79  
Tasa relativa de fotosíntesis neta a saturación para hojas de *F. pallescens* creciendo a campo ( $P_{max,r} = 1 = 20,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en función de la temperatura de la hoja (°C) ajustado a un modelo de Gauss ( $R^2 = 0,84$ ; EEE = 0,110; línea fina) y a un modelo de regresión segmentada (broken stick, línea gruesa) con extrapolación a  $P_{max,r} = 0$  (línea punteada). Todos los datos son en condiciones no limitantes de estrés hídrico ( $\psi_p > -0.6$  MPa), irradiancia (RFA >1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y contenido foliar de N (>10 g N kg<sup>-1</sup>MS).
- Figura 4.4.** ..... 80  
Tasa relativa de fotosíntesis neta a saturación ( $P_{max,r} = 1 = 20,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) para hojas de *F. pallescens* creciendo a campo en función de la conductancia estomática relativa ( $g_{s,r} = 1 = 0,23 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en un rango de temperatura de la hoja entre 4,7 y 38,5°C bajo condiciones no limitantes de estrés hídrico ( $\psi_p > -0.6$  MPa), irradiancia (RFA >1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y contenido foliar de N (>10 g N kg<sup>-1</sup>MS).
- Figura 4.5.** ..... 80  
Tasa relativa de fotosíntesis neta a saturación ( $P_{max,r} = 1 = 20,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) para hojas de *F. pallescens* creciendo a campo en función de la concentración intercelular de CO<sub>2</sub> ( $C_i$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol aire}^{-1}$ ) para temperaturas de la hoja entre 4,7 y 20,2°C (línea continua) y entre 21,8 y 38,5°C (línea punteada) bajo condiciones no limitantes de estrés hídrico ( $\psi_p > -0.6$  MPa), irradiancia (RFA >1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y contenido foliar de N (>10 g N kg<sup>-1</sup>MS).
- Figura 4.6.** ..... 81  
Tasa relativa de fotosíntesis neta a saturación ( $P_{max,r} = 1 = 20,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) para hojas de *F. pallescens* creciendo en el pastizal abierto (Testigo a pleno sol) y en el experimento en condiciones semi-controladas en función del potencial hídrico de pre-alba (MPa). En todos los casos, las mediciones se realizaron bajo condiciones no limitantes de temperatura (18,4 a 26°C) e irradiancia (RFA >1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Modelo potencial ( $R^2 = 0,90$ ; ESE = 0,093, línea fina) y modelo de regresión segmentada (broken stick, línea gruesa).
- Figura 4.7.** ..... 82  
Hipérbola no-rectangular de respuesta de la tasa de fotosíntesis bruta ( $P$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) a la radiación fotosintéticamente activa ( $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , RFA) para plantas de *Festuca pallescens* sin defoliación. Cada punto en la curva representa la respuesta promedio (n=5) de plantas del (○) testigo a pleno sol ( $R^2 = 0,92$ ; línea continua fina), bajo cobertura de (■) 350 árboles ha<sup>-1</sup> ( $R^2 = 0,91$ ; línea punteada) y (◇) 500 árboles ha<sup>-1</sup> ( $R^2 = 0,96$ ; línea continua gruesa) en condiciones no limitantes de temperatura (18,4-26°C) y estrés hídrico ( $\psi_p > -0,6$  MPa).
- Figura 4.8.** ..... 84  
Relación entre valores estimados (est) y observados (obs) de tasa de fotosíntesis neta máxima ( $P_{max}$ ) para *F. pallescens* en condiciones de campo. Hojas bajo condiciones limitantes: temperatura (rombos abiertos), escasez de agua (triángulo cerrado), ambientes sombreados (circulo cerrado), ambientes sombreados y escasez de agua (cuadrado cerrado), temperatura y escasez de agua (círculos abiertos), temperatura, escasez de agua y ambientes sombreados (cuadrado abierto) y en condiciones no limitantes (guión).
- Figura 4.9.** ..... 84  
Residuales entre valores observados y valores simulados de la tasa de fotosíntesis neta máxima ( $P_{max}$ ) para *F. pallescens*. Hojas bajo condiciones limitantes de: temperatura (rombos abiertos), agua (triángulo cerrado), luz o ambientes sombreado (circulo cerrado), luz y agua (cuadrado cerrado), temperatura y

agua (círculos abiertos) y temperatura, agua y luz (cuadrado abierto). La línea continua indica la interacción entre variables, principalmente entre temperatura y agua.

**Figura 4.10.** ..... 85

a) Rendimiento cuántico aparente relativo ( $\alpha_r = 1 = 0,06 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ RFA}$ ) en función de la temperatura de la hoja ( $^{\circ}\text{C}$ ) ajustado a un modelo de Gauss ( $R^2 = 0,73$ ;  $\text{EEE} = 0,110$ ; línea continua) para *F. palleescens* creciendo en el testigo a pleno sol. Todos los datos son en condiciones no limitantes de estrés hídrico ( $\psi_p > -0.6 \text{ MPa}$ ) y contenido foliar de N ( $>10 \text{ g N kg}^{-1} \text{ MS}$ ). b) Rendimiento cuántico aparente relativo ( $\alpha_r = 1 = 0,06 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ RFA}$ ) en función del potencial hídrico en pre-alba (MPa) ajustado a un modelo lineal ( $r^2 = 0,0002$ ;  $\text{EEE} = 0,16$ ; línea continua) para *F. palleescens* creciendo a campo en el testigo a plenos sol. Todos los datos son en condiciones no limitantes de temperatura ( $18,4 - 26 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ). c) Rendimiento cuántico aparente relativo ( $\alpha_r = 1 = 0,08 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ RFA}$ ) en función del ambiente lumínico de crecimiento (1-GSF,  $R^2 = 0,50$ ;  $\text{EEE} = 0,18$ ; línea continua) para *F. palleescens* creciendo a campo. Todos los datos corresponden a condiciones no limitantes de estrés hídrico ( $\psi_p > -0.6 \text{ MPa}$ ) y de temperatura ( $18,4 - 26 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ).

**Figura 4.11.** ..... 86

a) Curvatura relativa ( $\theta_r = 1 = 0,90$  adimensional) en función de la temperatura de la hoja ( $^{\circ}\text{C}$ ) ajustado a un modelo lineal ( $r^2 = 0,037$ ;  $\text{EEE} = 0,10$ ; línea continua) para *F. palleescens* creciendo en el testigo a pleno sol. Todos los datos corresponden a condiciones no limitantes de estrés hídrico ( $\psi_p > -0.6 \text{ MPa}$ ) y contenido foliar de N ( $>10 \text{ g N kg}^{-1} \text{ MS}$ ). b) Curvatura relativa ( $\theta_r = 1 = 0,90$  adimensional) en función del potencial hídrico en pre-alba (MPa) ajustado a un modelo lineal ( $r^2 = 0,065$ ;  $\text{EEE} = 0,13$ ; línea continua) para *F. palleescens* creciendo en el testigo a pleno sol. Todos los datos son en condiciones no limitantes de temperatura ( $18,4 - 26 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ). c) Curvatura relativa ( $\theta_r = 1 = 0,90$  adimensional) en función del ambiente lumínico de crecimiento (1-GSF) ajustado a un modelo lineal ( $r^2 = 0,15$ ;  $\text{EEE} = 0,09$ ; línea continua) para *F. palleescens* creciendo a campo. Todos los datos son en condiciones no limitantes de estrés hídrico ( $\psi_p > -0.6 \text{ MPa}$ ) y de temperatura ( $18,4 - 26 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ).

**Figura 4.12.** ..... 87

a) Tasa de respiración en oscuridad relativa ( $Ro_r = 1 = -3,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en función de la temperatura de la hoja ( $^{\circ}\text{C}$ ) ajustado a un modelo lineal ( $r^2 = 0,83$ ;  $\text{EEE} = 0,12$ ; línea continua) para *F. palleescens* creciendo en el testigo a pleno sol. Todos los datos son en condiciones no limitantes de estrés hídrico ( $\psi_p > -0.6 \text{ MPa}$ ) y contenido foliar de N ( $>10 \text{ g N kg}^{-1} \text{ MS}$ ). b) Tasa de respiración en oscuridad relativa ( $Ro_r = 1 = -3,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en función del potencial hídrico en pre-alba (MPa) ajustado a un modelo lineal ( $r^2 = 0,21$ ;  $\text{EEE} = 1,08$ ; línea continua) para *F. palleescens* creciendo en el testigo a pleno sol. Todos los datos son en condiciones no limitantes de temperatura ( $18,4 - 26 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ) e irradiancia (RFA  $>1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). c) Tasa de respiración en oscuridad relativa ( $Ro_r = 1 = -3,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en función del ambiente lumínico de crecimiento (1-GSF) ajustado a un modelo lineal ( $r^2 = 0,01$ ;  $\text{EEE} = 0,32$ ; línea continua) para *F. palleescens* creciendo a campo. Todos los datos son en condiciones no limitantes de estrés hídrico ( $\psi_p > -0.6 \text{ MPa}$ ) y de temperatura ( $18,4 - 26 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ).

**Figura 4.13.** ..... 88

Relación entre valores estimados (est) y observados (obs) de tasa de fotosíntesis bruta ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) para *F. palleescens* en condiciones de campo. Hojas bajo condiciones limitantes: temperatura (rombos abiertos), temperatura y escasez de agua (círculos abiertos), temperatura, escasez de agua y ambientes sombreados (cuadrado abierto).

**Figura 4.14.** ..... 89

Residuales entre valores observados y valores simulados de la tasa de fotosíntesis bruta ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) para *F. palleescens*. Hojas bajo condiciones limitantes: temperatura (rombos abiertos), temperatura y escasez de agua (círculos abiertos), temperatura, escasez de agua y ambientes sombreados (cuadrado abierto).

**Figura 5.1.** ..... 99

Relación entre el contenido volumétrico de agua en suelo (%Vol) y el potencial hídrico en pre-alba (MPa) para plantas de *F. palleescens* en el testigo a pleno sol ( $\circ$ , línea continua gruesa,  $R^2 = 0,64$ ;  $\text{EEE} = 0,27$ ), bajo cobertura de 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $\blacksquare$ , línea continua fina,  $R^2 = 0,56$ ;  $\text{EEE} = 0,16$ ) y 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $\diamond$ , línea punteada,  $R^2 = 0,54$ ;  $\text{EEE} = 0,20$ ).

- Figura 5.2.** ..... 100  
Estimación de la asimilación diaria de CO<sub>2</sub> (gCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>) para hojas de *F. pallescens* en el testigo a pleno sol (línea continua gruesa), bajo 350 árboles ha<sup>-1</sup> (línea continua fina) y bajo 500 árboles ha<sup>-1</sup> (línea punteada) durante la temporada húmeda 2005-06 en la Ea. Lemú Cuyen, PN Lanín, Neuquén.
- Figura 5.3.** ..... 100  
Diferencia absoluta de asimilación diaria de CO<sub>2</sub> (gCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>) simulada en una hoja de *F. pallescens* bajo (■) 350 árboles ha<sup>-1</sup> y (◇) 500 árboles ha<sup>-1</sup> respecto a una hoja en el testigo a pleno sol.
- Figura 5.4.** ..... 101  
Proporción de asimilación diaria de CO<sub>2</sub> (%) de una hoja de *F. pallescens* bajo (■) 350 árboles ha<sup>-1</sup> y (◇) 500 árboles ha<sup>-1</sup> respecto a una hoja en el testigo a pleno sol.
- Figura 5.5.** ..... 101  
Dinámica de las diferencias de asimilación diaria de CO<sub>2</sub>, absolutas (gCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>, líneas punteadas) y relativas (%), entre hoja de *F. pallescens* bajo (■) 350 árboles ha<sup>-1</sup> y (◇) 500 árboles ha<sup>-1</sup> y en el testigo a pleno sol.
- Figura 5.6.** ..... 103  
Simulación de la asimilación diaria de CO<sub>2</sub> (gCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>) de hojas de *F. pallescens* en el testigo a pleno sol (○). La línea continua representa la evolución del contenido volumétrico de agua en suelo (R<sup>2</sup>= 0,95, EEE= 1,3). La línea punteada gruesa indica la evolución de la temperatura del aire (R<sup>2</sup>= 0,71, EEE= 3,18). La línea punteada horizontal señala el límite del percentil 90, los puntos de asimilación de CO<sub>2</sub> situados por sobre esta línea son los que definen el periodo de “máximo transitorio”.
- Figura 5.7.** ..... 103  
Simulación de la asimilación diaria de CO<sub>2</sub> (gCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>) de hojas de *F. pallescens* en el tratamiento 350 árboles ha<sup>-1</sup> (■). La línea continua representa la evolución del contenido volumétrico de agua en suelo (R<sup>2</sup>= 0,91, EEE= 2,3). La línea punteada gruesa indica la evolución de la temperatura del aire (R<sup>2</sup>= 0,71, EEE= 2,93). La línea punteada horizontal señala el límite del percentil 90, los puntos de asimilación de CO<sub>2</sub> situados por sobre esta línea son los que definen el periodo de “máximo transitorio”.
- Figura 5.8.** ..... 104  
Simulación de la asimilación diaria de CO<sub>2</sub> (gCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>) de hojas de *F. pallescens* en el tratamiento 500 árboles ha<sup>-1</sup> (◇). La línea continua representa la evolución del contenido volumétrico de agua en suelo ajustado a un modelo no lineal asimétrico LogNormal (R<sup>2</sup>= 0,92, EEE= 1,9). La línea punteada gruesa indica la evolución de la temperatura del aire ajustada a un modelo no lineal Pearson IV (R<sup>2</sup>= 0,68, EEE= 2,68). La línea punteada horizontal señala el límite del percentil 90, los puntos de asimilación de CO<sub>2</sub> situados por sobre esta línea son los que definen el periodo de “máximo transitorio”.
- Figura 5.9.** ..... 104  
Asimilación diaria de CO<sub>2</sub> simulada en hojas de *F. pallescens* del testigo a pleno sol con condiciones ambientales bajo cobertura de 350 (línea continua) y 500 árboles ha<sup>-1</sup> (línea punteada) en relación a la simulación de la asimilación de CO<sub>2</sub> de hojas del testigo a pleno sol en condiciones ambientales del testigo a pleno sol (línea horizontal en 0).

## ABREVIATURAS

- AFE*: Área foliar específica ( $\text{cm}^2 \text{ g}_{\text{hoja}}^{-1}$ )
- AIC*: Criterio de información de Akaike
- ANOVA*: Análisis de varianza
- C<sub>i</sub>*: Concentración subestomática o intercelular de  $\text{CO}_2$
- CR*: Crecimiento relativo
- DPV*: Déficit de presión de vapor (kPa)
- EE*: Error standard
- EEE*: Error estándar de la estimación
- ETR*: Tasa de transporte de electrones
- EUA*: Eficiencia instantánea en el uso del agua ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$ )
- gMSV*: Materia seca de hojas verdes (g)
- %MSV*: Porcentaje de materia seca de hojas verdes
- GSF*: Global Site Factor o proporción de la radiación total que alcanza el suelo
- gs*: Conductancia estomática ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )
- gs<sub>r</sub>*: Conductancia estomática relativa (entre 0 y 1)
- HM*: Número relativo de hojas verdes por macollo
- I<sub>i</sub>*: Radiación incidente, variable de la hipérbola no-rectangular ( $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  RFA)
- IR*: Incremento relativo de las hojas
- MN*: Macollaje neto relativo
- P*: Tasa de fotosíntesis bruta ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )
- P<sub>n</sub>*: Tasa de fotosíntesis neta ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )
- P<sub>n<sub>sat</sub></sub>*: Tasa de fotosíntesis neta a saturación ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )
- P<sub>max</sub>*: Tasa de fotosíntesis a saturación, parámetro de la hipérbola no-rectangular ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )
- P<sub>max<sub>r</sub></sub>*: Tasa de fotosíntesis a saturación relativa (entre 0 y 1)
- P<sub>n</sub> compensatoria*: Tasa de fotosíntesis neta compensatoria (%)
- RFA*: Radiación fotosintéticamente activa (400-700 nanómetros)
- RMSD*: Raíz del cuadrado medio de la desviación
- Ro*: Tasa de respiración en oscuridad, RFA= 0 ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )
- Ro<sub>r</sub>*: Tasa de respiración en oscuridad relativa (entre 0 y 1)
- TCA*: Tasa de crecimiento absoluta o producción de biomasa (g)
- TCR*: Tasa de crecimiento relativo ( $\text{gMS final gMS inicial}^{-1}$ )

TDR: Método de medición del contenido de agua en suelo por reflectometría de dominio temporal

$\alpha$ : Rendimiento cuántico aparente o eficiencia en el uso de la radiación parámetro de la hipérbola no-rectangular ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol fotones}^{-1}$ )

$\alpha_r$ : Rendimiento cuántico aparente relativo (entre 0 y 1)

$\theta$ : Curvatura de la hipérbola no-rectangular (adimensional)

$\theta_r$ : Curvatura relativa (entre 0 y 1)

$\Psi_p$ : Potencial hídrico en pre-alba (MPa)

**Título:** Efecto interactivo de la defoliación del estrato herbáceo y la cobertura del estrato arbóreo sobre el crecimiento del estrato herbáceo en sistemas silvopastoriles

## RESUMEN

El crecimiento demográfico y las actuales y futuras consecuencias del cambio climático hacen necesario maximizar la eficiencia productiva y ambiental de los sistemas de producción agrícola. Los sistemas silvopastoriles forman parte de las prácticas agroecológicas que permiten cumplir con este objetivo a partir de la sinergia lograda al complementar la actividad ganadera con la forestal a nivel de predio. La diversificación productiva provee al sistema alta estabilidad y resiliencia económica y ambiental. En el N.O. de Patagonia, lugar donde se desarrolló la presente tesis, los sistemas silvopastoriles basados en forestaciones de *Pinus ponderosa* implantadas sobre pastizales naturales de *Festuca pallescens* permitirían conjugar la tradicional ganadería extensiva con la incipiente actividad forestal. El desarrollo de sistemas silvopastoriles en base a estas especies será factible si el balance neto de las interacciones biológicas de competencia y facilitación entre ambos componentes es neutro o positivo.

El aprovechamiento forrajero del pastizal, objetivo primario de la producción herbácea en los sistemas silvopastoriles, implica considerar el efecto de la defoliación. La defoliación, al disminuir la biomasa aérea, provoca cambios en la disponibilidad de luz y en las señales lumínicas que la planta percibe, disminuye la transpiración y puede atenuar el estrés hídrico. La presencia del estrato arbóreo en los sistemas silvopastoriles también actúa sobre la disponibilidad de luz y el estado hídrico de las plantas del estrato herbáceo. Dependiendo del tamaño de los árboles y el manejo silvícola aplicado, la cantidad y calidad de luz que alcanza el sotobosque disminuyen. Asimismo, los árboles pueden competir por el agua disponible en suelo o disminuir la demanda atmosférica que experimentan los pastos por efecto del sombreado. El resultado neto de ambos efectos determinará el estado hídrico de las plantas del estrato herbáceo.

Posiblemente debido a que la ganadería se desarrolla en zonas abiertas, el efecto interactivo de la defoliación del estrato herbáceo y la cobertura del estrato arbóreo ha recibido limitada atención. Con el objetivo de avanzar en el conocimiento de esta interacción fundamental para el desarrollo de los sistemas silvopastoriles, se evaluó el efecto interactivo de distintas intensidades y frecuencias de defoliación y los cambios microambientales producidos por plantaciones de distinta densidad de *P. ponderosa* y pastizal a cielo abierto, sobre la magnitud y el período de crecimiento de *F. pallescens*. Se puso especial énfasis en explorar los mecanismos ecofisiológicos que subyacen a las respuestas observadas y en modelar la relación de los cambios microambientales con los procesos fisiológicos vinculados a la ganancia de carbono, especialmente la tasa de fotosíntesis a nivel de hoja.

La principal hipótesis planteada en este trabajo de tesis propone que los cambios morfofisiológicos provocados por la defoliación del estrato herbáceo son capaces de incrementar los efectos positivos y disminuir los efectos negativos provocados por el estrato arbóreo en sistemas silvopastoriles. La confirmación de esta hipótesis demanda verificar la existencia de efectos positivos y negativos provocados por el estrato arbóreo



sobre el estrato herbáceo para luego probar que la defoliación aumenta los primeros y disminuye los últimos.

Los resultados alcanzados indican potenciales efectos netos de competencia por agua en suelo en el horizonte superficial entre los árboles y los pastos en temporadas secas y un efecto facilitador de coberturas arbóreas superiores al 50% en temporadas húmedas. Se pudieron probar además, efectos positivos sobre la temperatura del aire en invierno, atemperando las marcas mínimas y en verano, por disminución de las máximas.

Probados los efectos positivos y negativos producidos por la cobertura arbórea sobre las plantas del estrato herbáceo, la hipótesis sugería que las plantas defoliadas podían aprovechar de mejor manera los efectos positivos y evitar los negativos respecto a las plantas sin defoliación. Los resultados indican que las plantas defoliadas con baja frecuencia (un corte al comienzo de la temporada de crecimiento) bajo cobertura arbórea del 40-50% presentaron crecimiento relativo aéreo acumulado (variable referida al área foliar) y tasa de crecimiento relativo aéreo (variable referida a la biomasa) igual o superior a las plantas defoliadas a pleno sol. Sin embargo, aumentos de cobertura arbórea a niveles próximos al 80%, provocaron una reducción en la producción de materia seca aérea y en la tasa de crecimiento relativo de plantas defoliadas bajo cobertura respecto a las de pleno sol. La escasez de radiación en este nivel de cobertura arbórea comprometería la ganancia de carbono y la generación de reservas suficientes para promocionar el inmediato rebrote post-defoliación.

Las plantas sin defoliación bajo cobertura arbórea mostraron menor crecimiento relativo acumulado, igual tasa de crecimiento relativo en biomasa, y menor o igual producción de materia seca que las plantas sin defoliación a pleno sol. Es decir, bajo cobertura arbórea el resultado neto de las interacciones de competencia y facilitación para las plantas sin defoliación fue neutro o negativo, mientras que en base al crecimiento relativo acumulado, las plantas defoliadas con baja frecuencia presentaron un resultado neto de las interacciones neutro o positivo. Asimismo, el crecimiento relativo acumulado en área foliar de las plantas defoliadas bajo cobertura arbórea fue superior al de las plantas sin defoliación. Considerando esta última variable, los resultados obtenidos ante defoliaciones de baja frecuencia estarían apoyando la hipótesis planteada; la defoliación logró incrementar los efectos positivos y/o disminuir los efectos negativos producidos por el estrato arbóreo. Sin embargo, si se contempla la tasa de crecimiento relativo en biomasa o la producción de biomasa aérea (en valor absoluto), se debería rechazar la hipótesis.

Las hojas de *F. pallescens* de los tratamientos forestados presentaron cierta plasticidad fisiológica y anatómica a bajos niveles de irradiancia. La tasa de fotosíntesis neta a saturación disminuyó, aumentó el rendimiento cuántico aparente, decreció la tasa de respiración en oscuridad y se probaron aumentos en el área foliar específica y disminución de la densidad estomática. La defoliación en sí misma no afectó la tasa de fotosíntesis neta a saturación en *F. pallescens*. Sin embargo, en términos relativos y contemplando los días de rebrote post-defoliación, las hojas de las plantas defoliadas alcanzaron tasas de fotosíntesis neta superiores a las plantas sin defoliación evidenciando lo que se conoce como fotosíntesis compensatoria.



La tasa de fotosíntesis neta y bruta en *F. pallescens* se pudo modelar en función de tres factores ambientales (temperatura, estado hídrico y ambiente lumínico) como funciones individuales. Aplicando el modelo de fotosíntesis desarrollado, se observa que los efectos positivos provocados por el *P. ponderosa* sobre *F. pallescens* se logran bajo niveles elevados de competencia por radiación impidiendo que se reflejen plenamente sobre el periodo de crecimiento de las plantas bajo cobertura arbórea. Es por ello, que no existiría como se esperaba una ampliación del periodo de crecimiento bajo cobertura.

El desarrollo de sistemas silvopastoriles como los propuestos en esta tesis forma parte de las innovaciones tecnológicas plausibles de ser aplicadas para lograr la complementación de la actividad ganadera y forestal en la Patagonia Andina. En términos biológico-productivos, los sistemas silvopastoriles conformados por *P. ponderosa* y *F. pallescens* serían viables evitando superar el 50% de cobertura arbórea mediante un correcto manejo silvícola.

**Palabras claves:** Interacciones biológicas, *Festuca pallescens*, *Pinus ponderosa*, modelo de fotosíntesis, tasa de crecimiento, fotosíntesis compensatoria, máximo transitorio

## ABSTRACT

Silvopastoral systems are agroecological practices that maximize production and environmental efficiency of agricultural production systems necessary to cope with future population growth and climate change scenario. In North-Western Patagonia, where this thesis was developed, silvopastoral systems based on afforestation of *Pinus ponderosa* and *Festuca pallelescens* grasslands would combine traditional ranching with the emerging forestry sector. The productive diversification provides high system stability and environmental and economic resilience at the farm level. Silvopastoral systems developed based on these species will be feasible if the net balance of the biological interactions (competition and facilitation) between the two components is neutral or positive.

The forage harvesting, primary objective of silvopastoral systems production, involves considering the interactive effect of defoliation and tree canopy cover. This interaction records limited attention in the literature. In a field factorial experiment, interactive effect of different intensities and frequencies of defoliation and microenvironmental changes produced by different density of *P.ponderosa* plantations and open grasslands areas over the magnitude and the period of growth of *F. pallelescens*, was evaluated. Special emphasis was placed on exploring the ecophysiological mechanisms underlying the responses and models the relationship between microenvironmental changes and physiological processes related to carbon gain, especially, the net photosynthetic rate at the leaf level.

The main hypothesis of this thesis proposes that morphophysiological changes caused by defoliation over the herbaceous layer are able to increase the positive and reduce the negative effects caused by the tree layer in silvopastoral systems. This hypothesis demanded to verify the existence of positive and negative effects caused by the tree layer on the herbaceous layer and then prove that the defoliation increases the positive effects and decreases the negative one.

The results indicate a potential competition effect for soil water content in the upper horizon between the trees and grasses in dry seasons and a potential facilitation effect of 50% tree canopy cover in wet seasons. It could also prove positive effects on air temperature in winter and summer by decreasing the minimum and the maximum values.

Tested positive and negative effects caused by tree canopy cover on herbaceous plants, the hypothesis suggested that defoliated plants could make better use of the positive effects and avoid negative ones than plants without defoliation. The results indicate that the low frequency defoliated plants (one cut in the growing season) under 40-50% of tree canopy cover had a relative growth (variable referring to leaf area) and relative growth rate (variable referred to the biomass) equal or greater than defoliated plants in full sun. However, tree canopy cover increases to levels close to 80%, caused a reduction in the aerial dry matter production and relative growth rate of defoliated plants under cover in respect of the full sun. The scarcity of radiation at this tree cover level would limit carbon gain and the reserve generation to promote the immediate post-defoliation regrowth. Undefoliated plants under tree canopy cover showed lower

cumulative relative growth and less or equal dry matter production without defoliation plants in full sun. Thereby, under tree cover the net effect of the interactions for plants without defoliation was neutral or negative, while based on cumulative relative growth, the low frequency defoliated plants showed a positive or neutral effect. Also, the relative growth of defoliated plants under tree cover was higher than plants without defoliation. Considering this response variable, the results obtained at low frequency defoliation would support the hypothesis, the defoliation was able to increase the positive and/or reduce the negative effects produced by the tree layer. However, considering relative growth rate in biomass or biomass production (in absolute value), the hypothesis should be rejected.

The leaves of *F. pallescens* in forested treatments showed some physiological and anatomical plasticity at low irradiance levels. The net maximum photosynthetic rate, the respiration rate in darkness and stomatal density decreased. On the other hand, specific leaf area and apparent quantum yield increased. Defoliation itself did not affect net photosynthetic rate in *F. pallescens*. However, in relative terms and contemplating the regrowth days, leaves of defoliated plants reached greater net photosynthetic rates than plants without defoliation showing a compensatory photosynthesis.

The net and gross photosynthetic rate in *F. pallescens* could be modeled in terms of three environmental factors (temperature, water and light environment) as individual functions. Applying the photosynthesis model the growth period of *F. pallescens* was tested. The positive effects caused by *P. ponderosa* on *F. pallescens* were observed but that is achieved under elevated competition for radiation. For this reason, it was not possible to tests the extention of the growth period under tree cover.

Silvopastoral systems as proposed in this thesis are part of plausible technological innovations be applied to achieve complementation of livestock and forestry in Patagonia. In biological terms, silvopastoral systems integrated by *P. ponderosa* and *F. pallescens* be viable avoiding exceed 50% tree cover through proper silvicultural management.

**Key words:** Biological interactions, *Festuca pallescens*, *Pinus ponderosa*, photosynthesis models, relative growth rate, compensatory photosynthesis, transient maxima



# CAPITULO 1

## Introducción general







## 1.1 Marco conceptual

El crecimiento demográfico junto al aumento en los niveles de ingreso *per capita* y las actuales y futuras consecuencias del cambio climático sugieren la conveniencia de maximizar la eficiencia productiva y ambiental de los sistemas de producción agrícola (Matson et al. 1997, IPCC 2007, Herrero et al. 2010). El desafío es aumentar la producción por unidad de superficie y optimizar el uso del agua y los nutrientes aplicando prácticas de manejo sustentable para producir más alimentos manteniendo la misma superficie de tierras agrícolas (Steinfeld et al. 2006). La intensificación productiva (Green Revolution) de la segunda mitad del siglo pasado logró avances extraordinarios en el aumento de la producción basado en mejoramiento genético y aplicación de insumos en cantidad. Sin embargo, las consecuencias ambientales de continuar con estas prácticas pueden ser irreversibles (Tilman et al. 2002) y su replicabilidad a nivel global es cuestionada, especialmente en países en desarrollo donde en la actualidad existen las mayores demandas por alimentos (Royal Society 2009). Es necesario hacia el futuro, que la agricultura esté basada en prácticas agroecológicas apropiadas que brinden oportunidades a todos los tipos de productores y se puedan adaptar a las realidades locales (Royal Society 2009).

Los sistemas mixtos de producción forman parte de las prácticas agroecológicas que ofrecen claras oportunidades para cumplir con el desafío planteado. Los sistemas agrícola-ganaderos son una de las principales formas de agricultura en los países en desarrollo y en la actualidad generan la mitad de la producción mundial de cereales. Estos sistemas mejoran la productividad por unidad de superficie e incrementan la eficiencia en el uso de los recursos a partir de la sinergia entre ambas actividades productivas a nivel de predio (Herrero et al. 2010). Los sistemas agroforestales, una combinación de leñosas perennes con cultivos, pasturas y/o animales en la misma unidad de producción (ICRAF, Centro Mundial de Agroforestería), optimizan las interacciones biológicas creadas entre estos componentes, otorgando como resultado, una mayor eficiencia en la captura y utilización de los recursos (nutrientes, luz y agua) con el consecuente aumento de rendimiento (Gordon et al. 1997). Simultáneamente, la mayor diversidad estructural provee al sistema alta estabilidad y resiliencia ambiental y económica a nivel de sitio (Lefroy et al. 1999).

Las citadas características confieren a los sistemas agroforestales cierta complejidad en su manejo pero cuentan con el potencial de ser altamente replicables a nivel global. En países tropicales, debido a la alta densidad poblacional, al reducido tamaño de las unidades de producción y a la dificultad para acceder a los mercados, diversos sistemas agroforestales son aplicados para hacer frente a la pobreza y mejorar la seguridad alimentaria (Nair 2007). A diferencia de los países tropicales, donde el énfasis está puesto en el aporte socioeconómico de estos sistemas, en los países templados la protección ambiental y en alguna medida los retornos económicos son las principales motivaciones para el desarrollo de este tipo de sistemas (Nair 2007). Las prácticas agroforestales más reconocidas son los cultivos entre fajas de árboles, la formación de montes de reparo, las cortinas rompevientos y los sistemas silvopastoriles. Estos últimos son diseñados y manejados para la obtención de productos madereros y forraje para los animales (Williams et al. 1997, Moore y Bird 1997, Benavides et al. 2009, Rigueiro-Rodríguez et al. 2009).

En la región Andinopatagónica, lugar donde se desarrolló el presente trabajo de tesis, las actividades productivas tradicionales deberían mejorar su eficiencia ambiental

y productiva. La ganadería extensiva basada en pastoreo continuo o descansos rotativos con escaso manejo de la carga animal ha provocado pérdidas de cobertura vegetal, cambios en la abundancia de especies (disminución de las especies forrajeras) y ha incrementado la proporción de suelo desnudo, lo que favorece la erosión, con pérdidas de suelo y materia orgánica (León y Aguiar 1985, Soriano y Movia, 1986, Paruelo et al. 1993). La misma práctica ganadera en las zonas de bosque nativo o de ecotono estepa-bosque, pone en riesgo la regeneración natural de las especies arbustivas y arbóreas por efecto del ramoneo (Veblen y Lorenz 1988, Peri et al. 2006). La aplicación de sistemas de pastoreo intensivos, con rotaciones de los animales frecuentes y ajustes de cargas instantáneas, serían alternativas posibles para revertir la degradación de los pastizales naturales (Borrelli y Oliva, 2001).

El aprovechamiento maderero del bosque nativo, otra actividad productiva fundamental en el poblamiento de la cordillera patagónica, paulatinamente fue decayendo debido a la conformación de los Parques Nacionales, las crecientes presiones ambientales de la sociedad y la actividad turística (Laclau 1997). Esta circunstancia, sumada al crecimiento poblacional de las últimas décadas, provocó en la región un aumento en la demanda de madera y productos derivados. Frente a esta realidad, se comenzaron a promocionar desde el estado nacional y las provincias, plantaciones forestales con especies exóticas de rápido crecimiento buscando mitigar ambas problemáticas. Por un lado, se buscó asegurar el abastecimiento de madera y por otro, diversificar la producción regional ocupando primordialmente sitios de pastizales o arbustales con diferentes niveles de degradación.

Pese a los esfuerzos nacionales y provinciales aplicados en la promoción de la actividad forestal durante cuatro décadas, los resultados obtenidos parecen magros. Sobre un total de 800 mil hectáreas de buena aptitud forestal (Laclau y Andenmatten 2005), en el año 2006 Neuquén, Río Negro y Chubut, contaban con 82 mil hectáreas forestadas (Loguercio y Deccechis 2006, IBIN 2009). Si bien se ha podido demostrar en más de una oportunidad que la actividad forestal es rentable y competitiva frente a la ganadería extensiva (Laclau et al. 2002, Laclau y Andenmatten 2005), se pudo alcanzar sólo un 10% del potencial de la región por lo que se está muy lejos del objetivo original. Las causas son diversas y complejas. Normalmente se asigna la responsabilidad a la cultura ganadera preponderante en la región. Sin embargo, parecen ser importantes también, la falta de un marco de políticas sostenidas, con fuertes altibajos en los sistemas de promoción y los largos plazos productivos (35 años) propios de la actividad (Danklmaier 2004). También es cierta la preocupación por la ocurrencia de incendios y ataques de ciertas plagas, como *Sirex noctilio* (Loguercio y Deccechis 2006).

La intensificación de la producción regional sigue pendiente y en este marco, el desarrollo de sistemas silvopastoriles basado en plantaciones forestales instaladas sobre pastizales naturales del ecotono estepa-bosque, puede constituir un aporte relevante. En primera instancia, se compatibiliza la actividad ganadera tradicional con la forestal a nivel de predio. Simultáneamente, la diversificación productiva acorta los plazos de retorno de la inversión forestal al generar ingresos anuales por venta de productos de origen animal. El manejo a baja densidad de plantación, propio de estos sistemas, disminuye la probabilidad de colonización de insectos plaga, como *Sirex noctilio* (Villacide y Corley 2007), y genera mejores condiciones para la prevención de incendios. Adicionalmente, este mismo manejo de las plantaciones presenta claras ventajas ambientales respecto a las plantaciones densas con objetivo puramente maderero. En términos de diversidad biológica aumenta la riqueza y diversidad de flora y avifauna (Rusch et al. 2003, Lantschner et al. 2008) y respecto a la utilización de



agua, un recurso de producción crítico en Patagonia, las plantaciones ralas consumen menos agua que las densas, presentando consumos similares a los sistemas naturales pero con mayores productividades (Gyenge et al. 2002, 2003; Licata et al. 2008).

El pino ponderosa (*Pinus ponderosa* Doug. Ex Lawson) ha sido y sigue siendo la especie conífera de rápido crecimiento más utilizada en forestaciones en la región andinopatagónica. El desarrollo de sistemas silvopastoriles en base a esta especie va a ser factible si el balance neto de las interacciones biológicas de competencia y facilitación con las especies del estrato herbáceo es neutro o positivo. Si el balance neto fuera negativo, como producto del predominio de la competencia entre ambos estratos, el sistema tendería en algún momento del ciclo productivo o bien a retornar la condición de pastizal natural por desaparición del estrato arbóreo, o bien se transformaría en un sistema forestal puro por la inexistencia del estrato herbáceo. El primer caso, se podría dar durante la implantación de los árboles debido a que su reducido tamaño (menor a 40 cm de altura) disminuye su capacidad de competir por recursos de crecimiento con los pastos nativos, de igual o mayor tamaño, altamente adaptados a las condiciones ambientales locales. Mientras que el segundo caso podría ocurrir por falta de aplicación de prácticas de manejo forestal (podas y raleos) adecuadas que favorezcan la llegada al sotobosque de radiación y agua en cantidades suficientes para el desarrollo de las especies forrajeras.

Los antecedentes indican que la influencia de la cobertura arbórea sobre el crecimiento de las especies del pastizal natural andinopatagónico depende del tipo de especie y del nivel de precipitación de la temporada de crecimiento. Especies adaptadas al estrés hídrico como *Pappostipa speciosa* ex *Stipa speciosa* Trint. et Rupr, se ven mayormente limitadas por la competencia por radiación (Fernández et al. 2002). Especies más susceptibles a la sequía como *Festuca palleescens* (St. Yves) Parodi, pueden crecer bajo cobertura arbórea aprovechando la facilitación de los pinos por agua en temporadas húmedas (Fernández et al. 2006a, 2007) y aclimatándose a la sombra a nivel de hoja y planta entera (Fernández et al. 2004). El crecimiento relativo de *F. palleescens* no se vería negativamente afectado hasta niveles de cobertura arbórea próximos al 60% donde recibe el 40% de la radiación que alcanza el sitio (Fernández et al. 2007).

La capacidad de aclimatarse al crecimiento bajo cobertura arbórea indica que *F. palleescens* sería una de las principales especies para el desarrollo de sistemas silvopastoriles con pino ponderosa. Si agregamos a esta característica, una participación destacada (superior al 20%) en la dieta de distintos tipos de ganado (Pelliza Sbriller et al. 1984; Bonino 1986, Caballé et al. 2009) y su distribución regional acompañando a las tierras de mejor aptitud forestal en el ecotono estepa-bosque (Bertiller y Defosse 1990, Ferrer et al. 1990, Irisarri y Mendía 1991, Somlo 1997), sin dudas, es una de las especies promisorias. Sin embargo, todos los antecedentes generados hasta el momento sobre la adaptación de esta especie al crecimiento bajo cobertura han sido sobre plantas enteras, sin defoliación. El fin último de los sistemas silvopastoriles es el aprovechamiento forrajero del estrato herbáceo. Esto implica considerar la defoliación por corte o consumo por parte de los animales como un proceso clave en el funcionamiento de estos sistemas.

El efecto interactivo de la defoliación y la disponibilidad de radiación sobre el crecimiento de especies forrajeras ha recibido limitada atención. Hawkes y Sullivan (2001) en la búsqueda de antecedentes para evaluar el impacto de la herbivoría bajo diferentes niveles de recursos, encontraron 81 casos en 45 estudios en el período 1980-

1999. De estos, sólo 7 casos evaluaron el efecto de distintos niveles de radiación y apenas dos, se realizaron en gramíneas (Pierson et al. 1990, Lentz y Cipollini 1998). Antecedentes posteriores del efecto interactivo de la cobertura arbórea y la defoliación fueron generados para *Dactylis glomerata* en sistemas silvopastoriles con *Pinus radiata* (Peri 2005, Peri et al. 2007). Seguramente, la falta de antecedentes se deba a que las grandes extensiones de pastoreo se encuentran en zonas abiertas a pleno sol. Sin embargo, la implementación de sistemas silvopastoriles implica un conocimiento acabado de esta interacción.

La defoliación afecta varios procesos morfogénicos y funcionales a nivel de planta entera. Ocurren cambios en la disponibilidad de luz y en las señales lumínicas que la planta percibe por disminuir la altura y densidad de la canopia. La reducción del tamaño de la canopia además, disminuye la transpiración y puede atenuar el estrés hídrico. La defoliación también modifica la distribución de los fotoasimilados y nutrientes estimulando el crecimiento de la biomasa aérea y puede provocar el cese de la elongación de las raíces, disminuyendo la biomasa subterránea y su tasa de crecimiento relativa (Oosterheld 1992, Richards 1993, Thornton y Millard 1996, Leriche et al. 2001). Además, la defoliación rejuvenece la capacidad fotosintética en hojas viejas inhibiendo la senescencia y se evidencian cambios en los patrones fenológicos (Jones et al. 1982). Estas modificaciones determinan que el efecto negativo de la defoliación sobre la tasa de crecimiento o la producción de materia seca aérea sea usualmente menor en proporción a la biomasa removida (Hilbert et al. 1981, McNaughton 1983). La magnitud de esta respuesta compensatoria puede estar asociada al nivel de nutrientes, al ambiente lumínico, al estado hídrico de la planta y a las condiciones de refoliación (discutido en Ferraro y Osterheld 2002, Peri 2005). La presencia del estrato arbóreo en sistemas silvopastoriles tiene influencia sobre estos tres aspectos, modifica el ambiente lumínico y puede ejercer competencia o facilitación por agua y nutrientes (Jose et al. 2000) alterando las condiciones de refoliación. Por lo tanto, la magnitud de la respuesta compensatoria resultará del efecto neto de las interacciones por estos recursos.

*Festuca pallescens* es una especie heliófila o semi-heliófila adaptada al estrés hídrico pero asociada a sitios con balances hídricos favorables del Distrito Subandino de la región patagónica. Especialmente, ocupa micro-relieves cóncavos o zonas aledañas a humedales (peri-mallines) (Nicora 1978). El principal mecanismo involucrado en la tolerancia al estrés hídrico se vincula con un importante desarrollo radical. Presenta mayor relación biomasa radical-biomasa aérea que *Pappostipa speciosa*, la principal especie acompañante en los pastizales naturales (Schulze et al. 1996, Fernández 2004) y que otras especies herbáceas y leñosas de las zonas semiáridas (*Mulinum sp.* o *Nassauvia sp.*) o especies arbóreas del bosque andino-patagónico (*Nothofagus sp.*) (Austin y Sala 2002). En ambientes con escasa radiación, *F. pallescens* responde reasignando recursos hacia la porción aérea, aumentando el área foliar específica ( $\text{cm}^2 \text{gMS}^{-1}$  de hoja) y produciendo cambios arquitecturales que maximizan la captación de radiación (Fernández et al. 2004). En situaciones a pleno sol, la defoliación de *F. pallescens* incrementa la producción de biomasa aérea durante el período vegetativo, no así durante el período reproductivo (Bertiller y Defosse 1990). El mayor crecimiento, sin embargo, no alcanza para compensar la pérdida de materia seca removida (Bertiller y Defosse 1990).

Los antecedentes muestran que frente al estrés hídrico, *F. pallescens* asigna carbono hacia la parte subterránea desarrollando el sistema radical, ante la escasez de radiación asigna recursos hacia la porción aérea aumentando la superficie de captación

de radiación y frente a la defoliación asigna fotoasimilados hacia la fracción aérea recomponiendo el área foliar perdida. Ante estas respuestas, surgen algunos interrogantes que se intentarán develar en el transcurso del presente trabajo de tesis:

¿Podrá *F. palleescens* responder positivamente al efecto interactivo de la defoliación y la escasez de radiación?

Si contara con suficientes fotoasimilados para responder, ¿Mejorará la defoliación su desempeño bajo cobertura arbórea al provocar en la planta una mayor reasignación del C hacia la porción aérea?

¿Cómo responden las plantas defoliadas frente al estrés hídrico bajo cobertura si la asignación de C a raíces se ve doblemente desfavorecida?, ¿Qué efecto va a tener entonces la defoliación de *F. palleescens* sobre las interacciones probadas con el pino ponderosa?

## 1.2 Objetivos y organización de la tesis

El objetivo general de esta tesis de doctorado fue evaluar, en sistemas silvopastoriles, el efecto interactivo de la defoliación del estrato herbáceo y la cobertura del estrato arbóreo sobre el crecimiento aéreo del estrato herbáceo. De manera particular, el interés estuvo puesto en evaluar el efecto interactivo de distintas intensidades y frecuencias de defoliación y los cambios microambientales producidos por plantaciones de distinta densidad de *Pinus ponderosa* sobre la magnitud (Capítulo 2) y el período de crecimiento de *Festuca palleescens* (Capítulo 5). Se puso especial énfasis en explorar los mecanismos ecofisiológicos que subyacen a las respuestas observadas (Capítulo 3) y en elaborar y evaluar un modelo de simulación basado en procesos a nivel de hoja (Capítulo 4).

La estructura de la tesis, con sus objetivos específicos, queda definida de la siguiente manera:

**Capítulo 1** (presente capítulo). Se realiza una introducción general, se plantean los principales antecedentes y se definen los objetivos de esta tesis. Asimismo, se describe el área de estudio.

**Capítulo 2.** Se evalúa el efecto de diferentes niveles de cobertura, provocados por distintas densidades de *P. ponderosa* y situaciones de pastizal a pleno sol, sobre la temperatura del aire, la radiación que alcanza el suelo y el contenido volumétrico de agua en suelo, estableciendo los efectos de competencia y facilitación del estrato arbóreo sobre el estrato herbáceo. Bajo estas condiciones, se siguió la respuesta en crecimiento y producción de materia seca aérea de plantas de *F. palleescens* frente a distintas intensidades y frecuencias de defoliación.

**Capítulo 3.** Se verifican los cambios morfogénicos (área foliar específica y densidad de estomas) y funcionales (fotosíntesis, conductancia estomática, eficiencia en el uso del agua y estado hídrico) de *F. palleescens* en respuesta a diferentes niveles de cobertura, provocados por distintas densidades de *P. ponderosa* y situaciones de pastizal a pleno sol, y distintos niveles de defoliación, variables en intensidad y frecuencia. Los resultados obtenidos permiten explicar, al menos en parte, las respuestas encontradas en crecimiento en el Capítulo 2.

**Capítulo 4.** Utilizando las mediciones fisiológicas obtenidas en el Capítulo 3 se plantea y evalúa un modelo de fotosíntesis para *F. palleescens*. Este consistió en un modelo multiplicativo en el que se determinó el efecto individual y conjunto de la temperatura de la hoja, el estado hídrico de la planta y el ambiente lumínico de crecimiento sobre la tasa de fotosíntesis a nivel de hoja.

**Capítulo 5.** Se relacionaron las variables ambientales (temperatura del aire, contenido volumétrico de agua en suelo y radiación) bajo los distintos niveles de cobertura con las variables fisiológicas utilizadas en la confección del modelo del Capítulo 4. A partir de estas relaciones, se simuló la tasa de fotosíntesis obteniendo como resultado los cambios en el periodo de crecimiento y el “máximo transitorio” expresado en términos de asimilación de CO<sub>2</sub> a nivel de hoja.

**Capítulo 6.** Se sintetizan y discuten los principales aportes realizados por esta tesis. También se introduce en este capítulo una sección referida a posibles aplicaciones prácticas de los sistemas silvopastoriles en la Patagonia andina. Finalmente, se plantean algunos interrogantes emergidos a lo largo de esta tesis y se proponen futuras líneas de investigación.

### 1.3 Área de estudio

El estudio se llevó a cabo durante tres temporadas de crecimiento (período octubre-abril) entre los años 2004 a 2007, en plantaciones ralas de pino ponderosa (*Pinus ponderosa*) instaladas sobre pastizales naturales de *Festuca palleescens* y *Pappostipa speciosa* (ex *Stipa*), en la Estancia Lemú Cuyén (40,29° S; 71,13° W), Valle de Meliquina, provincia de Neuquén, Argentina. La citada estancia se encuentra dentro del Parque Nacional Lanín, a 900 m.s.n.m. El clima de la región es de tipo Mediterráneo con inviernos fríos y húmedos y veranos cálidos y secos. El promedio de precipitación anual en el Aeropuerto de San Carlos de Bariloche distante 70 km del sitio, fue de 799 mm en el periodo 1978 a 1999. De este total, aproximadamente 614 mm precipitan en otoño-invierno y 185 mm en primavera-verano. Las temperaturas medias máxima y mínima son 17,1°C ±0,5 y 4°C ±2,1, respectivamente. Previo al inicio del estudio se realizó un análisis de suelos en el ensayo de campo. Los resultados obtenidos de muestras compuestas tomadas en calicatas realizadas dentro del área forestada indicaron que se trata de un suelo profundo (>2 m) de textura franco arenosa en los primeros 50 cm de profundidad (58,4% de arena, 38% de limo y 3,6% de arcilla) y con escasa rocosidad. La fertilidad fue baja, con 3% de materia orgánica y 0,14% de nitrógeno total (laboratorio de suelos EEA INTA Bariloche). Fuera de la zona forestada el suelo presenta una proporción mayor de arena y arcilla (67,1% de arena y 7,6% de arcilla) y menor de limo (25,3%) con 1,4% de materia orgánica y 0,11% de nitrógeno total. El valor de PH en los primeros 50cm de profundidad se reduce de 6,0 a 5,6 entre la situación de pastizal abierto y bajo cobertura de *Pinus ponderosa* (Laclau, comunicación personal).

La vegetación natural del área de estudio corresponde a la zona de ecotono estepa-bosque andino patagónico que se extiende como una angosta faja, menor a 50 km, entre los 36°30'S y 43°35'S (Veblen y Lorenz 1988). En las laderas dominan bosques ralos de ciprés de la cordillera (*Austrucedrus chilensis*) y en menor medida matorrales de ñire (*Nothofagus antarctica*). En el sitio de ensayo el estrato herbáceo presenta una cobertura vegetal próxima al 40% con proporciones similares de *Pappostipa speciosa* y

*Festuca pallescens* acompañadas por *Mulinum spinosum* (neneo) y *Acaena splendens* (abrojo) y un estrato arbustivo de cobertura menor al 10% compuestos principalmente por *Discaria articulata* (espino negro).





## CAPITULO 2

Efecto interactivo de la cobertura arbórea  
y la defoliación sobre el crecimiento de *F. pallescens*







## 2.1 Introducción

El correcto manejo silvopastoril implica la optimización del uso espacial y temporal de los recursos de crecimiento de manera de maximizar las interacciones positivas (facilitación) y minimizar las negativas (competencia) que se generan entre los componentes (Jose et al. 2000). La competencia se produce cuando las especies componentes del sistema se superponen en el uso de los recursos, a punto tal que el crecimiento, la supervivencia o el éxito reproductivo de alguna de ellas se ve negativamente afectado (Harper 1990). La facilitación ocurre cuando una de las especies del sistema modifica el ambiente biofísico de manera tal de crear una o más condiciones favorables para el desarrollo de la especie restante. La especie facilitadora puede producir un incremento neto de los recursos en el sistema o capturar y utilizar más eficientemente alguno de los recursos de crecimiento (Holmgren et al. 1997). No obstante, el efecto potencial de la facilitación puede ser insuficiente si el recurso facilitado no es limitante (Kho 2000). Así, si un recurso no es limitante, el aumento de la disponibilidad del mismo debido a la presencia del estrato arbóreo en un sistema silvopastoril, no tendría efecto sobre la productividad del estrato herbáceo. El resultado neto de las interacciones de facilitación y competencia, que en última instancia asegura la viabilidad de los sistemas silvopastoriles, depende del estadio de vida de las especies involucradas, de la fisiología de las mismas y de la intensidad del estrés causado por factores abióticos (Callaway y Walker 1997). En este sentido, Bertness y Callaway (1994) proponen que la importancia de la facilitación se incrementa a medida que aumenta el estrés por factores abióticos.

La competencia entre el estrato arbóreo y el estrato herbáceo se genera principalmente por radiación debido al fuerte contraste en las formas de crecimiento. En función del índice de área foliar, dependiente de la edad y tamaño de los árboles y de las prácticas silviculturales aplicadas (podas y raleos), disminuye la cantidad y se altera la calidad de la radiación que alcanza el suelo (Holmes 1981, Wilson y Lodlow 1991). Al mismo tiempo, los árboles generan relaciones de competencia y facilitación por agua sobre las plantas del sotobosque: competencia al interceptar las precipitaciones o utilizar agua en el mismo estrato de suelo que los pastos (Monteith y Unsworth 1990, Rao et al. 1998, Gyenge et al. 2002, García-Barrios y Ong 2004) y facilitación al mejorar las propiedades físicas del suelo, reducir las pérdidas por escurrimiento superficial, disminuir la demanda evaporativa o aportar agua desde zonas profundas por el proceso de “ascenso hidráulico” (Richards y Caldwell 1987, Joffre y Rambal 1988, Breshears et al. 1998). El estado hídrico de los pastos será la resultante de estos procesos de facilitación y competencia y se verá favorecido también por la disminución del estrés térmico provocado por el sombreado (Holmgren et al. 1997, Le Roux y Bariac 1998).

La disponibilidad de recursos con que cuenta una planta influye directamente sobre su tolerancia a la herbivoría o defoliación. Es posible reconocer dos visiones contrapuestas originadas en la hipótesis de optimización del pastoreo (McNaughton 1979) que intentan explicar esta relación. La primera propone que la respuesta de las plantas a la defoliación va a ser más rápida en la medida en que exista mayor disponibilidad de recursos o escasa competencia: responde a un “modelo de respuesta continua”. En sitios con alta disponibilidad de recursos, los tejidos dañados por la defoliación se pueden regenerar fácilmente y como consecuencia, la recuperación del daño es más rápida (Maschinski y Whitham 1989). La segunda se conoce como

“modelo de tasa de crecimiento” (Hilbert et al. 1981) y propone exactamente lo contrario. De acuerdo a la misma, las plantas defoliadas tendrían mayor potencial de incrementar sus tasas de crecimiento en ambientes relativamente estresantes. En estos ambientes, las plantas defoliadas contarían con más oportunidades de captar recursos en presencia de plantas sin daño. Por lo tanto, se encontrarían en mejores condiciones para compensar el daño que plantas defoliadas en ambientes con alta disponibilidad de recursos. Independientemente del nivel de recursos, tanto el tiempo transcurrido desde la última defoliación como el tiempo entre defoliaciones sucesivas parecen tener mayor efecto sobre la recuperación post-defoliación que la intensidad de defoliación (Ferraro y Oesterheld 2002).

Hawkes y Sullivan (2001) en la búsqueda de antecedentes para evaluar el impacto de la herbivoría bajo diferentes niveles de recursos encontraron que un 53% de los casos estudiados son consistentes con el “modelo de respuesta continua” y un 47% están de acuerdo con el “modelo de tasa de crecimiento”. Es decir, la mitad de los resultados no pudieron ser explicados por cada uno de los modelos. Los autores asignan esta respuesta diferencial a las formas de crecimiento. Las monocotiledóneas se ajustarían mejor al modelo de respuesta continua, mientras que las dicotiledóneas (hierbas) y los arbustos leñosos, al modelo de tasa de crecimiento. Utilizando este trabajo como referencia, Wise y Abrahamson (2005) proponen un nuevo modelo al que nombran “modelo del recurso limitante”. Esta nueva propuesta tiene en consideración el recurso de crecimiento que limita en cada ambiente (recurso focal) y el efecto de la herbivoría sobre la captación de ese recurso. Empleando 48 casos de estudio presentes en la literatura, estos autores compararon el comportamiento de los tres modelos. Encontraron que el modelo del recurso limitante pudo explicar de manera consistente un 95% de los casos, el modelo de respuesta continua, un 31% y el de tasa de crecimiento, un 48% (Wise y Abrahamson 2007). Para el caso particular de la respuesta a la defoliación en distintos niveles de radiación y competencia por luz (11 casos), los resultados mostraron mayor tolerancia a la defoliación en los niveles más altos de radiación. Las predicciones de los modelos de respuesta continua y recurso limitante fueron las más apropiadas en este tipo de casos (Wise y Abrahamson 2007).

Considerando el modelo de recurso limitante, el crecimiento post-defoliación bajo cobertura arbórea sería menor respecto a la situación a pleno sol y disminuiría aun más con aumentos de la cobertura y de la frecuencia de defoliación. Esta respuesta estaría directamente relacionada con la pérdida de biomasa aérea que limitaría la captación de radiación o recurso focal (Wise y Abrahamson 2007). Sin embargo, siguiendo el mismo modelo, en sitios con clima semiárido o Mediterráneo como el del N.O. de Patagonia con marcado déficit hídrico durante la temporada de crecimiento, se podría considerar al agua como recurso focal. Si el efecto de la defoliación es mayor sobre la porción aérea de la planta respecto a la subterránea (Ferraro y Oesterheld 2002), al disminuir las pérdidas de agua producto de la disminución de la superficie transpirante (Leriche et al. 2001), reduciría las limitaciones del recurso focal. Entonces, las plantas defoliadas podrían tolerar mayores niveles de estrés hídrico respecto a plantas sin defoliación y el crecimiento post-defoliación sería mayor en los sitios hídricamente menos estresantes (Wise y Abrahamson 2007).

La cobertura arbórea en sistemas silvopastoriles no implica sólo efectos de sombreado, ya que, como fue mencionado, es importante considerar el efecto de la interacción por otros recursos o reguladores de crecimiento, como agua y temperatura, entre el estrato arbóreo y el estrato herbáceo. De acuerdo a la hipótesis del factor limitante propuesta por Kho (2000) y al predominio de la facilitación por sobre la

competencia en ambientes con marcado estrés abiótico (Bertness y Callaway 1994), sería factible en sistemas silvopastoriles de climas Mediterráneos, que el efecto de competencia por radiación de los árboles sobre los pastos sea compensado por el efecto de facilitación por agua y/o temperatura bajo cobertura arbórea. Poniendo a prueba el modelo de recurso limitante bajo estas condiciones, en primer término habría que definir cuál es el recurso focal. Podría ser la radiación y en ese caso, las plantas defoliadas se verían limitadas bajo cobertura arbórea. Sin embargo, si la facilitación bajo cobertura es importante, podría ser el agua el recurso focal y en ese caso las plantas defoliadas bajo cobertura arbórea tendrían mayor crecimiento post-defoliación que las plantas defoliadas a pleno sol debido a su menor estrés hídrico. En situaciones intermedias, cuando la facilitación por agua compensa parcialmente la competencia por radiación, las plantas defoliadas bajo cobertura arbórea al estresarse hídricamente menos que las plantas sin defoliación, podrían utilizar mayor cantidad de la radiación que alcanza el sotobosque. Esto se debe a que el agua y la luz son dos factores que interactúan, una planta sin agua no puede utilizar la radiación que recibe y viceversa (Tilman 1988, Valladares 2001). De probarse estas predicciones, una forma de compensar la competencia por radiación en sistemas silvopastoriles en clima Mediterráneo sería aplicando cierto nivel de defoliación sobre las plantas del estrato herbáceo.

## 2.2 Objetivo

El objetivo de los experimentos presentados en este Capítulo fue evaluar el efecto de diferentes niveles de cobertura, provocados por distintas densidades de plantación de *Pinus ponderosa* y situaciones de pastizal a pleno sol, sobre la temperatura del aire, la radiación que alcanza el suelo y el contenido volumétrico de agua en suelo, estableciendo los efectos de competencia y facilitación del estrato arbóreo sobre el estrato herbáceo. Bajo estas condiciones, se siguió la respuesta en crecimiento y producción de materia seca aérea de plantas de *Festuca pallescens* frente a distintas intensidades y frecuencias de defoliación.

## 2.3 Hipótesis y predicciones

La hipótesis principal que se puso a prueba en este capítulo es que los cambios morfofisiológicos provocados por la defoliación incrementan los efectos positivos (facilitación) y disminuyen los efectos negativos (competencia) provocados por el estrato arbóreo sobre el estrato herbáceo.

Como hipótesis complementaria se propone que las limitaciones en recursos, especialmente radiación, impuestas por el estrato arbóreo sobre el estrato herbáceo, impiden aplicar las mismas intensidades y frecuencias de defoliación en plantas defoliadas bajo cobertura arbórea respecto a la situación a pleno sol.

Estas hipótesis dan origen a las siguientes predicciones: a) se deberán encontrar efectos positivos sobre la disponibilidad de agua en suelo, la temperatura del aire y/o la demanda atmosférica, suficientes para contrarrestar el efecto de escasez de radiación y posibilitar un mayor crecimiento de las plantas defoliadas respecto a las plantas sin defoliación bajo cobertura arbórea, b) el crecimiento óptimo de *F. pallescens* se

producirá bajo cobertura arbórea con algún grado de defoliación. Las plantas defoliadas deberán crecer más que las enteras y bajo cobertura respecto a la situación a pleno sol y c) ante iguales intensidades y frecuencias de defoliación las plantas defoliadas bajo cobertura arbórea presentarán menor crecimiento y producción de biomasa aérea que las plantas a pleno sol.

## 2.4 Materiales y Métodos

### 2.4.1 Diseño experimental y tratamientos

Se estableció un experimento factorial 3x3 con arreglo en parcelas divididas completamente al azar con tres a cinco repeticiones. La cobertura constituyó el tratamiento o parcela principal y la defoliación, la subparcela o tratamiento secundario.

*Niveles de cobertura:* En un rodal de pino ponderosa de 2 ha de superficie con una densidad inicial de plantación de 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$ , se instalaron 10 parcelas de 1600  $\text{m}^2$  (40 x 40 m). De forma aleatoria se seleccionaron 5 parcelas en las que se aplicó raleo logrando una densidad final de 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$ . En zonas adyacentes de pastizal abierto (testigo a pleno sol) se ubicaron 5 parcelas de las mismas dimensiones. Así, quedaron conformados tres niveles de cobertura, testigo a pleno sol, 350 y 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  con 5 repeticiones (Foto 2.1). En 2004, momento de inicio del ensayo, los árboles tenían 21 años de edad, 31cm de diámetro promedio a la altura del pecho (1,3 m, DAP), 11 m de altura total y estaban podados hasta 6 m de altura. El área total del ensayo fue rodeada por un alambrado de cinco hilos para evitar el ingreso de herbívoros domésticos grandes y medianos. El ingreso de ciervo colorado y liebre no se pudo evitar aunque en ningún momento se constató daño de estas especies sobre las plantas del ensayo.

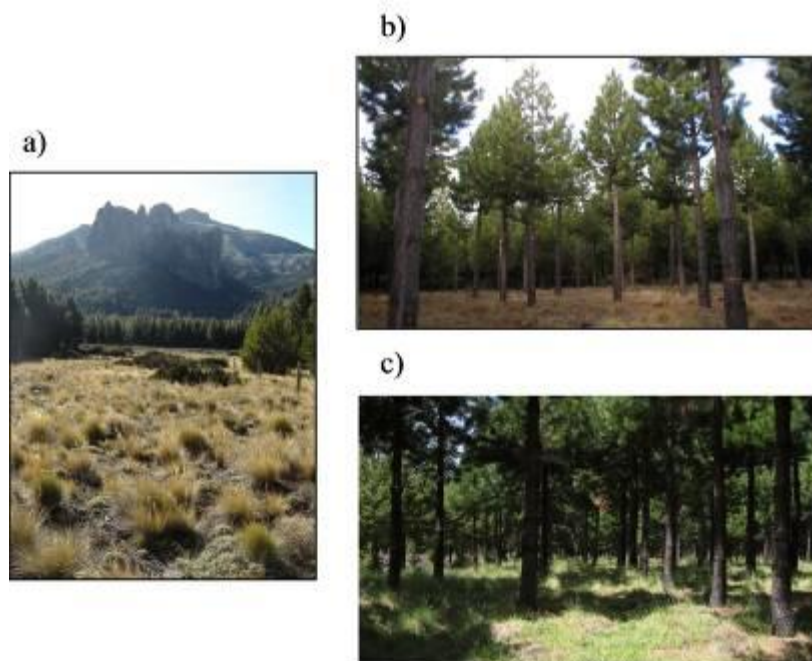


Foto 2.1 a) Sitios de parcelas de pastizal a pleno sol, b) parcelas del tratamiento de 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  y c) parcelas del tratamiento de 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$ .

*Niveles de defoliación:* La unidad experimental quedó conformada por subparcelas de 2 x 2 m dentro de las parcelas principales conteniendo 3-5 plantas de *F. palleescens* sobre las que se aplicó el tratamiento de defoliación mediante corte manual con cuchillo. Durante la primera temporada (2004-05) se evaluó el efecto de la intensidad de defoliación considerando tres niveles: remoción del 50 ó 70% de la biomasa de hojas verdes por única vez al comienzo de la temporada (octubre) y plantas sin defoliación. Fueron realizadas 3 réplicas de cada intensidad de defoliación en cada nivel de cobertura. En la temporada 2005-06, se evaluó el efecto de la frecuencia de defoliación contemplando tres niveles: baja frecuencia, aplicando una única defoliación del 50% de la biomasa de hojas verdes al inicio de la temporada; alta frecuencia, aplicando el mismo tratamiento bimestralmente, y testigos sin defoliación. Se efectuaron 5 repeticiones de cada frecuencia por cada nivel de cobertura. Cabe resaltar que el tratamiento de baja intensidad de defoliación y el de baja frecuencia de defoliación fueron iguales. En ambos casos se removió por única vez el 50% de la biomasa de hojas verdes al comienzo de la temporada de crecimiento. En la última temporada (2006-07), se repitió el ensayo de frecuencia de defoliación y fue evaluado además, el efecto del momento de aplicación de la defoliación durante la temporada, realizando la remoción del 50% de la biomasa de hojas verdes en octubre, diciembre y febrero. Este tratamiento fue replicando 3 veces por cada nivel de cobertura.

Por tratarse de un ensayo enteramente a campo, sin manipulación de las plantas y debido a que los tratamientos de defoliación se aplicaron en plantas diferentes cada temporada, el número total de plantas de *F. palleescens* presentes en la zona central de cada parcela de ambos niveles de cobertura arbórea limitó el número total de replicas. Por este motivo, el número de réplicas fue variable en cada año.

#### **2.4.2 Definición de la altura de corte**

Debido a que el crecimiento bajo cobertura arbórea y la diferencia en tamaño de las plantas producen cambios en la distribución de biomasa en altura, es que se optó por aplicar los niveles de defoliación como porcentaje de biomasa removida y no en base a una altura fija respecto al suelo. Para esto, antes de iniciar el ensayo se realizaron pre-muestras evaluando la distribución en altura de la biomasa verde de plantas de *F. palleescens* clasificadas en categorías de perímetro basal. En cada nivel de cobertura se colectaron tres a cinco plantas de cuatro categorías de tamaño: 10-20, 20-30, 30-40 y 40-50 cm de perímetro en la base. Las plantas se sacaron de raíz manteniendo la estructura de la canopia. El material colectado fue llevado a estufa (70°C) durante 72 hs y luego se hizo un paquete que permitió seccionar cada planta en tramos de 5 cm desde la base hasta la punta. El material de cada tramo fue separado en hojas verdes, amarillas o grises. Cada componente se pesó en balanza digital de precisión y luego se establecieron relaciones de porcentaje de distribución de materia seca verde en altura. Con esta información se pudo saber la altura de corte necesaria para remover el 50 ó el 70% de la biomasa verde en cada nivel de cobertura teniendo en cuenta el tamaño de la planta (Fig 2.1). Las alturas de corte generalmente coincidieron con la inserción de la lámina en la vaina variando en función del tamaño de las plantas.



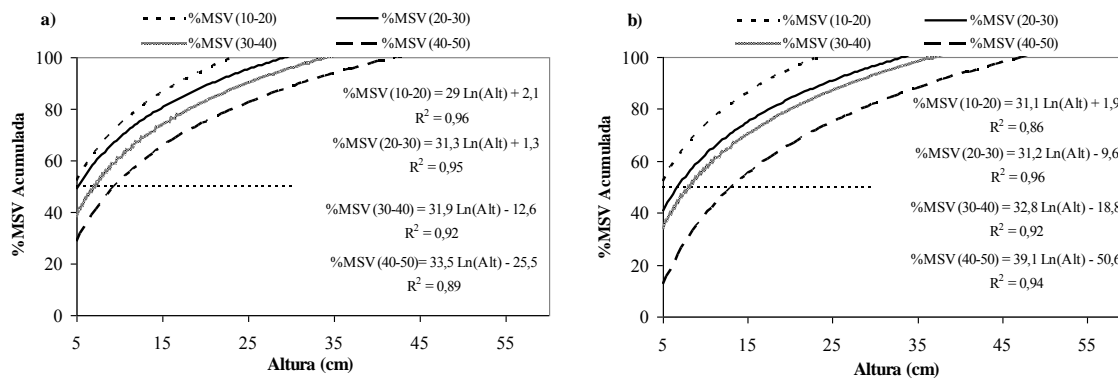


Figura 2.1. Curvas de distribución de la materia seca de hojas verdes (%MSV) en altura (cm) para plantas de *Festuca pallescens* creciendo, a) en el testigo a pleno sol y b) bajo cobertura de 500 árboles ha<sup>-1</sup>. Plantas de 10-20 cm de perímetro basal (%MSV 10-20): línea discontinua de segmentos cortos. Plantas de 20-30 cm de perímetro basal (%MSV 20-30): línea continua oscura. Plantas de 30-40 cm de perímetro basal (%MSV 30-40): línea continua clara. Plantas de 40-50 cm de perímetro basal (%MSV 50-60): línea discontinua de segmentos largos. La línea horizontal punteada indica el 50% de la materia seca verde.

### 2.4.3 Caracterización de variables ambientales

#### 2.4.3.1 Temperatura, humedad relativa del aire y precipitación

La temperatura (°C) y la humedad relativa del aire (%) fueron medidas utilizando 3 termo-higrómetros HOBO (Onset, Computer Corporation, MA, USA) instalados a 1 m respecto del nivel del suelo y programados para tomar datos en forma continua cada 15 minutos. Los datos fueron colectados mensualmente utilizando el colector de datos HOBO Shuttle (Onset, Computer Corporation, MA, USA). Se colocó un termo-higrómetro por nivel de cobertura que circuló entre las parcelas de cada tratamiento con una periodicidad de 15 a 20 días. A partir de los datos de temperatura y humedad relativa del aire se calculó para los meses del verano el déficit de presión de vapor (DPV, kPa) como medida de demanda atmosférica. En el cálculo se utilizó la ecuación de Arrhenius (Ec. 2.1) que a partir de la temperatura del aire deriva la presión parcial de vapor a saturación y con esa información, más el dato de humedad relativa del aire, permite calcular la presión parcial de vapor a temperatura ambiente (Ec. 2.2). La diferencia entre la presión parcial de vapor a saturación y la presión parcial a temperatura ambiente, indica el déficit de presión de vapor.

$$PPV_{sat} = e^{A/T+B+CT+DT^2+ET^3+F \ln T} \quad \text{Ecuación 2.1}$$

Donde  $PPV_{sat}$ , es la presión parcial de vapor a saturación (kPa),  $T$  es la temperatura en (°K),  $A = -1.88 \times 10^4$ ,  $B = -13.1$ ,  $C = -1.5 \times 10^{-2}$ ,  $D = 8 \times 10^{-7}$ ,  $E = -1.69 \times 10^{-11}$  y  $F = 6,456$ .

$$PPV_{amb} = PPV_{sat} * HR/100 \quad \text{Ecuación 2.2}$$

Donde  $PPV_{amb}$ , es la presión parcial de vapor a temperatura ambiente (kPa) y HR es la humedad relativa ambiente.

Dentro del predio de la Ea. Lemú Cuyen, distante 7 km del sitio de ensayo, se instaló también una estación meteorológica personalizada Campbell Scientific (Logan, UT, USA) que recolectó datos continuos cada 30 minutos de temperatura y humedad relativa del aire (Vaisala, CS500) a 1,5 m de altura, velocidad y dirección del viento (RM Young Wind Sentry, Model 03001-5) a 2 m de altura, precipitación (TE525MM Tipping-bucket rain gauge) a 0,4 m del suelo y radiación total (LI200X pyranometer) a 2 m de altura. Los datos de temperatura obtenidos fueron comparados con promedios mensuales de series históricas (1981-2009) de temperatura tomados en la Estación Experimental Agropecuaria Bariloche de INTA (Bustos 2010), y los datos de precipitación, con los promedios históricos tomados por el Servicio Meteorológico Nacional en el Aeropuerto San Carlos de Bariloche, distante 70 km del sitio de experimentación. Previo a la instalación de los termohigrómetros en el sitio de ensayo se realizaron mediciones conjuntas con la estación meteorológica que permitieron su calibración.

#### **2.4.3.2 Contenido volumétrico de agua en suelo**

El contenido volumétrico de agua en suelo se midió periódicamente (15-20 días) a lo largo de las temporadas de crecimiento entre la superficie del suelo y 120 cm de profundidad. En las mediciones del primer horizonte (0-20 cm) se utilizó el método de reflectometría de dominio temporal, TDR (en inglés, *time domain reflectometry*) utilizando una sonda de tipo tridente de 20 cm de longitud (Trime, IMKO GmbH, Ettlingen, Germany). Fueron realizadas 9-12 mediciones por nivel de cobertura cada día de medición. Entre los 20 y 120 cm de profundidad se empleó el método gravimétrico tomando muestras con barreno cada 20 cm de profundidad. Se extrajeron al azar 5-6 muestras de barreno por nivel de cobertura cada día de medición. Adicionalmente, se extrajeron también muestras de suelo de los primeros 20 cm para estimar gravimétricamente su contenido de agua y luego utilizar este dato para calibrar las mediciones con TDR. Las muestras se colocaron en papel aluminio dentro de bolsas herméticas y una vez en laboratorio, se pesaron en húmedo para luego llevarlas a estufa a 70°C hasta peso constante (72 hs) y pesarlas nuevamente en seco. Para la obtención del contenido volumétrico de agua en el suelo (%Vol) fue necesario realizar la estimación de la densidad aparente del suelo cada 10 cm de profundidad. Se realizó una calicata en cada nivel de cobertura y se tomaron muestras de suelo con cilindros de metal de volumen conocido tratando de no alterar la estructura del suelo. Las muestras fueron enviadas al Laboratorio de Suelos de la Estación Experimental Bariloche de INTA para la estimación de densidad aparente (Tabla 2.1)

Con el mismo material recolectado en la estimación de densidad aparente se realizaron las curvas de retención hídrica para obtener los valores de punto de marchitez permanente y de capacidad de campo. El punto de marchitez permanente en el horizonte superficial (0-20 cm de profundidad) fue de 12%Vol y el punto de capacidad de campo, de 25%Vol.

Tabla 2.1. Densidad aparente del suelo ( $\text{g cm}^{-3}$ ) para cada nivel de cobertura (testigo a pleno sol, 350 y 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$ ) entre la superficie y 120 cm de profundidad. Los valores de profundidad indican el punto medio de estratos de 20 cm.

Profundidad (cm)	Densidad aparente ( $\text{g cm}^{-3}$ )		
	Testigo a pleno sol	350 árboles $\text{ha}^{-1}$	500 árboles $\text{ha}^{-1}$
10	1,03	1,03	0,94
30	0,98	1,01	0,86
50	0,99	0,93	0,86
70	0,96	0,94	0,86
90	0,95	0,86	0,85
110	0,86	0,81	0,78

### 2.4.3.3 Cobertura arbórea y radiación que alcanza el suelo en las parcelas forestadas

El nivel de cobertura del canopeo, de aperturas del canopeo y la cantidad de radiación que alcanza el sotobosque fueron estimados a partir del análisis de fotografías hemisféricas al finalizar la segunda temporada (abril de 2006). La “cobertura del canopeo” corresponde a la proporción de suelo cubierta por la proyección vertical de las copas de los árboles. La “apertura del canopeo” se refiere a las porciones de cielo visible en una hemisfera considerada desde un punto fijo situado por sobre las plantas del estrato herbáceo. Se tomaron tres fotografías en cada parcela de  $1600 \text{ m}^2$  utilizando una cámara fotográfica Nikon Coolpix 5400 con una lente ojo de pez SCL8 Delta-T (Delta-T Devices Ltd, Cambridge, UK). El equipo estuvo montado sobre un trípode para asegurar la posición horizontal de la lente, a una altura de 1 m sobre el nivel del suelo y con orientación de la toma hacia el norte magnético. Las fotos fueron tomadas temprano a la mañana o al atardecer evitando la influencia del sol directo que produce sombras dentro del canopeo y por lo tanto, errores en las estimaciones. El análisis de las fotos se realizó con el programa Claro Light Analyzer (GLA) v.2.0 (Frazer et al. 1999) obteniendo el porcentaje de cobertura y aperturas del canopeo y el porcentaje de radiación total, directa y difusa que alcanza el sitio y es transmitida a través del canopeo.

Previo al análisis de las fotos hemisféricas debieron fijarse y calcularse algunos parámetros. Parámetros de la imagen: a) corrección del norte magnético mediante el cálculo de la declinación magnética y b) ajuste de la distorsión de la proyección provista por el fabricante de la lente. Parámetros de localización: a) latitud, longitud y altura del punto donde se tomó la fotografía y b) orientación: horizontal o con pendiente. Parámetros de resolución: a) intervalo solar: 2 minutos, b) duración de la temporada de crecimiento: 1 de octubre al 30 de abril, c) número de regiones azimutales: 36 y d) número de regiones cenitales: 9. Parámetros de radiación: a) tipos de datos: modelizados, b) constante solar por defecto:  $1367 \text{ W m}^{-2}$  (Frazer et al. 1999) y c) índice de nubosidad: 0,8, coeficiente de transmisión de la atmósfera: 0,6, y fracción espectral: 0,41. Estos valores fueron calculados a partir de los datos tomados con la estación meteorológica siguiendo la metodología propuesta por Frazer et al. (1999), con el software GLA.



## **2.4.4 Mediciones biológicas**

### **2.4.4.1 Crecimiento relativo y componentes del crecimiento**

El crecimiento relativo se evaluó en tres plantas en cada subparcela (unidad experimental) de las distintas combinaciones de tratamientos siguiendo la metodología empleada por Fernández (2003). Las plantas presentaron tamaños entre 30 y 50 cm de diámetro externo en la canopia y entre 10 y 50 cm de perímetro en la base. En plantas sin defoliación, se seleccionó al azar un grupo de 10 macollos de la periferia de la planta que fueron rodeados por un aro de alambre. En plantas defoliadas, se escogieron dos grupos de las mismas características por planta. Mensualmente, entre octubre y abril, se siguió la evolución del número de macollos dentro de cada aro considerando macollo vivo al que poseía por lo menos una hoja verde. De esta forma, se cuantificó el macollaje neto que resultaba de la muerte o división de macollos ocurridos entre fechas de medición. En las plantas defoliadas se promedió el resultado de los dos aros. Adicionalmente, en cada planta se individualizaron otros 5 macollos que se identificaron con un alambre de color. Mes a mes, en cada uno de estos macollos se contó el número de hojas verdes y se midió el largo de cada hoja desde la base del macollo (nivel del suelo) hasta el extremo de la porción verde. Los valores de las variables mencionadas se expresaron como proporción del valor en el mes inicial y de esta forma se calcularon tres índices: “macollaje neto relativo (MN)”, “número relativo de hojas verdes por macollo (HM)” e “incremento relativo de las hojas (IR)”. El producto de los tres índices conformó el “crecimiento relativo (CR)”. Este índice da una idea de la dinámica de la elongación foliar a lo largo de la temporada.

### **2.4.4.2 Producción de materia seca por planta, tasa crecimiento relativo y crecimiento compensatorio**

En las temporadas 2005-06 y 2006-07, las plantas de los tratamientos sin defoliación, baja y alta frecuencia de defoliación a las cuales se les siguió el crecimiento fueron cosechadas íntegramente al final de la temporada. El material se colectó en bolsas plásticas y en laboratorio se llevó a estufa (70°C) hasta peso constante (72 hs). Luego se separó en tres componentes: hojas verdes (lámina más pseudotallo), amarillas o grises. Cada uno de los componentes fue pesado con balanza digital de precisión obteniendo el peso en gramos de materia seca (gMS). El mismo tratamiento recibió el material colectado al inicio de cada temporada cuando se realizaron los cortes correspondientes de cada tratamiento de defoliación. La materia seca producida en cada tratamiento se estimó a partir de la diferencia de peso entre el valor al final de la temporada (abril-mayo) y el valor inicial (octubre). En el caso particular del tratamiento de alta frecuencia de defoliación, los cortes sucesivos se realizaron hasta la altura inicial de corte. La materia seca inicial de las plantas testigo sin defoliación se estimó en base al modelo presentado en la Fig 2.1 ajustando la estimación a partir de la materia seca colectada en cada temporada de las plantas del tratamiento de baja frecuencia de defoliación dentro de cada nivel de cobertura. Es importante resaltar en este punto que las respuestas encontradas en la producción de materia seca pudieron estar afectadas por la diferencia en tamaño de las plantas utilizadas (Tabla 2.2).

Tabla 2.2 Perímetro (cm) basal promedio (EE) de las plantas utilizadas en las temporadas 2005-06 y 2006-07 en cada nivel de cobertura y defoliación.

		Temporada	
		2005-06	2006-07
Tetigo a pleno sol	Sin defoliación	20,5 (3,6)	25,7 (1,2)
	Baja frecuencia	25,7 (2,6)	22,8 (1,6)
	Alta frecuencia	26,6 (3,6)	32,1 (3,6)
350 árboles ha <sup>-1</sup>	Sin defoliación	31,9 (4,9)	20,7 (2,1)
	Baja frecuencia	23,0 (3,9)	27,7 (10,2)
	Alta frecuencia	21,9 (4,6)	31,1 (1,5)
500 árboles ha <sup>-1</sup>	Sin defoliación	25,7 (5,2)	19,6 (5,2)
	Baja frecuencia	25,4 (4,8)	26,8 (1,9)
	Alta frecuencia	29,1 (2,1)	29,1 (1,2)

Para obtener las tasas de crecimiento relativo, TCR (en inglés, *relative growth rate*, RGR), promedio de la temporada se utilizó la ecuación propuesta por Hoffmann y Poorter (2002) (Ec. 2.5). Asumiendo que el crecimiento suele ser de tipo exponencial, el peso de la planta en un momento determinado quedaría definido por la Ec. 2.3:

$$MS_f = MS_i * e^{TCR(t_2 - t_1)} \quad \text{Ecuación 2.3}$$

Siendo  $MS_f$  y  $MS_i$  el peso de la planta en los tiempos 2 y 1 ( $t_2$  y  $t_1$ , respectivamente) y TCR la tasa de crecimiento relativo. Si hacemos los logaritmos neperianos a los dos términos de la ecuación, tenemos que (Ec. 2.4):

$$\ln MS_f = \ln MS_i + TCR (t_2 - t_1) \quad \text{Ecuación 2.4}$$

Despejando y aplicando promedios, tendríamos la fórmula para calcular la TCR (Hoffmann y Poorter 2002):

$$TCR = \frac{(\overline{\ln MS_f} - \overline{\ln MS_i})}{t_2 - t_1} \quad \text{Ecuación 2.5}$$

Donde  $\overline{\ln MS_f}$  y  $\overline{\ln MS_i}$  son los promedios del logaritmo natural de la materia seca (g) final e inicial, respectivamente, y  $t_2 - t_1$  es la diferencia de tiempo (días) entre dos cortes sucesivos.

El crecimiento compensatorio, entendido como el aumento de la producción por unidad de biomasa remanente después de la defoliación, se evaluó comparando la tasa de crecimiento absoluto (TCA) o producción de biomasa y la tasa de crecimiento relativo (TCR) de plantas con baja frecuencia de defoliación y plantas sin defoliación. La duración de la temporada de crecimiento se utilizó como período de respuesta. Las

respuestas esperadas numérica y gráficamente (Fig. 2.2) fueron las siguientes (Oosterheld y McNaughton 1991):

- Sobrecompensación: TCA defoliada > TCA sin defoliación y TCR defoliada > TCR sin defoliación
- Compensación completa: TCA defoliada = TCA sin defoliación y TCR defoliada > TCR sin defoliación
- Compensación parcial: TCA defoliada < TCA sin defoliación y TCR defoliada > TCR sin defoliación
- Efecto neutro (proporcional a la defoliación) : TCA defoliada < TCA sin defoliación y TCR defoliada = TCR sin defoliación
- Daño: TCA defoliada < TCA sin defoliación y TCR defoliada < TCR sin defoliación

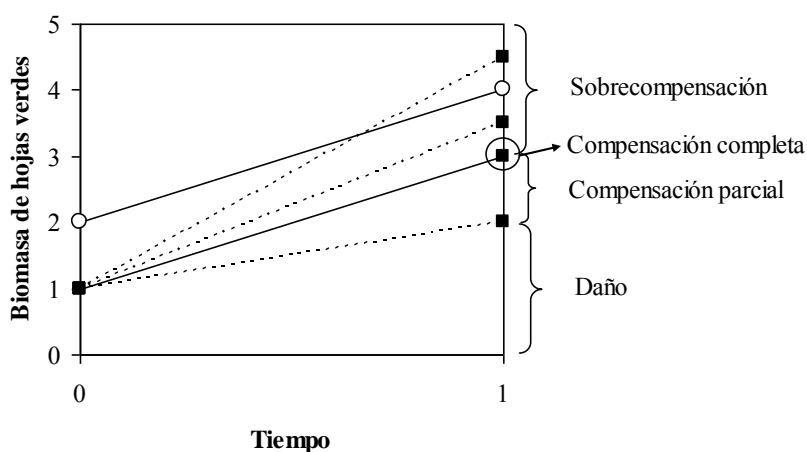


Figura 2.2. Expresión gráfica de las posibles alternativas de respuesta compensatoria post-defoliación. (○) Plantas sin defoliación y (■) Plantas defoliadas. Adaptado de Oosterheld y McNaughton (1991).

#### 2.4.5 Análisis estadístico

Las variables climáticas -temperatura, déficit de presión de vapor y precipitación- fueron caracterizadas mediante estadística descriptiva estimando valores promedios diarios o mensuales y errores estándar por tratamiento (EE). Las diferencias en contenido volumétrico de agua en suelo a distintas profundidades y en los valores de cobertura arbórea y radiación que alcanza el suelo en los distintos niveles de cobertura fueron establecidas mediante análisis de varianza, ANOVA (en inglés, *analysis of variance*) y posteriores *tests* de Tukey ( $\alpha = 0,05$ ) utilizando el programa Infostat v. 2008 (Di Rienzo et al. 2008). El mismo análisis fue empleado para establecer diferencias en la producción de materia seca y tasas de crecimiento (TCR) entre los diferentes tratamientos de defoliación y cobertura.

El efecto interactivo de la cobertura y la defoliación sobre el crecimiento, por tratarse de un ensayo con parcelas divididas y mediciones repetidas en el tiempo sobre la misma unidad experimental, fue analizado mediante modelos mixtos. Se consideraron como efectos fijos la cobertura, la defoliación, la interacción cobertura-defoliación y el tiempo, y como efectos aleatorios, la parcela principal y la subparcela. Se probaron distintas estructuras de correlación y varianzas de los errores. Se optó por un modelo de correlación de errores del tipo autorregresivo continuo de orden 1 heterocedástico en función de la defoliación por presentar el menor valor del criterio de información de Akaike, AIC (en inglés, *Akaike Information Criterion*). La significancia de las diferencias se establecieron con tests LSD Fisher ( $\alpha = 0,05$ ).

Se considera necesario en este punto hacer una aclaración. En términos estrictamente estadísticos, no sería correcta la comparación de medias entre las plantas bajo cobertura arbórea y las plantas a pleno sol. Al momento de instalar el ensayo las parcelas a pleno sol no participaron de la aleatorización. Por tratarse de la única superficie en Patagonia Andina que presentaba árboles de 21 años de edad con presencia del pastizal natural en el sotobosque no fue posible evitar este error.

## **2.5 Resultados**

### **2.5.1 Efectos de la cobertura arbórea sobre las variables ambientales**

#### **2.5.1.1 Temperatura del aire y demanda atmosférica**

En concordancia con la predicción planteada se encontraron efectos positivos producidos por la cobertura arbórea sobre la temperatura y la demanda atmosférica. Hacia el final del invierno, momento en que comienza la temporada de crecimiento, la temperatura del aire bajo cobertura arbórea fue mayor a la temperatura en los testigos a pleno sol. La temperatura media diaria promediando agosto y septiembre del año más frío (2005) fue  $0,7^{\circ}\text{C}$  superior bajo cobertura de  $350$  árboles  $\text{ha}^{-1}$  y  $0,3^{\circ}\text{C}$  bajo cobertura de  $500$  árboles  $\text{ha}^{-1}$  respecto al promedio de temperatura a cielo abierto (Fig. 2.3a). La temperatura mínima diaria mensual promedio en el periodo junio-septiembre se mantuvo por sobre  $0^{\circ}\text{C}$  bajo ambos niveles de cobertura arbórea, mientras que en el pastizal testigo, estuvo siempre por debajo de  $0^{\circ}\text{C}$  alcanzando en el mes de julio un promedio diario de  $-1,36^{\circ}\text{C}$ . Sin embargo, durante el invierno de 2006, caracterizado por mayores temperaturas que el invierno precedente ( $2,5^{\circ}\text{C}$  más de temperatura promedio en el periodo agosto-septiembre que el año anterior), no se observó este efecto potencialmente facilitador. La temperatura bajo cobertura arbórea fue en promedio  $0,8^{\circ}\text{C}$  inferior al testigo a pleno sol sin diferencias entre los niveles de cobertura (Fig. 2.3b).

Finalizando la temporada de crecimiento, durante febrero y marzo, meses de marcado estrés hídrico debido a la escasez de precipitaciones y la elevada demanda atmosférica, también se encontraron efectos positivos de la cobertura arbórea. La temperatura del aire y la demanda atmosférica medida a través del déficit de presión de vapor (kPa), fueron inferiores bajo cobertura arbórea con diferencias marcadas de

temperatura entre el testigo y el mayor nivel cobertura en ambos meses del año 2006 (Fig. 2.4a) y de déficit de presión de vapor en el verano más cálido (Fig. 2.4b).

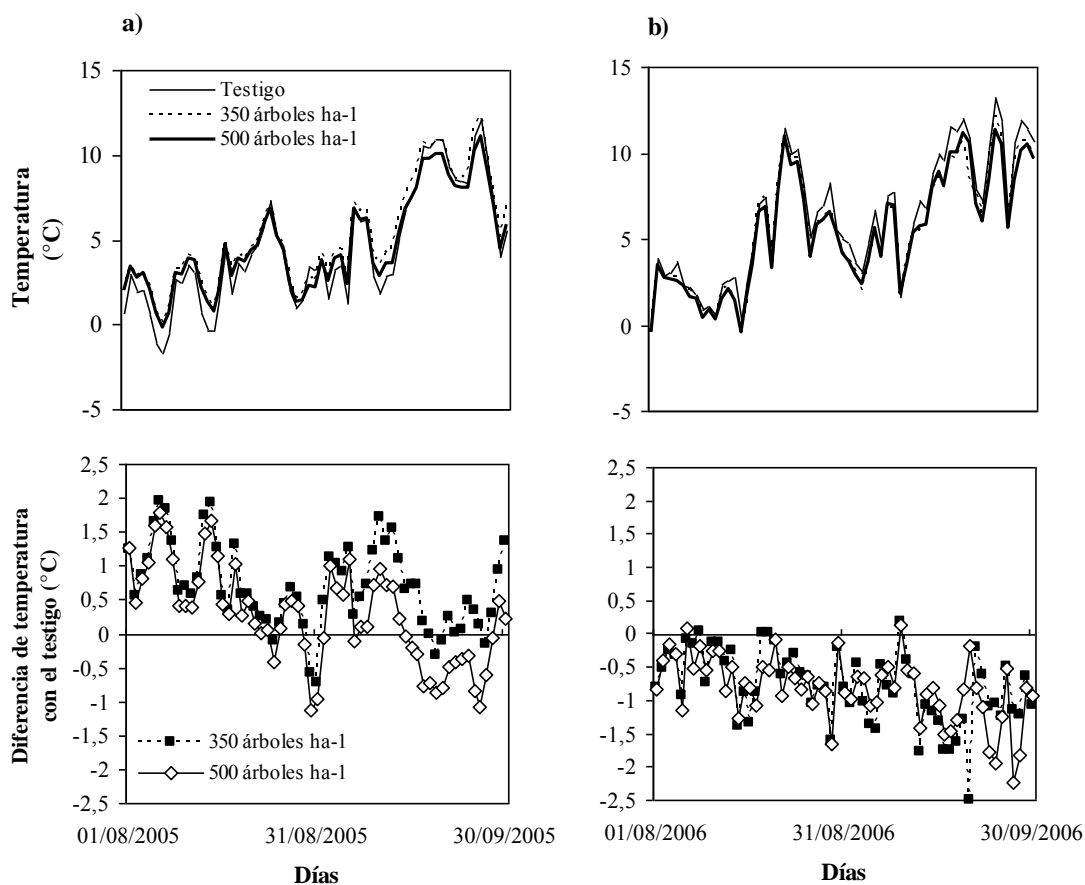


Figura 2.3. Evolución de la temperatura del aire (°C) durante los meses de agosto y septiembre (panel superior), y diferencias de temperatura entre las situaciones bajo cobertura y pleno sol (panel inferior). a) año 2005 y b) año 2006. La línea continua fina indica la evolución en el testigo a pleno sol, la línea punteada corresponde a la situación bajo cobertura de 350 árboles ha<sup>-1</sup> y la línea continua gruesa, bajo cobertura de 500 árboles ha<sup>-1</sup>. (■) 350 árboles ha<sup>-1</sup> y (◇) 500 árboles ha<sup>-1</sup>.

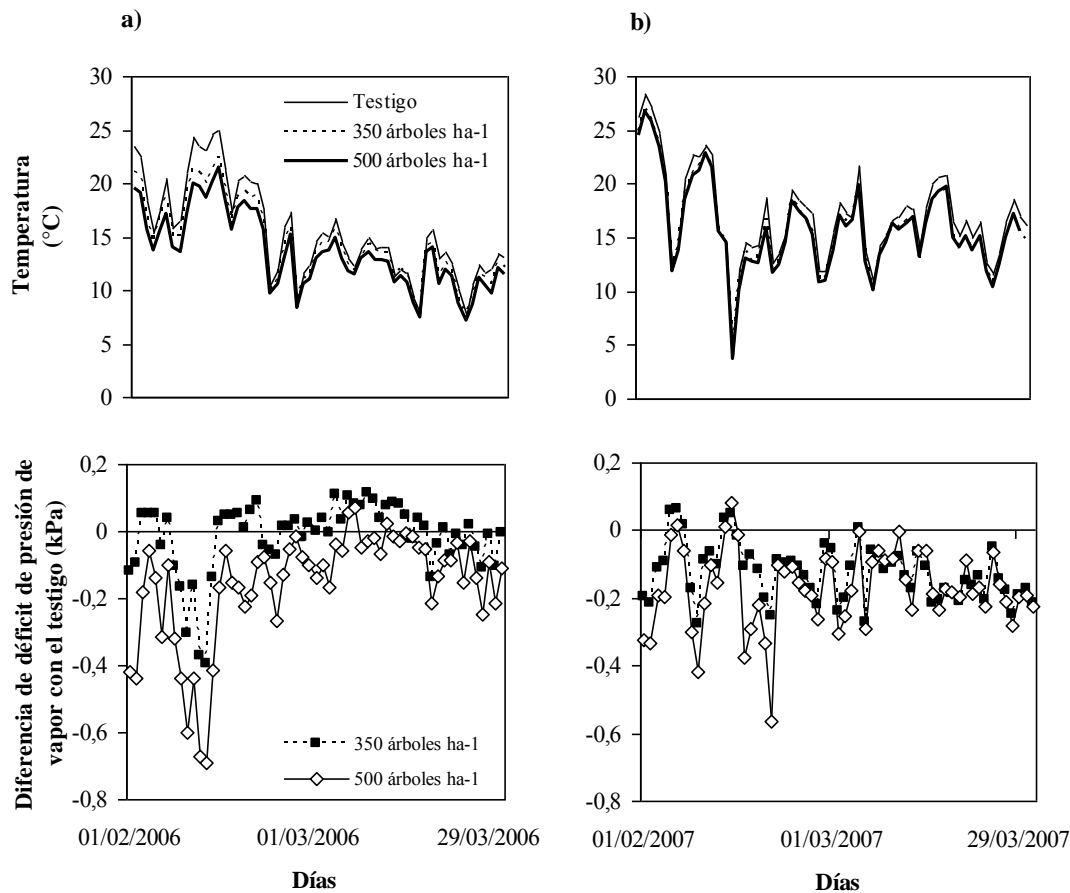


Figura 2.4. Evolución de la temperatura del aire ( $^{\circ}\text{C}$ ) durante los meses de febrero y marzo (panel superior), y diferencias de déficit de presión de vapor (kPa) entre las situaciones bajo cobertura y pleno sol (panel inferior). a) año 2006 y b) año 2007. La línea continua fina indica la evolución en el testigo a pleno sol, la línea punteada corresponde a la situación bajo cobertura de 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  y la línea continua gruesa, bajo cobertura de 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$ . (■) 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  y (◇) 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$ .

### 2.5.1.2 Precipitación y contenido volumétrico de agua en el suelo

Los efectos positivos predichos, provocados por la cobertura arbórea sobre la disponibilidad de agua en suelo, dependieron del nivel de cobertura y especialmente del momento y la cantidad de precipitación caída durante la temporada de crecimiento. El nivel de precipitación de las temporadas (octubre-abril) de estudio evaluadas se situó por encima y por debajo de 249 mm, valor histórico promedio de 23 años para este mismo intervalo de tiempo. La temporada más seca (2004-05) sumó 105,3 mm, un 58% menos de precipitación caída que la referencia histórica. La temporada más húmeda (2005-06) acumuló en el periodo octubre-abril 265,3 mm, concentrados principalmente en la primavera tardía y comienzos del verano. El nivel de precipitación de los meses de noviembre 2005 y enero 2006 estuvo entre los máximos históricos. La temporada 2006-07, con 218,1 mm, constituyó una situación intermedia con una primavera seca y lluvias durante todos los meses de la temporada de crecimiento (Fig. 2.5).

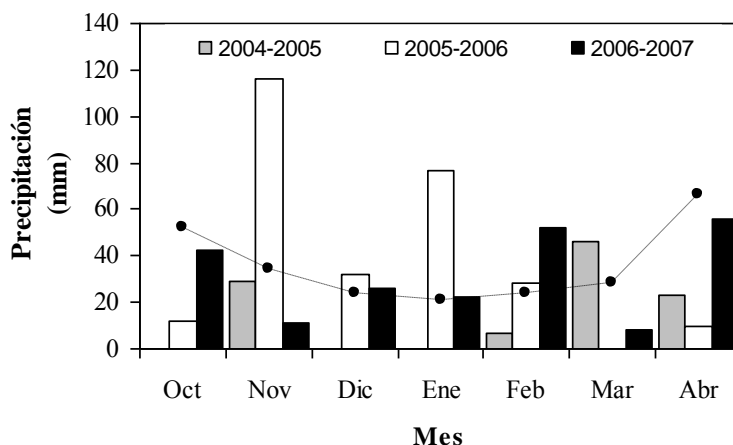


Figura 2.5. Precipitación (mm) caída por mes durante las temporadas de crecimiento (octubre-abril) de los años 2004 a 2007 en la Ea. Lemu Cuyen ( $40^{\circ}30'S$ ,  $71^{\circ}10'W$ ), Valle de Meliquina, provincia de Neuquén. La línea punteada indica el promedio mensual histórico (23 años precedentes) en San Carlos de Bariloche, localidad situada a 70 km del área de estudio. Las barras faltantes indican la ausencia de precipitación en ese mes (Oct, Dic y Ene 2004-05 y Mar 2005-06).

En la temporada seca (2004-05) el contenido volumétrico de agua en el suelo en los primeros 20 cm de profundidad se mantuvo desde noviembre hasta abril por debajo del punto de marchitez permanente ( $<12\%$  Vol, Fig. 2.6). Se observó un efecto negativo de la cobertura arbórea en el periodo octubre-enero, siendo el contenido volumétrico de agua en suelo en el mismo horizonte (0 a 20 cm) mayor en las parcelas del pastizal abierto. No obstante, durante marzo, momento de extrema sequía con menos de  $5\%$ Vol en los primeros 20 cm de profundidad, no hubo diferencias entre los distintos niveles de cobertura ( $p < 0,05$ ,  $n = 9-12$ , Apéndice 1). Pasado este periodo, las lluvias de comienzo del otoño (Fig. 2.5) volvieron a marcar diferencias a favor del pastizal abierto ( $p < 0,01$ ,  $n = 12$ , Apéndice 1). En el horizonte de mayor profundidad (100-120 cm), los tratamientos forestados mostraron también menor contenido de agua que las parcelas del pastizal abierto. Las diferencias más notorias se observaron durante los meses de activo crecimiento de los árboles (noviembre y diciembre) y en abril, cuando comienza la recarga del perfil en las parcelas del pastizal abierto producto de las primeras lluvias de otoño ( $p < 0,01$ ,  $n = 5$ , Fig. 2.6, Apéndice 1).

En contraste con lo observado en la temporada seca, las temporadas húmedas presentaron un efecto positivo de la cobertura arbórea. Hasta el mes de enero, el contenido de agua en el suelo en todo el perfil (0 a 120 cm) de las parcelas con  $500$  árboles  $ha^{-1}$  fue superior o no se diferenció de las parcelas del pastizal abierto (Apéndice 1). A fines del verano (febrero y marzo) el contenido de agua en los primeros 20 cm de profundidad no mostró diferencias entre los niveles de cobertura ( $p > 0,05$ ,  $n = 9-12$ , Apéndice 1). Sin embargo, a profundidades mayores los contenidos de agua de las parcelas forestadas fueron inferiores a las del pastizal abierto ( $p < 0,05$ ,  $n = 9-12$ , Fig. 2.6, Apéndice 1).

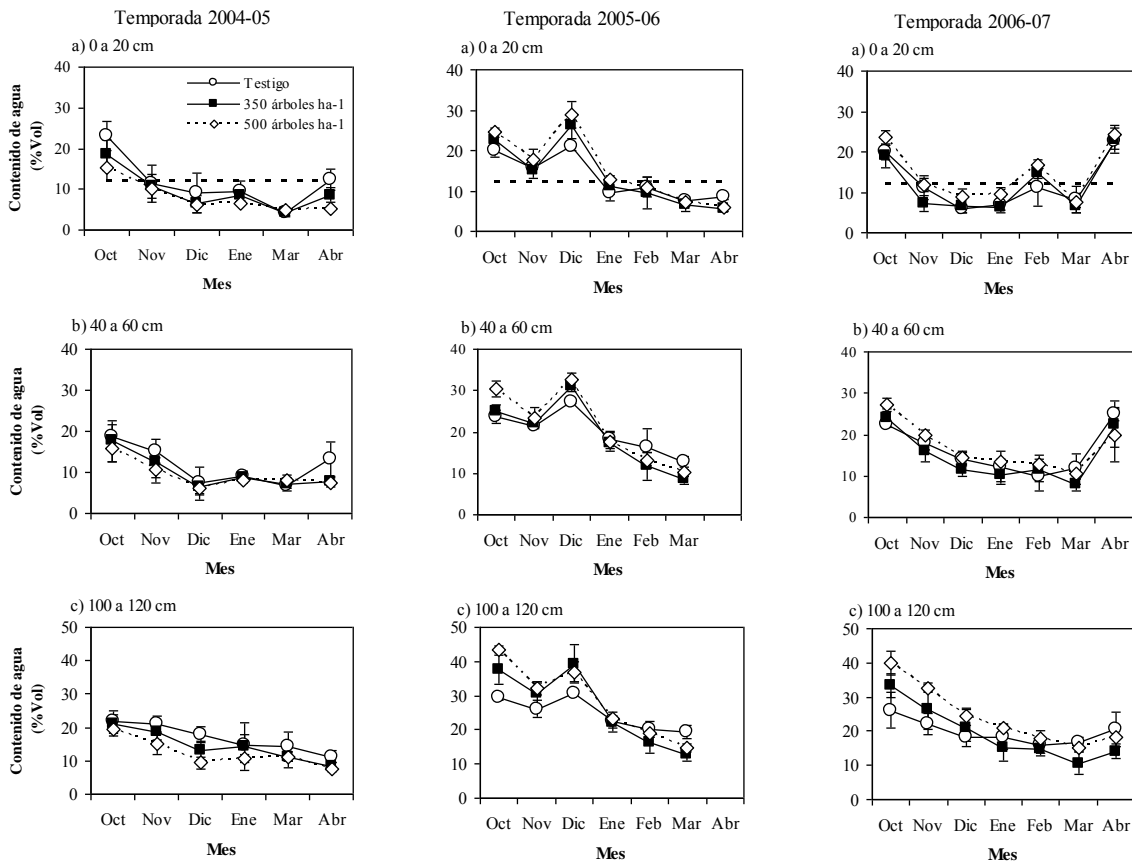


Figura 2.6. Evolución del contenido volumétrico de agua en suelo (%Vol) en los diferentes niveles de cobertura arbórea (testigo a pleno sol, 350 y 500 árboles ha<sup>-1</sup>) a distintas profundidades, 0-20, 40-60 y 100-120 cm. Cada punto representa el promedio ( $n = 9-12$  para 0-20 cm y  $n = 5-6$  para el resto de las profundidades) de una medición mensual durante los meses de la temporada de crecimiento (octubre a abril) entre los años 2004 y 2007 en la Ea. Lemu Cuyen (40°30'S, 71°10'W), Valle de Meliquina, provincia de Neuquén. La línea punteada horizontal de las primeras tres figuras indica el contenido volumétrico de agua en suelo correspondiente al punto de marchitez permanente (PP, 12% Vol). Las barras de error indican el error estándar de cada estimación.

### 2.5.1.3 Cobertura arbórea y radiación total, directa y difusa que alcanza en suelo

En concordancia con la predicción planteada, el aumento de la cobertura arbórea tuvo un efecto negativo sobre la cantidad de radiación que es transmitida a través del dosel arbóreo. Ambos tratamientos forestados se diferenciaron significativamente ( $p < 0,05$ ,  $n = 15$ , Tabla 2.3) en los niveles de cobertura y cantidad y distribución de la radiación que alcanza el suelo. La estructura con 500 árboles ha<sup>-1</sup> presentó un 34% más de cobertura de canopy que la estructura con 350 árboles ha<sup>-1</sup>. La radiación (total, directa y difusa) que alcanza el sotobosque en la estructura de 500 árboles ha<sup>-1</sup> disminuyó un 70% respecto a la observada en el tratamiento de 350 árboles ha<sup>-1</sup>.



Tabla 2.3. Proporciones de cobertura del canopeo, apertura del canopeo y radiación total, directa y difusa promedio respecto a la situación a cielo abierto, para cada densidad de plantación. Los valores representan el promedio (EE) de 15 fotos hemisféricas tomadas en cada nivel de cobertura en abril de 2006. Letras diferentes en la misma línea indican diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA, Test de Tukey,  $p < 0,05$ ).

	Densidad de árboles	
	350 árboles ha <sup>-1</sup>	500 árboles ha <sup>-1</sup>
Promedio de cobertura del canopeo (%) (EE)	44 (7,63) a	78 (5,6) b
Promedio de aperturas del canopeo (%) (EE)	18 (1,0) a	7 (0,6) b
Proporción de radiación total promedio (%) (EE)	24 (3,0) a	8 (2,0) b
Proporción de radiación directa promedio (%) (EE)	24 (3,3) a	8 (2,0) b
Proporción de radiación difusa promedio (%) (EE)	27 (2,0) a	10 (1,0) b

### 2.5.2 Crecimiento relativo acumulado de *F. pallescens*

El crecimiento relativo acumulado de las plantas defoliadas bajo cobertura arbórea fue en general mayor que el de las plantas sin defoliación dando sustento a la primera de las predicciones planteadas. La respuesta varió en función de la intensidad y frecuencia de defoliación y de las condiciones ambientales de la temporada de crecimiento. Las plantas defoliadas con baja y alta intensidad bajo cobertura arbórea presentaron crecimientos superiores al de las plantas sin defoliación (5,2-6,6 vs. 0,8-0,9,  $p < 0,05$ ,  $n = 3$ , Tabla 2.4) pero sin diferencias entre ambos niveles de intensidad y de cobertura arbórea. En el testigo a pleno sol, las plantas defoliadas también tuvieron crecimientos relativos superiores a las plantas sin defoliación pero, a diferencia de lo ocurrido bajo cobertura arbórea, las plantas defoliadas con alta intensidad presentaron crecimientos relativos mayores a las defoliadas con baja intensidad (9,9 vs. 4,7,  $p < 0,05$ ,  $n = 3$ , Tabla 2.4).

Tabla 2.4. Promedio (EE) de valores acumulados a lo largo de la temporada 2004-05 (octubre-abril) de crecimiento relativo (CR), macollaje neto (MN), número de hojas por macollo (HM) e incremento relativo del largo de las hojas (IR) de *Festuca pallescens* en respuesta a la intensidad de defoliación y el nivel de cobertura arbórea. Letras diferentes en la fila correspondiente a cada variable indican diferencias significativas (LSD Fisher,  $p < 0,05$ ). Defoliación de “baja” y “alta intensidad” indican la remoción al inicio de la temporada (octubre) del 50 y 70% de la biomasa de hojas verdes, respectivamente.

Variable	Testigo			350 árboles ha <sup>-1</sup>			500 árboles ha <sup>-1</sup>			Efecto Defoliación p-valor	Efecto Cobertura p-valor	Interacción Defol.:Cob. p-valor
	Sin defoliación	Baja intensidad	Alta intensidad	Sin defoliación	Baja intensidad	Alta intensidad	Sin defoliación	Baja intensidad	Alta intensidad			
CR	1,3 (0,2) c	4,7 (1,3) b	9,9 (1,5) a	0,9 (0,1) cd	6,6 (1,1) ab	5,5 (1,2) b	0,8 (0,1) d	6,3 (1,1) ab	5,2 (1,2) b	<0,01	0,13	0,27
MN	1,1 (0,1) a	0,9 (0,1) abc	0,9 (0,1) ab	0,9 (0,1) ab	1,0 (0,1) ab	0,8 (0,1) abc	0,8 (0,1) abc	0,8 (0,1) bc	0,6 (0,1) c	0,04	0,1	0,62
HM	1,1 (0,1) b	2,1 (0,02) a	2,2 (0,2) a	1,1 (0,1) b	2,2 (0,2) a	1,8 (0,2) a	0,9 (0,1) b	2,1 (0,2) a	2,2 (0,1) a	<0,01	0,32	0,16
IR	1,0 (0,1) d	2,3 (0,3) c	4,6 (0,4) a	0,9 (0,1) d	2,8 (0,3) bc	3,3 (0,4) bc	1,0 (0,1) d	3,6 (0,3) ab	3,8 (0,4) ab	<0,01	0,42	0,07

La frecuencia de defoliación tuvo un efecto diferencial sobre el crecimiento relativo de las plantas bajo cobertura arbórea en función del nivel aplicado. Las plantas defoliadas con baja frecuencia presentaron crecimientos relativos acumulados a lo largo de la temporada superiores a las plantas sin defoliación (4,9-9,1 vs. 0,8-1,3,  $p < 0,05$ ,  $n = 3-5$ , Tabla 2.5) apoyando la predicción planteada. El momento de aplicación de la defoliación durante la temporada de crecimiento no alteró la respuesta, las plantas defoliadas crecieron más que las plantas sin defoliación (3,4-5,1 vs. 0,8-1,3,  $p < 0,05$ ,  $n = 3$ , Tabla 2.7). Además, en ninguna de las temporadas de crecimiento evaluadas se encontraron diferencias en el crecimiento relativo entre plantas defoliadas bajo ambos niveles de cobertura arbórea.

Tabla 2.5. Promedio (EE) de valores acumulados a lo largo de la temporada (octubre-abril) de crecimiento relativo (CR), macollaje neto (MN), número de hojas por macollo (HM) e incremento relativo del largo de las hojas de *Festuca pallescens* en respuesta a la baja frecuencia de defoliación y el nivel de cobertura arbórea. Letras diferentes en la fila correspondiente a cada variable indican diferencias significativas (LSD Fisher,  $p < 0,05$ ). Defoliación de “baja frecuencia” significa la remoción por única vez al inicio de la temporada (octubre) del 50% de la biomasa de hojas verdes.

Temporada	Variable	Testigo		350 árboles ha <sup>-1</sup>		500 árboles ha <sup>-1</sup>		Efecto Defoliación p-valor	Efecto Cobertura p-valor	Interacción Defol.:Cob. p-valor
		Sin defoliación	Baja frecuencia	Sin defoliación	Baja frecuencia	Sin defoliación	Baja frecuencia			
2004-2005	CR	1,3 (0,1) b	4,7 (1,2) a	0,9 (0,1) bc	6,6 (1,2) a	0,8 (0,1) c	6,3 (1,2) a	<0,01	0,04	0,55
	MN	1,1 (0,1) a	0,9 (0,1) a	0,9 (0,1) a	1,0 (0,1) a	0,8 (0,1) a	0,8 (0,1) a	0,5	0,12	0,68
	HM	1,1 (0,1) b	2,1 (0,02) a	1,1 (0,1) bc	2,2 (0,2) a	0,9 (0,1) c	2,1 (0,2) a	<0,01	0,07	0,77
	IR	1,0 (0,1) c	2,3 (0,3) b	0,9 (0,1) c	2,7 (0,3) ab	1,0 (0,1) c	3,5 (0,3) a	<0,01	0,35	0,05
2005-2006	CR	1,6 (0,1) c	6,3 (0,8) b	1,1 (0,1) d	9,1 (0,8) a	1,2 (0,1) cd	7,7 (0,8) ab	<0,01	0,13	0,06
	MN	1,1 (0,1) a	0,8 (0,1) bc	0,9 (0,1) abcd	0,9 (0,1) ab	0,8 (0,1) bcd	0,7 (0,1) c	0,01	0,01	0,07
	HM	1,2 (0,1) bc	2,3 (0,1) a	1,1 (0,1) c	2,6 (0,1) a	1,4 (0,1) b	2,6 (0,1) a	<0,01	0,08	0,11
	IR	1,1 (0,1) c	3,1 (0,2) b	1,1 (0,1) c	3,6 (0,2) ab	1,1 (0,1) c	4,1 (0,2) a	<0,01	0,79	0,02
2006-2007	CR	1,3 (0,1) c	7,8 (0,4) a	1,2 (0,1) c	5,1 (0,4) b	1,3 (0,1) c	4,9 (0,4) b	<0,01	0,34	<0,01
	MN	0,9 (0,1) ab	1,0 (0,1) a	0,9 (0,1) ab	0,8 (0,1) b	0,8 (0,1) b	0,8 (0,1) b	<0,01	0,03	0,06
	HM	1,2 (0,1) d	2,6 (0,1) a	1,3 (0,1) d	2,2 (0,1) b	1,5 (0,1) c	2,5 (0,1) ab	<0,01	0,03	0,06
	IR	1,2 (0,1) c	3,1 (0,1) a	1,1 (0,1) c	2,6 (0,1) b	1,1 (0,1) c	2,9 (0,1) a	<0,01	0,04	0,05

En contraste, el crecimiento relativo de las plantas defoliadas con alta frecuencia bajo cobertura arbórea fue disminuyendo a medida que aumentó el número de defoliaciones. El crecimiento relativo posterior a la tercera defoliación de plantas de *F. pallescens* bajo 350 árboles ha<sup>-1</sup> no se diferenció del crecimiento de las plantas sin defoliación (1,1-1,7 vs. 0,9-1,3,  $p > 0,05$ ,  $n = 5$ , Tabla 2.6). Lo mismo sucedió en plantas creciendo bajo 500 árboles ha<sup>-1</sup> luego de aplicada la segunda defoliación. En la temporada 2005-06 el crecimiento posterior a la tercera defoliación en este mismo nivel de cobertura fue significativamente inferior al de las plantas sin defoliación (0,4 vs. 0,9,  $p < 0,05$ ,  $n = 5$ , Tabla 2.6).

Tabla 2.6. Crecimiento relativo (CR) acumulado (EE) de *Festuca pallescens* en respuesta a alta frecuencia de defoliación para las temporadas 2005-06 y 2006-07. El valor de CR corresponde a un periodo de rebrote entre defoliaciones de aproximadamente 60 días. La primera defoliación fue efectuada en el mes de octubre de cada temporada. Letras diferentes entre niveles de cobertura para cada defoliación indican diferencias significativas (LSD Fisher,  $p < 0,05$ ).

Temporada	Variable	Testigo		350 árboles ha <sup>-1</sup>		500 árboles ha <sup>-1</sup>		Efecto Defoliación <i>p</i> -valor	Efecto Cobertura <i>p</i> -valor	Interacción Defol.:Cob. <i>p</i> -valor
		Sin defoliación	Alta frecuencia	Sin defoliación	Alta frecuencia	Sin defoliación	Alta frecuencia			
2005-2006	CR (1 <sup>ra</sup> Defoliación)	1,1 (0,1) b	4,2 (0,5) a	0,9 (0,1) b	4,4 (0,5) a	1,1 (0,1) b	3,0 (0,5) a	<0,01	0,40	0,11
	CR (2 <sup>da</sup> Defoliación)	1,3 (0,2) c	4,3 (0,5) a	1,4 (0,2) c	2,9 (0,5) b	1,5 (0,2) c	1,9 (0,5) bc	<0,01	0,69	0,05
	CR (3 <sup>ra</sup> Defoliación)	1,3 (0,1) b	3,4 (0,2) a	1,1 (0,1) b	1,3 (0,2) b	0,9 (0,1) b	0,4 (0,2) c	<0,01	<0,01	<0,01
2006-2007	CR (1 <sup>ra</sup> Defoliación)	1,3 (0,1) c	4,5 (0,5) a	1,2 (0,1) c	3,2 (0,5) b	1,2 (0,1) c	4,2 (0,5) ab	<0,01	0,58	0,15
	CR (2 <sup>da</sup> Defoliación)	1,1 (0,1) d	5,2 (0,3) a	1,0 (0,1) d	2,3 (0,3) c	1,0 (0,1) d	3,5 (0,3) b	<0,01	0,36	<0,01
	CR (3 <sup>ra</sup> Defoliación)	0,8 (0,1) b	6,3 (1,1) a	0,9 (0,1) b	1,7 (1,1) b	0,9 (0,1) b	1,1 (1,1) b	<0,01	0,24	0,01

Tabla 2.7. Crecimiento relativo (CR) acumulado (EE) de *Festuca pallescens* luego de aproximadamente 60 días de rebrote en función del momento de aplicación de la defoliación (octubre, diciembre o febrero) durante la temporada 2006-07. Letras diferentes entre niveles de cobertura dentro de cada mes indican diferencias significativas (ANOVA,  $p < 0,05$ ).

Temporada	Variable	Testigo		350 árboles ha <sup>-1</sup>		500 árboles ha <sup>-1</sup>		Efecto Defoliación <i>p</i> -valor	Efecto Cobertura <i>p</i> -valor	Interacción Defol.:Cob. <i>p</i> -valor
		Sin defoliación	Baja frecuencia	Sin defoliación	Baja frecuencia	Sin defoliación	Baja frecuencia			
2006-2007	CR (Corte Octubre)	1,3 (0,1) c	7,8 (0,4) a	1,2 (0,1) c	5,1 (0,4) b	1,3 (0,1) c	4,9 (0,4) b	<0,01	0,34	<0,01
	CR (Corte Diciembre)	1,1 (0,4) b	5,0 (0,5) a	1,0 (0,4) b	3,5 (0,5) a	1,0 (0,4) b	4,1 (0,5) a	<0,01	0,37	0,27
	CR (Corte Febrero)	1,6 (0,2) b	4,5 (0,2) a	0,8 (0,3) b	3,4 (0,3) a	0,9 (0,2) b	3,4 (0,2) a	<0,01	<0,01	0,77

La segunda predicción contemplaba que el crecimiento óptimo de *F. pallescens* se produciría bajo cobertura arbórea con algún grado de defoliación. En la temporada seca (2004-05), los promedios de crecimiento relativo de las plantas defoliadas bajo cobertura y a pleno sol no presentaron diferencias si bien bajo cobertura arbórea tendieron a ser superiores. En la primera temporada húmeda (2005-06) con precipitaciones principalmente en primavera e inicio del verano, las plantas defoliadas con baja frecuencia en el nivel de 350 árboles ha<sup>-1</sup> mostraron mayor crecimiento relativo que las plantas defoliadas en el testigo a pleno sol (9,1 vs. 6,3,  $p < 0,05$ ,  $n = 5$ , Tabla 2.5). En esta misma temporada, las plantas defoliadas bajo el mayor nivel de cobertura

crecieron en la misma magnitud que las plantas defoliadas a pleno sol evidenciando una facilitación parcial por recursos o factores de crecimiento (7,7 vs. 6,3,  $p > 0,05$ ,  $n = 5$ , Tabla 2.5). Sin embargo, en la segunda temporada húmeda (2006-07), en contraste con lo predicho, las plantas defoliadas del testigo a pleno sol crecieron más que las plantas defoliadas bajo cobertura arbórea (7,8 vs. 4,9-5,1,  $p < 0,05$ ,  $n = 5$ , Tabla 2.5).

A diferencia de lo encontrado en plantas con baja frecuencia de defoliación, las plantas sin defoliación del testigo a pleno sol crecieron más que las plantas sin defoliación bajo el mayor nivel de cobertura arbórea en la temporada seca 2004-05 (1,3 vs. 0,8  $p < 0,05$ ,  $n = 3$ , Tabla 2.4) y también presentaron mayor crecimiento relativo acumulado que las plantas bajo 350 árboles  $ha^{-1}$  en la primera temporada húmeda 2005-06 (1,6 vs. 1,2  $p < 0,05$ ,  $n = 3$ , Tabla 2.5). En la segunda temporada húmeda (2006-07), a diferencia de lo ocurrido en las temporadas anteriores, las plantas sin defoliación de los distintos niveles de cobertura no mostraron diferencias en el crecimiento relativo acumulado a lo largo de la temporada.

Los componentes del crecimiento con mayor respuesta a la defoliación en todas las temporadas de crecimiento fueron el número de hojas por macollo (HM) y el incremento relativo del largo de las hojas (IR). Las plantas defoliadas presentaron un aumento del número de hojas por macollo mayor al de las plantas sin defoliación, no evidenciando diferencias entre los niveles de cobertura. El incremento del largo de las hojas de las plantas defoliadas fue también superior al de las plantas sin defoliación mostrando mayor respuesta en el tratamiento de 500 árboles  $ha^{-1}$  (Tabla 2.4 y 2.5). El macollaje neto (MN) fue sólo afectado por la alta frecuencia de defoliación. Las plantas defoliadas con alta frecuencia bajo cobertura arbórea, luego de la segunda defoliación, presentaron una merma en el macollaje neto evidenciando diferencias significativas con las plantas sin defoliación. Las diferencias más notorias se dieron luego de aplicado el tercer corte en el nivel de 500 árboles  $ha^{-1}$  (0,28 vs. 1,03 en la Temp. 2005-06 y 0,38 vs. 0,97 en la Temp. 2006-07,  $p < 0,05$ ,  $n = 5$ , datos no presentados).

### 2.5.3 Producción de materia seca aérea, tasa de crecimiento relativo (TCR) y crecimiento compensatorio de *F. pallescens*

La cobertura arbórea afectó negativamente la producción de materia seca de hojas verdes (MSV g,  $p < 0,01$ ,  $n = 12-14$ , Tabla 2.8 y 2.9). Las plantas bajo cobertura, independientemente de su nivel de defoliación, produjeron menos materia seca que las plantas del testigo a pleno sol. La defoliación, por su parte, afectó la producción de materia seca en función del nivel de cobertura y las condiciones de la temporada de crecimiento.

En ambas temporadas húmedas (2005-06 y 2006-07), bajo cobertura de 350 árboles  $ha^{-1}$  las plantas defoliadas con baja frecuencia no mostraron diferencias en la producción de materia seca con las plantas sin defoliación. No obstante, los valores promedios fueron sensiblemente menores (7,7-5,5 vs. 14,7-9,9  $p > 0,05$ ,  $n = 12-14$ , Tabla 2.8). En el tratamiento de 500 árboles  $ha^{-1}$  la producción de materia seca de las plantas defoliadas con baja frecuencia fue significativamente menor a la producción de las plantas sin defoliación en la temporada 2005-06 (1,6 vs. 6,5,  $p < 0,05$ ,  $n = 12$ , Tabla 2.8) mientras que, en la temporada 2006-07, no se observaron diferencias. En el testigo a pleno sol, el efecto de la defoliación sobre la producción de materia seca dependió también de las condiciones de la temporada de crecimiento. En la primera temporada no

se encontraron diferencias entre testigos y defoliadas mientras que en la siguiente temporada con una primavera seca la producción de materia seca de las plantas defoliadas fue menor (10,3 vs. 22,4,  $p < 0,05$ ,  $n = 12$ , Tabla 2.8).

Tabla 2.8. Producción de materia seca de hojas verdes (MS Verde, g) y tasa de crecimiento relativo (TCR,  $g\ g^{-1}\ día^{-1}$ ) de *Festuca pallescens* en función del nivel de defoliación y cobertura arbórea para las temporadas húmedas 2005-06 y 2006-07. Letras diferentes en la misma línea indican diferencias significativas (LSD Fisher,  $p < 0,05$ ).

Temporada	Variable	Testigo		350 árboles $ha^{-1}$		500 árboles $ha^{-1}$		Efecto Defoliación $p$ -valor	Efecto Cobertura $p$ -valor	Interacción Defol.:Cob. $p$ -valor
		Sin defoliación	Baja frecuencia	Sin defoliación	Baja frecuencia	Sin defoliación	Baja frecuencia			
2005-2006	MSV (g)	11,6 (2,7) a	14,3 (2,9) a	9,9 (2,3) a	5,2 (2,2) a	6,5 (2,8) a	1,6 (2,2) b	<0,01	<0,01	0,09
	TCR ( $g\ g^{-1}\ día^{-1}$ )	0,0028 b	0,0056 a	0,0034 ab	0,0036 ab	0,0020 b	0,0023 b	0,06	0,002	0,02
2006-2007	MSV (g)	22,4 (2,9) a	10,3 (2,9) bc	14,7 (2,9) ab	7,7 (2,2) bc	7,4 (2,9) bc	4,4 (2,2) c	<0,01	<0,01	0,22
	TCR ( $g\ g^{-1}\ día^{-1}$ )	0,0039 a	0,0043 a	0,0049 a	0,0056 a	0,0035 a	0,0045 a	0,15	0,08	0,9

Tabla 2.9. Producción de materia seca de hojas verdes (MS Verde, g) y tasa crecimiento relativo (TCR,  $g\ g^{-1}\ día^{-1}$ ) de *Festuca pallescens* entre cortes sucesivos (60 días) del tratamiento de alta frecuencia de defoliación en función del nivel de cobertura arbórea para las temporadas húmedas 2005-06 y 2006-07. Letras diferentes en la misma línea indican diferencias significativas (LSD Fisher,  $p < 0,05$ ).

Temporada	Defoliación	Variable	Testigo	350 árboles $ha^{-1}$	500 árboles $ha^{-1}$	Efecto Cobertura $p$ -valor
2005-2006	Primera	MSV (g)	s.d.	s.d.	s.d.	s.d.
		TCR ( $g\ g^{-1}\ día^{-1}$ )	s.d.	s.d.	s.d.	s.d.
	Segunda	MSV (g)	12,3 (1,6) a	1,8 (1,6) b	1,3 (1,6) b	<0,01
		TCR ( $g\ g^{-1}\ día^{-1}$ )	0,011 a	0,006 b	0,004 b	<0,01
	Tercera	MSV (g)	2,6 (0,4) a	0,2 (0,4) b	0,1 (0,4) b	<0,01
		TCR ( $g\ g^{-1}\ día^{-1}$ )	0,007 a	0,005 a	0,001 b	<0,01
2006-2007	Primera	MSV (g)	10,4 (1,7) a	7,8 (1,6) ab	4,1 (1,6) b	0,02
		TCR ( $g\ g^{-1}\ día^{-1}$ )	0,011 a	0,014 a	0,010 a	0,18
	Segunda	MSV (g)	10,8 (1,1) a	3,8 (1,0) b	2,2 (1,0) b	<0,01
		TCR ( $g\ g^{-1}\ día^{-1}$ )	0,011 a	0,009 ab	0,006 b	0,01
	Tercera	MSV (g)	2,9 (0,3) a	0,9 (0,3) b	0,3 (0,3) b	<0,01
		TCR ( $g\ g^{-1}\ día^{-1}$ )	0,006 a	0,005 a	0,003 b	<0,01

\*s.d.: Sin dato, no se cuenta con la información de esta defoliación.

La producción de materia seca de plantas defoliadas con alta frecuencia no pudo ser comparada con la producción de materia seca de plantas sin defoliación en los periodos comprendidos entre defoliaciones. No obstante, la producción acumulada sumando las tres defoliaciones realizadas a lo largo de la temporada mostró promedios superiores en todos los niveles de cobertura a la producción de las plantas con baja

frecuencia de defoliación alcanzando valores próximos al de las plantas sin defoliación (Tabla 2.8 y 2.9). Sin diferencias entre ambos niveles de cobertura arbórea, la producción de materia seca a partir de la segunda defoliación fue inferior a la producción de materia seca de las plantas con el mismo tratamiento del testigo a pleno sol (2,2-3,8 vs. 10,8 2<sup>da</sup> Def.; 0,3-0,9 vs. 2,9 3<sup>ra</sup> Def.,  $p < 0,05$ ,  $n = 12$ , Tabla 2.9).

El aumento de la tasa de crecimiento relativo (TCR) posterior a la defoliación de baja frecuencia provocó una respuesta compensatoria parcial en todos los niveles de cobertura. Los promedios de TCR fueron superiores en las plantas defoliadas pero este aumento no alcanzó para superar la producción de biomasa o tasa de crecimiento absoluta (TCA) de las plantas sin defoliación. Sólo en un caso, las plantas del testigo a pleno sol evidenciaron una respuesta sobrecompensatoria produciendo más cantidad de materia seca que los testigos sin defoliación (Fig. 2.7 a). En la temporada 2005-06, las plantas bajo cobertura arbórea no alcanzaron a producir la materia seca removida por el corte. Por el contrario, en la temporada 2006-07, en ambos niveles de cobertura produjeron más del doble de la materia seca removida inicialmente (Fig. 2.7).

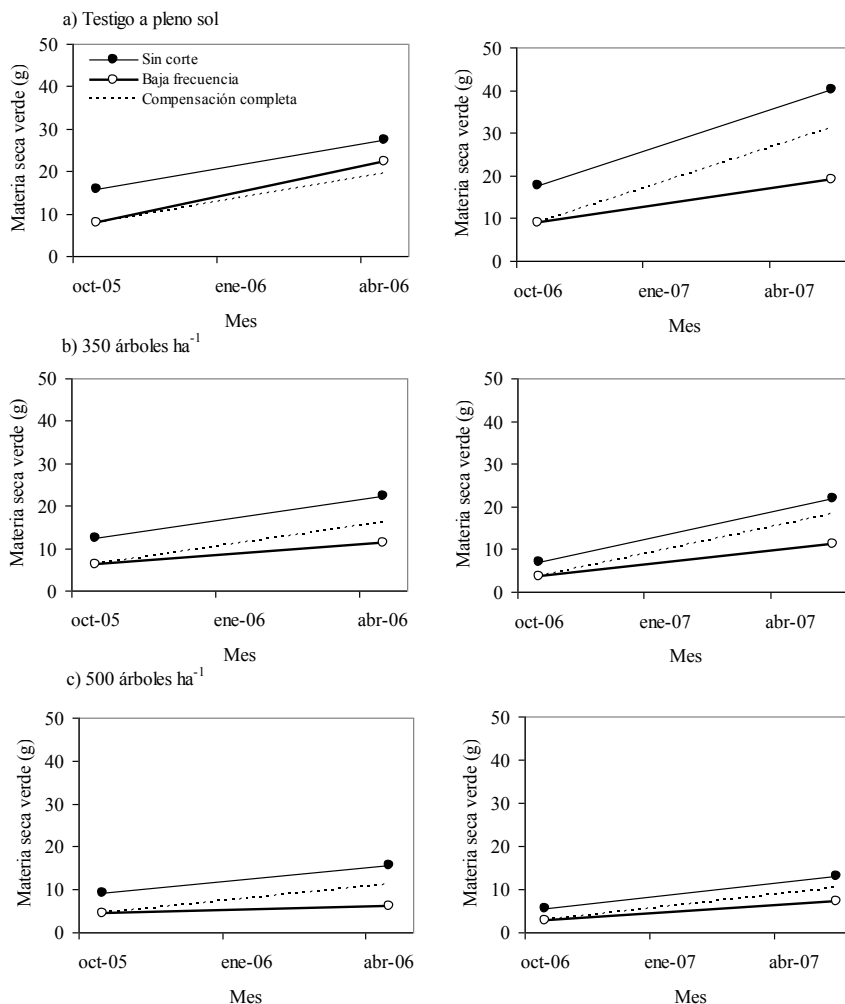


Figura 2.7. Crecimiento compensatorio de las temporadas 2005-06 y 2006-07. Producción de materia seca de hojas verdes (MSV g) al final de la temporada de crecimiento en plantas sin defoliación (●) y defoliadas (○) con baja frecuencia e intensidad (remoción del 50% de la materia seca verde al inicio de la temporada). La línea punteada indica la compensación completa.

## 2.6 Discusión

### 2.6.1 Efectos de la cobertura arbórea sobre los recursos y factores de crecimiento

El dosel arbóreo, al interferir en los flujos de masa de aire y alterar la emisión y absorción de radiación, produce por lo general un efecto *buffer* (amortiguador) sobre la temperatura diaria o estacional (Aussenac 2000). En inviernos fríos con alta nubosidad y por consiguiente escasa radiación, la diferencia de 0,3 a 0,7°C encontrada entre el promedio de temperatura media diaria bajo cobertura y a pleno sol al comienzo de la temporada de crecimiento, indicaría que las plantas bajo cobertura arbórea en años de estas características estarían más tempranamente expuestas a condiciones favorables para comenzar su crecimiento. En esta época del año, la temperatura y la productividad están íntimamente relacionadas debido a que la disponibilidad de agua y la radiación no son limitantes (Jobbágy y Sala 2000). Todo lo contrario sucedería en inviernos de escasa nubosidad en los que mayor radiación alcanza las zonas a cielo abierto provocando temperaturas en superficie más elevadas respecto a las situaciones bajo cobertura arbórea (Fig. 2.3).

Durante los meses del verano, la cobertura arbórea actuaría atemperando o disminuyendo las marcas máximas y la demanda atmosférica promoviendo un mejor estado hídrico de los pastos. Este efecto aumentaría con coberturas arbóreas mayores al 50% y veranos con temperaturas superiores a la media histórica (Fig. 2.4). En condiciones parecidas de cobertura arbórea de *Quercus pubescens* y clima Mediterráneo, Garnier y Roy (1988) encontraron resultados similares a los del presente estudio, citando temperaturas promedio de 0,6°C superior en invierno y 1,6°C inferior en verano, respecto a las zonas a cielo abierto.

Por otro lado, el efecto de la cobertura arbórea sobre la disponibilidad de agua en suelo en el horizonte superficial estaría influenciado por el nivel de precipitación de la temporada de crecimiento. En temporadas secas, con precipitaciones por debajo del promedio histórico, el contenido volumétrico de agua en suelo en el horizonte superficial bajo cobertura arbórea sería menor respecto a la situación a pleno sol, mientras que, en temporadas húmedas con precipitaciones por sobre el promedio histórico, se invertiría el efecto. Estas evidencias contrastan con lo encontrado por Fernández et al. (2006a) en el mismo sistema de estudio. Siendo temporadas con precipitaciones de similar magnitud, los antecedentes indicaban que el contenido de agua en este horizonte no era afectado por la cobertura arbórea. Producto del crecimiento de los árboles, los porcentajes de apertura del canopeo (porciones de cielo visible) pasaron de ser mayores al 25% de la hemi-esfera en el año 2001 (Fernández et al. 2006a) a ser inferiores al 20% en el presente estudio. El aumento del área foliar del canopeo arbóreo, al incrementar la interceptación de las precipitaciones, posiblemente interfiera en la recarga de agua del suelo en años con precipitaciones por debajo de la media (2004-05, Fig. 2.6). En años con precipitaciones mayores o iguales al promedio histórico, la intensidad y frecuencia de las lluvias seguramente saturan de agua el canopeo disminuyendo la interceptación. El 80% del agua utilizada por *F. palleescens* durante la temporada de crecimiento proviene de este horizonte superficial (Fernández et al. 2008). Esto indicaría, que sólo en temporadas húmedas con precipitaciones mayores a la media histórica y bajo niveles de cobertura arbórea superiores al 50% o aperturas del canopeo inferiores al 20%, se podría observar un efecto de facilitación de los árboles sobre los pastos mediado por la disponibilidad de agua.



La presencia del estrato arbóreo implica un uso más exhaustivo del agua en todo el perfil del suelo. Al final de la temporada de crecimiento, el contenido de agua en el horizonte más profundo (100-120 cm) fue siempre inferior en los tratamientos forestados (Fig. 2.6). Esto indicaría un mayor consumo de agua profunda por parte del pino ponderosa, situación que ha sido probada mediante el uso de isótopos estables por Fernández et al. (2008) y mediante sensores automáticos de agua en suelo instalados a distintas profundidades (Licata et al. 2008). En presencia de *F. pallescens*, el pino ponderosa extrae aproximadamente el 80% del agua que utiliza de zonas profundas del suelo. El 20% restante, provendría del horizonte superficial indicando cierta competencia por agua con los pastos que se acentuaría en las temporadas secas cuando el perfil del suelo no se recargó completamente (Fernández et al. 2008).

La cobertura arbórea generó un fuerte efecto de competencia por radiación. Ambas estructuras arbóreas transmiten al interior del dosel menos del 25% de la radiación total que alcanza el sitio (Tabla 2.3). Bajo estas condiciones, el aparato fotosintético no alcanzaría la máxima inducción y la ganancia de carbono dependería del aprovechamiento de los pulsos de radiación directa (Chazdon y Pearcy 1991) o de aumentos en la eficiencia de captación de radiación y/o la utilización de la radiación difusa. En este sentido, *F. pallescens* a partir de modificaciones arquitecturales y ajustes de área foliar específica (superficie por unidad de peso de la hoja) puede aumentar hasta un 35% la interceptación de radiación (Fernández et al. 2004). Respecto a la utilización de radiación difusa, Healey et al. (1998) sugieren que la eficiencia en el uso de la radiación difusa por parte de la vegetación es mayor que para la radiación directa. En Capítulos posteriores se presenta y discute la capacidad de fijación de C de *F. pallescens* bajo las condiciones de sombreado del presente trabajo.

### **2.6.2 Efecto interactivo de la cobertura arbórea y la defoliación sobre el crecimiento de *F. pallescens***

La sombra por lo general impone un estrés crónico en las plantas mientras que la defoliación causa un efecto puntual. Ambos fenómenos alteran el patrón de crecimiento y fenológico de las plantas con consecuencias sobre la asignación de fotoasimilados (Crawley 1983). La respuesta a la defoliación es normalmente rápida y de significación adaptativa. Por ejemplo, la reasignación de recursos entre la raíz y la porción aérea es una respuesta post-defoliación inmediata y propia de especies adaptadas a la herbivoría (Caldwell et al. 1981; Richards y Caldwell 1985). Bajo cobertura arbórea, este proceso podría no funcionar adecuadamente debido a que ambientes con escasa radiación exigen también una reasignación de recursos hacia la porción aérea (Pierson et al. 1990, Fernández et al. 2004). Los datos obtenidos en el presente Capítulo sugieren, al menos en el corto plazo, que defoliaciones de baja frecuencia permitirían la regeneración y redistribución de los carbohidratos necesarios para el rebrote de *F. pallescens* bajo niveles moderados de cobertura arbórea. A largo plazo, la recurrente reasignación de recursos entre la raíz y la porción aérea podría anular la respuesta.

Las plantas defoliadas por única vez al comienzo de la temporada de crecimiento bajo cobertura arbórea del 40-50% (350 árboles ha<sup>-1</sup>) en la temporada seca y en la temporada más húmeda presentaron crecimiento relativo acumulado (variable referida al área foliar) y tasa de crecimiento relativo (variable referida a la biomasa) igual o superior a las plantas defoliadas en el testigo a pleno sol. Sin embargo, aumentos de cobertura arbórea a niveles próximos al 80%, donde ingresa al interior del dosel menos



del 10% de la radiación total que alcanza el sitio, provocan una reducción en la producción de materia seca y en la tasa de crecimiento relativo de plantas defoliadas respecto a las de pleno sol (Tabla 2.5 y 2.8). La escasez de radiación en este nivel de cobertura arbórea comprometería la ganancia de carbono y la generación de reservas suficientes para promocionar el inmediato rebrote post-defoliación esencial en el proceso de recuperación del área foliar perdida (Schnyder y De Visser 1999, Leriche et al. 2001).

Las plantas sin defoliación bajo cobertura arbórea, en las mismas temporadas, mostraron menor crecimiento relativo acumulado e igual tasa de crecimiento relativo y menor o igual producción de materia seca que las plantas con el mismo tratamiento a pleno sol (Tabla 2.5 y 2.8). Es decir, bajo cobertura arbórea el resultado neto de las interacciones de competencia y facilitación para las plantas sin defoliación fue neutro o negativo, mientras que en base al crecimiento relativo acumulado, las plantas defoliadas con baja frecuencia presentaron un resultado neto de las interacciones neutro o positivo. Asimismo, el crecimiento relativo acumulado de las plantas defoliadas bajo cobertura arbórea fue superior al de las plantas sin defoliación. Considerando esta última variable, los resultados obtenidos ante defoliaciones de baja frecuencia estarían apoyando la hipótesis planteada en el presente Capítulo: la defoliación logró incrementar los efectos positivos o disminuir los efectos negativos producidos por el estrato arbóreo. Sin embargo, si se contempla la tasa de crecimiento relativo ( $\text{g MSV}_{\text{final}}/\text{g MSV}_{\text{inicial}}$ ) o la producción de biomasa como variables se debería rechazar la hipótesis; los cambios morfológicos producidos por la defoliación no fueron suficientes para que predominen los efectos positivos por sobre los negativos producidos por el dosel arbóreo sobre el crecimiento de *F. pallescens*. En este sentido, la expansión del área foliar de la planta defoliada (medida en el número y longitud de las hojas) tiene una respuesta compensatoria mayor que la que alcanza la biomasa de estas hojas. Esto indicaría cambios en el área foliar específica de las mismas en el sentido de producir hojas con más superficie expuesta, pero de menor peso relativo (hojas más baratas en carbono). Estas hojas podrían maximizar la captación de radiación en condiciones de sombreo.

El periodo de recuperación de la biomasa foliar perdida en la defoliación depende principalmente de la ganancia de carbono producida por el área foliar generada en el rebrote (Briske 1996). Por lo tanto, este periodo es determinante para el balance energético de la planta. Cuando la frecuencia de defoliación es mayor que el periodo de recuperación, a largo plazo se afecta la persistencia de la planta (Ferraro y Oesterheld 2002). En este sentido, el aumento en la frecuencia de defoliación presentó un efecto negativo más importante que el aumento en la intensidad de defoliación y se agudizó aun más en el mayor nivel de cobertura arbórea. Evidentemente, el periodo de recuperación de la biomasa foliar debería ser mayor bajo cobertura arbórea respecto a la situación a pleno sol.

El efecto negativo de la cobertura arbórea y la defoliación sobre la dinámica de los macollos limitó la producción de materia seca en exceso o sobrecompensación *sensu* McNaughton (1983). Sólo en un caso, las plantas del testigo a pleno sol, evidenciaron una respuesta sobrecompensatoria produciendo más cantidad de materia seca aérea que los testigos sin defoliación (Fig. 2.10 a). No obstante, en una de las temporadas evaluadas las plantas defoliadas bajo cobertura y a pleno sol pudieron reponer la totalidad de la biomasa removida transcurrida toda la temporada de crecimiento. Esta última respuesta fue superior a los resultados encontrados por Bertiller y Defossé (1990) en pastizales naturales de *F. pallescens* en la meseta patagónica. La compensación

completa de la biomasa aérea aparentemente requiere de una única combinación de estado fenológico y disponibilidad de recursos (McNaughton 1983). En el caso particular del presente estudio, se dio durante una temporada de crecimiento (octubre-abril) con precipitaciones por sobre el promedio histórico, con una primavera seca y temperaturas invernales superiores a la media. Al mismo tiempo, fue precedida por una temporada de crecimiento con precipitaciones por sobre el promedio histórico.

### **2.6.3 Recurso focal bajo cobertura arbórea en ambientes mediterráneos**

Los resultados alcanzados en el presente Capítulo indican un cambio en el recurso focal al considerar el crecimiento post-defoliación bajo cobertura arbórea. Contrariamente a lo esperado aplicando el “modelo del recurso limitante” (Wise y Abrahamson 2005), la luz no sería exclusivamente el recurso focal. En ambientes con climas mediterráneos o semiáridos el efecto amortiguador de la cobertura arbórea sobre el marcado estrés abiótico durante la temporada de crecimiento demostró ser relevante. El efecto positivo de la cobertura de *P. ponderosa* sobre la disponibilidad de agua, la demanda atmosférica y la temperatura, permitió una recuperación post-defoliación de las plantas de *F. pallescens* defoliadas con baja frecuencia bajo cobertura, igual o superior a las plantas defoliadas a pleno sol. De esta manera, corresponde considerar también al agua como recurso focal y contemplar al mismo tiempo el efecto sobre la temperatura. La respuesta final dependerá de la frecuencia de defoliación aplicada y del efecto interactivo del nivel de cobertura del estrato arbóreo y las características ambientales de la temporada de crecimiento que definen la disponibilidad en los recursos y factores de crecimiento.

## **2.7 Conclusión**

La hipótesis principal puesta a prueba en este Capítulo se cumple en situaciones bajo cobertura arbórea próxima el 50% y en plantas defoliadas por una única vez al comienzo de la temporada de crecimiento. Las plantas defoliadas en estas condiciones crecen en forma similar o en mayor medida que las plantas sin defoliación bajo el mismo nivel de cobertura. Es decir, se encuentran en mejores condiciones para aprovechar los efectos de facilitación y disminuir así los efectos de la competencia producidos por el dosel arbóreo. Aumentos de la frecuencia de defoliación o de la cobertura arbórea, invierten la respuesta limitando el crecimiento de las plantas bajo cobertura respecto a las de pleno sol sustentando la hipótesis complementaria propuesta.

## CAPITULO 3

Cambios morfogénicos y funcionales de *F. pallescens* en respuesta al efecto interactivo de la defoliación y la cobertura





### 3.1 Introducción

La distribución espacial y temporal de la radiación que alcanza el suelo en los sistemas silvopastoriles es única si se la compara con los pastizales a cielo abierto o condiciones naturales de sotobosque. La disposición regular, y el similar tamaño y manejo silvícola de los árboles, provocan periodos de sol y sombra superiores en tiempo a los que se producen en condiciones naturales de sotobosque, donde la radiación penetra a través de pequeñas aberturas del canopy (Percy 1988). En respuesta a la sombra, los pastos generalmente promueven la asignación de recursos hacia la porción aérea y generan hojas más largas, de menor espesor y mayor área foliar específica ( $\text{cm}^2 \text{g}_{\text{hoja}}^{-1}$ ) que las hojas de pleno sol. Este conjunto de cambios dan lugar a un aumento de la superficie fotosintética (Givnish 1988, Devkota et al. 2000). A nivel fisiológico, la tasa de fotosíntesis a saturación de luz, la intensidad lumínica de saturación y el punto de compensación lumínico (mínimo valor de radiación necesario para que la fijación neta sea cero y no negativa), disminuyen en la medida que decrece la intensidad lumínica del ambiente de crecimiento. Las diferencias en la tasa de fotosíntesis y en el punto de compensación lumínico con hojas de pleno sol se deben, en general, a diferencias en las tasas de respiración (Charles-Edwards et al. 1974, Boardman 1977), que tienden a disminuir en condiciones de sombra como respuesta adaptativa. Junto a las adaptaciones morfológicas y fisiológicas a nivel de hoja, toman relevancia en la ganancia de carbono, los procesos de activación (inducción) y desactivación del aparato fotosintético que permiten aprovechar eficientemente las fluctuaciones de radiación desde pleno sol a sombra (Tinoco-Ojanguren y Percy 1993, Sassenrath-Cole y Percy 1994).

En sistemas silvopastoriles conformados por *Pinus radiata* y *Dactylis glomerata*, a medida que disminuyó la radiación que alcanzaba el suelo, las hojas de *D. glomerata* respondieron morfológica y fisiológicamente. Las hojas aumentaron hasta un 33% el largo de las láminas y los pseudo-tallos y el ancho se redujo un 22% respecto a la situación de pleno sol y la tasa de fotosíntesis neta a saturación disminuyó un 50% en el ambiente de menor transmisividad (Peri et al. 2007). Estos cambios en las características fotosintéticas se atribuyeron a modificaciones anatómicas que causaron reducciones en la conductancia estomática ( $g_s$ ) y en la relación superficie de mesófilo-superficie foliar, y al mantenimiento de las tasas de respiración propias de hojas de pleno sol (Peri et al. 2007). Los procesos de inducción y desactivación del aparato fotosintético de *D. glomerata* presentaron una histéresis en la respuesta siendo más rápida la apertura que el cierre estomático y más lenta la caída de la tasa de fotosíntesis respecto a la recuperación, para intervalos de luz y sombra similares en tiempo (Peri 2005). En *Festuca pallescens*, se encontraron mecanismos de aclimatación a nivel de hoja y planta entera en sistemas silvopastoriles con *Pinus ponderosa* en el N.O. de Patagonia. Estos involucraron el aumento del área foliar específica y de la asignación de biomasa hacia estructuras aéreas y mayor inclinación de las hojas en plantas bajo cobertura arbórea respecto a plantas a pleno sol (Fernández et al. 2004). En ningún caso se evidenciaron ajustes en los parámetros fotosintéticos que conservaron las características propias de una especie heliófila (Fernández et al. 2006b).

La defoliación produce sobre la planta una disminución instantánea del área foliar y de la ganancia de carbono que tiende a reducir la tasa absoluta de crecimiento y el rendimiento en biomasa (Wallace et al. 1984). La reducción en la biomasa aérea disminuye la transpiración y puede atenuar la duración e intensidad del estrés hídrico



(Archer y Detling 1986). La restitución del crecimiento a niveles normales requiere un balance de carbono positivo en la planta. Inmediatamente después de la defoliación se reducen las tasas de respiración que contribuyen a este propósito, disminuyendo las demandas. Sin embargo, la reducción de la respiración por sí sola no devuelve a la planta el balance de carbono positivo. Es necesario, una respuesta compensatoria que se logra por dos procesos: la refoliación y el incremento en la capacidad fotosintética del follaje nuevo y remanente (Richards 1993).

La rápida refoliación es una característica propia de las plantas o genotipos tolerantes al pastoreo. La presencia de regiones meristemáticas activas después de la defoliación permite la expansión foliar desde células ya formadas, evitando la producción de células nuevas. Esto resulta en un uso eficiente de las reservas de carbono en la restitución del área foliar (Richards y Caldwell 1985). Las hojas nuevas, en general, presentan un incremento del área foliar específica que resulta en una mayor superficie fotosintética en relación a la biomasa de hojas (McNaughton 1985). Por otro lado, el incremento en la capacidad fotosintética o fotosíntesis compensatoria (Nowak y Caldwell 1984) se desarrolla luego de varios días de ocurrida la defoliación y puede alcanzar tasas fotosintéticas 15-50% superiores a las hojas sin defoliación (Hodgkinson et al. 1972, Wallace et al. 1984, Nowak y Caldwell 1984, Anten y Ackerly 2002). Este aumento de la capacidad de fijar carbono refleja un rejuvenecimiento de las hojas o una inhibición de la normal disminución en la capacidad fotosintética como consecuencia de la senescencia y el autosombreo. Los mecanismos potenciales que contribuyen a la fotosíntesis compensatoria incluyen el aumento de la actividad carboxilasa y de la conductancia estomática (Hodgkinson et al. 1972, Gifford y Marshall 1973, Wallace et al. 1984). El aumento en la tasa de fotosíntesis puede ser inducido también por cambios en el ambiente lumínico que experimenta la planta luego de la defoliación (Field 1983), por factores endógenos (hormonas o cambios en la fuente-destino) o por una combinación de ambos (Hodgkinson et al. 1972, Gifford y Marshall 1973).

El efecto de la disponibilidad de recursos, especialmente agua y nutrientes, sobre la respuesta compensatoria post-defoliación se ha estudiado en profundidad (Busso et al. 1989, 1990, MacNaughton 1983, Ourry et al. 1990, Coughenour et al. 1990, Oesterheld y McNaughton 1988, 1991, Ferraro y Oesterheld 2002). En contraste, la capacidad de adaptación morfológica y fisiológica de las hojas a un entorno de radiación fluctuante y su relación con la defoliación ha recibido menos atención (Pierson et al. 1990, Anten et al. 2003, Peri 2005). Las relaciones entre dichas adaptaciones morfofisiológicas y la defoliación y su interacción con otros factores ambientales como el estrés hídrico, propio del clima mediterráneo del N.O. de Patagonia, no se han definido hasta el momento en *F. palleescens*.

### 3.2 Objetivo

El objetivo de los experimentos presentados en este capítulo fue evaluar los cambios morfogénicos (área foliar específica y densidad de estomas) y funcionales (fotosíntesis, conductancia estomática, eficiencia en el uso del agua y estado hídrico) de *Festuca palleescens* en respuesta a diferentes niveles de cobertura, provocados por distintas densidades de *Pinus ponderosa* y situaciones de pastizal a pleno sol, y distintos niveles de defoliación, variables en intensidad y frecuencia. Los resultados obtenidos permitirán explicar, al menos en parte, las respuestas encontradas en crecimiento en el Capítulo 2.

### 3.3 Hipótesis y predicciones

Se puso a prueba nuevamente la hipótesis enunciada en el Capítulo 2: los cambios morfofisiológicos provocados por la defoliación incrementan los efectos positivos (facilitación) y disminuyen los efectos negativos (competencia) provocados por el estrato arbóreo sobre el estrato herbáceo. Esta hipótesis da origen a las siguientes predicciones: a) el área foliar específica ( $\text{cm}^2 \text{g}_{\text{hoja}}^{-1}$ ) de las hojas de *F. palleescens* deberá ser mayor bajo cobertura arbórea y aumentará con la defoliación, b) el estrés hídrico de las plantas bajo cobertura arbórea será inferior al de las plantas a pleno sol y menor aún en las plantas defoliadas. Esta predicción se basa en los resultados obtenidos en el Capítulo 2 que indicaban una menor demanda atmosférica bajo cobertura arbórea y un mayor contenido de agua en suelo bajo cobertura arbórea en determinadas situaciones, c) las hojas de plantas defoliadas presentarán tasas de fotosíntesis a saturación y conductancia estomática superiores a la de plantas sin defoliación. Además, siguiendo los antecedentes generados por Fernández et al. (2006b), la tasa de fotosíntesis neta a saturación y la conductancia estomática no se verán afectadas por la cobertura arbórea, d) la fotosíntesis compensatoria post-defoliación será positiva bajo cobertura arbórea.

### 3.4 Materiales y Métodos

#### 3.4.1 Diseño experimental y tratamientos

Se utilizó el mismo experimento factorial 3x3 con arreglo en parcelas divididas indicado en el Capítulo 2 (2.2.1). La cobertura constituyó el tratamiento o parcela principal y la defoliación, la subparcela o tratamiento secundario. La cobertura contempló tres niveles: testigo a pleno sol, 350 y 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  con 5 repeticiones (parcelas de 1600  $\text{m}^2$ ). Respecto a la defoliación, en la temporada 2004-05 se evaluó el efecto de la intensidad de defoliación considerando tres niveles: remoción del 50 ó 70% de la biomasa de hojas verdes por única vez al comienzo de la temporada (octubre) y plantas sin defoliación. Se utilizó como unidad de muestreo una parcela de 2 x 2 m conteniendo tres plantas de *F. palleescens*. Se establecieron tres réplicas de cada intensidad de defoliación en cada nivel de cobertura. En la temporada 2005-06, se evaluó el efecto de la frecuencia de defoliación contemplando tres niveles: baja frecuencia, aplicando una única defoliación del 50% de la biomasa de hojas verdes al inicio de la temporada; alta frecuencia, aplicando el mismo tratamiento bimestralmente, y testigos sin defoliación. Se efectuaron 5 repeticiones, parcelas de 2 x 2 m con cinco plantas, de cada frecuencia por cada nivel de cobertura. En la última temporada (2006-07), se repitió el ensayo de frecuencia de defoliación y fue evaluado además, el efecto del momento de aplicación de la defoliación durante la temporada realizando la remoción del 50% de la biomasa de hojas verdes en octubre, diciembre y febrero. Este tratamiento fue replicando 3 veces por cada nivel de cobertura.

### 3.4.2 Caracterización de variables ambientales: precipitación y contenido volumétrico de agua en suelo

La caracterización de las variables ambientales, precipitación y contenido volumétrico de agua en suelo, se hizo siguiendo la metodología descrita en los acápite 2.4.3.1 (Pag. 15) y 2.4.3.2 (Pag. 16).

### 3.4.3 Evaluación de área foliar específica

Se midió el área foliar específica ( $AFE$ ,  $\text{cm}^2 \text{g}_{\text{hoja}}^{-1}$ ) de hojas jóvenes totalmente expandidas de *F. palleescens* en primavera (octubre), en verano (enero o febrero) y en otoño (abril o mayo) durante las temporadas de crecimiento de 2005 a 2007. En cada fecha de medición, se recolectaron aleatoriamente 6 hojas de macollos ubicados en el perímetro de distintas plantas de cada nivel de cobertura y defoliación. Las hojas se conservaron en bolsas plásticas y se llevaron a laboratorio donde se calculó el área de una porción central (rectangular) de la lámina utilizando calibre digital y regla. Realizadas las mediciones de área, las porciones de hojas se secaron en estufa a  $70^\circ\text{C}$  durante 48 hs y luego se pesaron con balanza digital de precisión (0,1 mg).

### 3.4.4 Determinación de estado hídrico

El estado hídrico de las plantas de *F. palleescens* se estimó periódicamente (15-30 días) durante las temporadas de crecimiento 2004 a 2007, utilizando como variable el potencial hídrico en pre-alba ( $\psi_p$ , MPa). Las determinaciones se realizaron en hojas ( $n=3$ ) de iguales características que las utilizadas para el  $AFE$  de diferentes plantas, en todos los niveles de cobertura y defoliación, empleando una bomba de presión (PMS Instruments Co., Corvallis, USA). Los individuos muestreados fueron distintos en cada fecha de medición, siendo elegidos al azar dentro de cada tratamiento. Las hojas se obtuvieron cortando al nivel del suelo un macollo que luego se colocó en un sobre de papel y en un lapso no mayor a 5 min se realizó la medición de potencial hídrico. Debido a la baja temperatura y alta humedad relativa en los horarios en que se realizaron las mediciones (entre 3:00 y 6:00 A.M.) no se consideró necesario envolver las hojas en bolsas plásticas.

### 3.4.5 Mediciones de intercambio de gases: tasa de fotosíntesis neta a saturación, conductancia estomática y eficiencia instantánea en el uso del agua

La tasa de fotosíntesis neta ( $Pn$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y la conductancia estomática al vapor de agua ( $gs$ ,  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) fueron evaluadas utilizando un analizador de gases infrarrojo de sistema abierto Li-Cor 6400 (Lincoln, NE, USA). La eficiencia instantánea en el uso del agua ( $EUA$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{mol H}_2\text{O}^{-1}$ ), se estimó a partir de la relación entre  $Pn$  y  $gs$ . Todas las mediciones fueron realizadas entre las 10 hs y las 16 hs, en días soleados o de escasa nubosidad, con una periodicidad de 15 a 30 días a lo largo de las temporadas de crecimiento 2005 a 2007. Las mediciones se iniciaron



siempre en los testigos a pleno sol para luego pasar a las situaciones bajo cobertura. De esta forma, se logró homogeneizar la temperatura ambiente en el momento de medición.

La tasa de fotosíntesis neta a saturación ( $Pn_{sat}$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y la  $g_s$  respectiva, se midieron en una muestra aleatoria de 6 plantas de *F. pallescens* en cada nivel de cobertura y defoliación. Utilizando una lámpara de LED (6400-02 LED Light Source, Lincoln, NE, USA) para controlar la intensidad de radiación fotosintéticamente activa (RFA) dentro de la cámara de medición durante 180 segundos, se expuso la porción de lámina inmediatamente posterior al extremo agudo de hojas totalmente expandidas, a radiación saturante ( $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). La medición se consideró válida cuando el coeficiente de variación no superó el 3%. La temperatura de la cámara fue similar a la temperatura ambiente en el momento de medición y la presión parcial de  $\text{CO}_2$  se fijo en  $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ . El flujo de aire varió entre 50 y  $500 \mu\text{mol s}^{-1}$  para mantener el  $\Delta\text{CO}_2$  por sobre  $5 \mu\text{mol mol}^{-1}$ , valor mínimo de sensibilidad del Li-Cor 6400. Las plantas bajo cobertura arbórea seleccionadas para realizar las mediciones se encontraban al momento de iniciar la medición en condiciones de plena iluminación.

A partir de mediciones de  $Pn_{sat}$  tomadas el mismo día en plantas con y sin defoliación, se estimó la fotosíntesis compensatoria relativa. El cálculo contempló la relación entre la diferencia de la tasa de fotosíntesis neta a saturación de plantas defoliadas (D) y sin defoliación (SD), y la tasa de fotosíntesis neta a saturación de las plantas sin defoliación  $[(Pn_{sat}D - Pn_{sat}SD)/Pn_{sat}SD]$ . Utilizando mediciones de  $Pn_{sat}$  realizadas en plantas defoliadas con baja frecuencia en distintos momentos de la temporada 2006-07, se evaluó la dinámica de la fotosíntesis compensatoria relativa ( $Pn$  compensatoria) en relación a los días de rebrote post-defoliación en cada nivel de cobertura. En función de los días de rebrote, también se evaluó la dinámica de la conductancia estomática y la eficiencia instantánea en el uso del agua.

### 3.4.6 Inducción del aparato fotosintético de *F. pallescens*

En primer lugar, utilizando las fotos hemisféricas analizadas en el Capítulo 2, se realizó una estimación de los pulsos de radiación directa que alcanzan el suelo en cada nivel de cobertura arbórea (350 y 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$ ). La determinación se efectuó con el programa HemiView (Delta-T Devices Ltd, Cambridge, UK). El programa, en base a un modelo solar simple y la ubicación geográfica del punto donde se tomó la fotografía, estima el movimiento diario del sol y calcula para cada porción de la hemisfera la distribución temporal, duración e intensidad de los pulsos de radiación directa. Promediando la cantidad y duración de los periodos de radiación directa para los días 1, 15 y 30 de cada mes de la temporada de crecimiento, fue estimada una proporción diaria promedio para toda la temporada en cada nivel de cobertura arbórea.

La radiación que alcanza el suelo quedó definida mayoritariamente por periodos de radiación directa de escasa duración e intensidad, menores a 25 min y  $750 \mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , y por escasos periodos de radiación directa mayores a 60 min pero con intensidad próxima a  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Fig. 3.1). El número de periodos de radiación directa diarios disminuye aproximadamente un 20% entre diciembre, mes de máxima elevación solar, y los meses de inicio y final de la temporada. El 75% de los episodios de radiación directa ocurren entre las 12 hs y las 17 hs, momento de mayor demanda atmosférica especialmente en los meses de verano (Fig. 3.1).

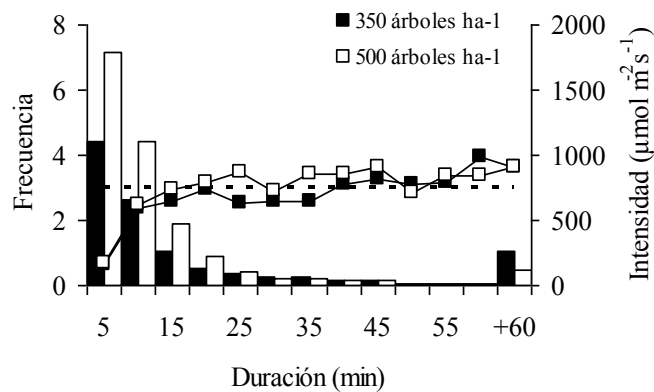


Figura 3.1. Número de pulsos de radiación directa por día (frecuencia) e intensidad ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) distribuidos en clases de 5 minutos de duración. La frecuencia representa el promedio diario a lo largo de la temporada de crecimiento. La línea punteada horizontal indica el punto de saturación lumínica ( $750 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) del aparato fotosintético de *F. pallescens* (Fernández et al. 2006b).

En base a la duración promedio y más frecuente de los periodos de radiación directa (Fig. 3.1), en noviembre de 2006, en condiciones óptimas de temperatura ambiente ( $22 \text{ }^\circ\text{C}$ ) y contenido de agua en el suelo ( $> 15\% \text{ Vol}$ ), se realizaron dos ensayos para explorar la respuesta inductiva del aparato fotosintético de *F. pallescens*. En el primero, se realizó un pre-muestreo de la  $Pn_{sat}$  en plantas creciendo bajo cobertura arbórea. A partir de los valores encontrados, grupos de tres plantas fueron asignados a tres categorías de estado de inducción inicial del aparato fotosintético: leve ( $Pn_{sat} < 5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), intermedio ( $Pn_{sat}$  e/ 5 y  $10 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y pleno ( $Pn_{sat} > 10 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Posteriormente, en las hojas de todas las categorías, utilizando una lámpara de LED (6400-02 LED Light Source, Lincoln, NE, USA) para controlar la intensidad de radiación fotosintéticamente activa (RFA) dentro de la cámara de medición, se aplicó durante 20 min un pulso constante y saturante de radiación fotosintéticamente activa ( $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) tomando automáticamente un dato de  $Pn_{sat}$  y  $gs$  cada 5 min. El segundo ensayo, se llevó a cabo en plantas del testigo a pleno sol. Se seleccionaron al azar tres plantas de las parcelas sin defoliación y con 45 días de rebrote post-defoliación del corte realizado en octubre. Aplicando un pulso saturante de radiación fotosintéticamente activa ( $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) durante 5 min en una hoja de cada planta, se registró automáticamente cada un minuto la  $Pn_{sat}$  y la  $gs$ . Inmediatamente después de realizada la última medición, se instaló sobre cada planta una carpa de media sombra que mantuvo durante 60 min la radiación fotosintéticamente activa en torno a la planta en valores inferiores a  $300 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Foto 3.1). Pasado este periodo de tiempo, se volvió a aplicar el pulso de radiación saturante durante 15 min registrando automáticamente la  $Pn_{sat}$  y la  $gs$  cada un minuto. La aplicación de pulsos de radiación saturante de 5 y 15 o 20 min representa la duración de los pulsos de radiación directa más frecuentes (5 min) y los primeros pulsos con intensidad suficiente en las condiciones de campo para saturar el aparato fotosintético de *F. pallescens* (Fig. 3.1).



Foto 3.1. Detalle de las carpas de media sombra instaladas sobre plantas de *Festuca pallescens* del tratamiento testigo a pleno sol.

### 3.4.7 Determinación de la densidad de estomas

En la determinación de la densidad de estomas se siguió la técnica Metcalfe (D'Ambrogio de Argüeso 1986). Se utilizaron cinco porciones centrales de hojas de *F. pallescens* de plantas de los tratamientos testigo a pleno sol y 500 árboles ha<sup>-1</sup>. El material fue previamente hidratado hirviéndolo en agua por unos minutos. En los casos de epidermis resistentes a este tratamiento, las muestras se trataron con éter de petróleo al 96% por 24 hs., y posteriormente con ácido nítrico al 22% por 48 hs. (Martín y Aguilar 1994). Las láminas humedecidas se dispusieron sobre un portaobjeto y se rasparon suavemente con un bisturí con el propósito de retirar el tejido mesofilar. Durante este proceso se aplicó hipoclorito de sodio al 30% (cloro comercial) sin diluir para aclarar el tejido. Posteriormente, se procedió a montar la muestra sobre gelatina glicerizada, cuidando que quedara hacia arriba la parte superior de la epidermis.

Para estimar la densidad de estomas, se calculó la superficie de hoja. El ancho de cada hoja se midió en una foto tomada en microscopio óptico con un aumento de 40X. La medición se realizó utilizando el programa ImageJ (distribución libre), a partir del cual se obtuvieron valores en pixeles, que se transformaron a mm a partir de una calibración previa. De la misma manera se midió el ancho del campo visual de las fotos donde se realizó el conteo de estomas, las cuales fueron tomadas con un aumento de 400X. Luego, con el número total de estomas por barrida se calculó la densidad de estomas (nº de estomas por mm<sup>2</sup> de hoja).

### 3.4.8 Análisis estadístico

El análisis estadístico se realizó utilizando el programa Infostat v. 2008 (Di Rienzo et al. 2008). Los efectos de la cobertura y la defoliación sobre las variables morfológicas y fisiológicas ( $AFE$ ,  $\Psi_p$ ,  $Pn_{sat}$ ,  $gs$ ,  $EUA$ ) se establecieron mediante análisis de varianza, ANOVA (en inglés, *analysis of variance*) y posteriores *tests* de Tukey ( $\alpha = 0,05$ ). Antes del análisis, los datos fueron log-transformados y se probaron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza. En los casos en que no se pudo cumplir con los supuestos del ANOVA, se realizó un análisis de varianza no paramétrico Kruskal-Wallis.

Empleando el mismo programa estadístico y nivel de significancia, se obtuvieron las diferencias en contenido volumétrico de agua en suelo (%Vol) entre los distintos niveles de cobertura mediante ANOVA de una vía y las diferencias en la densidad de estomas utilizando la “prueba de T”. En la evaluación de los procesos de activación y desactivación del aparato fotosintético por efecto de distintos periodos de luz y sombra se empleó estadística descriptiva, promedios y error estándar (EE) por tratamiento.

Se exploraron relaciones lineales y no lineales entre:  $Pn_{sat-gs}$ ,  $gs-EUA$  y  $Pn$  compensatoria,  $gs$  y  $EUA$ -días de rebrote post-defoliación. Las relaciones fueron establecidas utilizando el programa estadístico Table Curve 2D (Jandel Scientific, Aisne Software) y las diferencias entre los parámetros de los modelos y los cálculos de superficie bajo la curva, empleando el programa GraphPad Prism 4.03 (GraphPad Software, San Diego, USA).

### 3.5 Resultados

#### 3.5.1 Efecto de la cobertura y la defoliación sobre el área foliar específica de *F. pallescens*

En acuerdo con la predicción planteada, el área foliar específica ( $AFE$ ,  $cm^2 g_{hoja}^{-1}$ ) fue afectada por el nivel de cobertura ( $p < 0,01$ ,  $n = 70$ ). Las hojas de las plantas del tratamiento de 500 árboles  $ha^{-1}$  presentaron en todos los casos mayor  $AFE$  que las plantas del testigo a pleno sol (Tabla 3.1). Sin embargo, contrariamente a lo predicho, la defoliación de baja frecuencia no afectó significativamente el  $AFE$  ( $p = 0,42$ ,  $n = 108$ ). En una única fecha de medición las plantas defoliadas de todos los niveles de cobertura presentaron mayor  $AFE$  que las plantas sin defoliación (9/5/2007,  $p = 0,02$ ,  $n = 6$ , Tabla 3.1). Tampoco se observaron diferencias al comparar las temporadas de crecimiento ( $p = 0,51$ ,  $n = 108$ ). No obstante, durante el transcurso de ambas temporadas, a medida que aumentó el estrés ambiental por efecto de la temperatura y la falta de precipitación, se evidenció una reducción ( $p < 0,01$ ,  $n = 36$ ) próxima al 50% del  $AFE$  en todos los niveles de cobertura y defoliación (Tabla 3.1). Además, en ambas temporadas, durante la medición de verano se comprobó un efecto interactivo significativo entre la cobertura y la defoliación sobre el  $AFE$  pero sin un patrón claro (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Promedios de área folia específica ( $AFE$ ,  $\text{cm}^2 \text{g}_{\text{hoja}}^{-1}$ ) de hojas de *Festuca pallescens* durante las temporadas de crecimiento 2005 a 2007 en respuesta al nivel de cobertura y defoliación. Letras diferentes en la fila correspondiente a cada fecha indican diferencias significativas (ANOVA,  $p < 0,05$ ,  $n = 6$ ). “Con defoliación” indica la remoción al inicio de la temporada (octubre) del 50% de la biomasa de hojas verdes. n.c.: no corresponde el dato y s.d: sin dato.

Temporada	Fecha	Testigo		350 árboles $\text{ha}^{-1}$		500 árboles $\text{ha}^{-1}$		Efecto Defoliación $p$ -valor	Efecto Cobertura $p$ -valor	Interacción Defol.:Cob. $p$ -valor
		Sin defoliación	Con defoliación	Sin defoliación	Con defoliación	Sin defoliación	Con defoliación			
2005-06	29/10/2005	137.7 a	s.d.	173.4 b	s.d.	228.8 c	s.d.	n.c.	<0,01	n.c.
	24/01/2006	53.8 a	70.5 ab	89.3 bc	104.1 cd	132.9 e	123.3 de	0.11	<0,01	0.03
	24/04/2006	75.8 a	67.3 a	74.2 a	85.7 ab	104.5 b	105.2 b	0.77	<0,01	0.19
2006-07	22/10/2006	143.9 a	s.d.	158.1 ab	s.d.	223.2 b	s.d.	n.c.	<0,01	n.c.
	21/02/2007	79.8 b	61.3 a	106.7 c	122.8 cd	124.9 cd	129.6 d	0.47	<0,01	<0,01
	09/05/2007	59.8 a	68.3 ab	71.7 ab	94.2 bc	108.7 c	116.4 c	0.02	<0,01	0.56

### 3.5.2 Efecto de la cobertura y la defoliación sobre el estado hídrico de *F. pallescens*

El efecto de la cobertura y la defoliación sobre el estado hídrico de las plantas de *F. pallescens* se vio influenciado por el nivel de precipitación de la temporada de crecimiento. En la temporada más seca (2004-05; 105,3 mm, Fig. 3.2), el potencial hídrico en pre-alba ( $\Psi_p$ ) promedio no presentó diferencias entre niveles de cobertura ( $p = 0,89$ ,  $n = 45$ ) ni de defoliación ( $p = 0,73$ ,  $n = 45$ ). Por el contrario, en la temporada más húmeda (2005-06; 265,3 mm, Fig. 3.2), se vio afectado principalmente por el nivel de cobertura. Las plantas bajo el mayor nivel de cobertura arbórea presentaron un  $\Psi_p$  promedio durante la temporada superior al de las plantas bajo 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  y en el testigo a pleno sol (-0,67 vs. -0,78 y -0,79 MPa,  $p < 0,01$ ,  $n = 63$ ). La defoliación, en esta temporada, tampoco presentó un efecto claro sobre el estado hídrico de *F. pallescens* ( $p = 0,06$ ,  $n = 63$ ). El efecto interactivo de la cobertura y la defoliación sobre el estado hídrico fue significativo en algunas fechas pero sin un patrón claro (Tabla 3.3).

Las plantas defoliadas bajo cobertura arbórea, exceptuando la medición de diciembre de 2005, no presentaron diferencias ( $p > 0,05$ ,  $n = 3$ , Tabla 3.2 y 3.3) en su estado hídrico con respecto a las plantas sin defoliación. En diciembre de 2005, las plantas defoliadas con alta frecuencia bajo 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  (medición realizada una semana posterior a la segunda defoliación), se encontraron más estresadas que las plantas sin defoliación y con defoliación de baja frecuencia (-1,06 vs. -0,6 y -0,70 MPa,  $p < 0,05$ ,  $n = 9$ , Tabla 3.3). En el testigo a pleno sol, en una fecha de medición al inicio de cada temporada de crecimiento, las plantas defoliadas se encontraron más estresadas que las plantas sin defoliación (Tabla 3.3, 11/1/2005 y 24/1/2006).

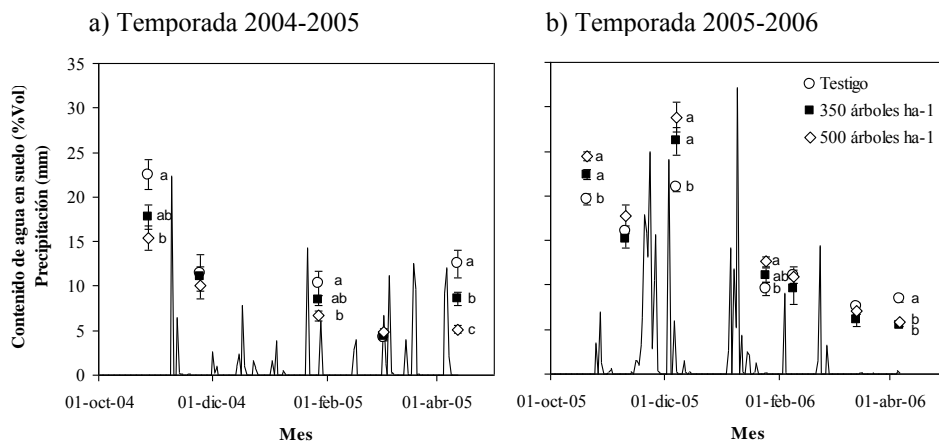


Figura 3.2. Evolución del contenido volumétrico de agua en suelo en el horizonte superficial (0-20 cm) en relación a la precipitación diaria (mm) para los niveles de cobertura, testigo a pleno sol ( $\circ$ ), 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $\blacksquare$ ) y 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $\diamond$ ) en la temporada (Octubre a Abril) 2004-05 y 2005-06 en la Ea. Lemu Cuyen ( $40^{\circ}30'S$ ,  $71^{\circ}10'W$ ), Valle de Meliquina, provincia de Neuquén. Letras diferentes indican diferencias significativas en el contenido volumétrico de agua en suelo (ANOVA,  $p < 0,05$ ,  $n = 9-12$ ).

Tabla 3.2. Promedios de potencial hídrico en pre-alba (MPa) como medida del estado hídrico de plantas de *Festuca pallescens* durante la temporada de crecimiento 2004-05 en respuesta a la intensidad de defoliación y el nivel de cobertura arbórea. Letras diferentes en la fila correspondiente a cada fecha indican diferencias significativas (ANOVA,  $p < 0,05$ ,  $n = 3$ ). “Defoliación de baja y alta intensidad” indican la remoción al inicio de la temporada (octubre) del 50 y 70% de la biomasa de hojas verdes, respectivamente.

Fecha	Testigo			350 árboles $\text{ha}^{-1}$			500 árboles $\text{ha}^{-1}$			Efecto Defoliación $p$ -valor	Efecto Cobertura $p$ -valor	Interacción Defol.:Cob. $p$ -valor
	Sin defoliación	Baja intensidad	Alta intensidad	Sin defoliación	Baja intensidad	Alta intensidad	Sin defoliación	Baja intensidad	Alta intensidad			
24/11/2004	-0,35 a	-0,26 a	-0,15 a	-0,33 a	-0,27 a	-0,33 a	-0,28 a	-0,35 a	-0,29 a	0,17	0,14	0,07
18/12/2004	-1,54 b	-0,84 a	-0,70 a	-0,76 a	-0,64 a	-0,62 a	-0,64 a	-0,51 a	-0,60 a	<0,01	<0,01	0,07
11/01/2005	-0,84 a	-1,21 b	-0,94 a	-0,73 a	-0,66 a	-0,79 a	-0,62 a	-0,78 a	-0,88 a	0,11	<0,01	0,18
09/02/2005	-0,41 a	-0,40 a	-0,61 a	-0,73 a	-0,53 a	-0,63 a	-0,50 a	-0,86 a	-0,50 a	0,81	0,09	0,04
31/03/2005	-0,95 a	-0,90 a	-0,73 a	-0,76 a	-0,84 a	-0,67 a	-0,94 a	-0,90 a	-1,09 a	0,77	0,14	0,56

Tabla 3.3. Promedios de potencial hídrico en pre-alba (MPa) como medida del estado hídrico de plantas de *Festuca pallescens* durante la temporada de crecimiento 2005-06 en respuesta a la frecuencia de defoliación y el nivel de cobertura arbórea. Letras diferentes en la fila correspondiente a cada fecha indican diferencias significativas (ANOVA,  $p < 0,05$ ,  $n = 3$ ). Defoliación de “baja frecuencia” y “alta frecuencia” señalan la remoción al inicio de la temporada o bimestralmente del 50% de la biomasa de hojas verdes, respectivamente.

Fecha	Testigo			350 árboles $\text{ha}^{-1}$			500 árboles $\text{ha}^{-1}$			Efecto Defoliación $p$ -valor	Efecto Cobertura $p$ -valor	Interacción Defol.:Cob. $p$ -valor
	Sin defoliación	Baja frecuencia	Alta frecuencia	Sin defoliación	Baja frecuencia	Alta frecuencia	Sin defoliación	Baja frecuencia	Alta frecuencia			
11/11/2005	-0,57 a	-0,56 a	-0,66 ab	-0,73 ab	-0,79 ab	-0,96 b	-0,59 a	-0,60 a	-0,73 ab	0,01	<0,01	0,96
06/12/2005	-0,57 a	-0,57 a	-0,63 a	-0,70 a	-0,79 a	-0,57 a	-0,57 a	-0,53 a	-0,52 a	0,51	0,01	0,12
19/12/2005	-0,90 b	-0,66 ab	-0,68 ab	-0,68 ab	-0,70 ab	-1,06 c	-0,50 a	-0,49 a	-0,59 ab	0,07	<0,01	0,05
24/01/2006	-0,69 ab	-1,26 c	-1,11 bc	-0,63 a	-0,74 abc	-0,74 abc	-0,57 a	-0,50 a	-0,61 a	0,13	<0,01	0,05
08/02/2006	-0,57 a	-0,65 a	-0,72 a	-0,74 a	-0,74 a	-0,79 a	-0,90 a	-0,97 a	-0,97 a	0,21	0,34	0,09
23/03/2006	-0,60 a	-1,00 ab	-1,00 b	-0,66 ab	-0,70 ab	-0,84 ab	-0,96 ab	-0,84 ab	-0,96 ab	0,03	0,04	0,05
05/04/2006	-1,34 b	-0,91 ab	-0,91 ab	-0,93 ab	-1,03 ab	-0,93 ab	-0,90 a	-0,96 ab	-1,16 ab	0,54	0,50	<0,01

### 3.5.3 Efecto de la cobertura y la defoliación sobre el intercambio de gases a nivel de hoja en *F. palleescens*

#### 3.5.3.1 Efecto de la cobertura y la defoliación sobre la tasa de fotosíntesis neta a saturación ( $Pn_{sat}$ )

En contra de lo predicho, la tasa de fotosíntesis neta a saturación ( $Pn_{sat}$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), medida a campo periódicamente en plantas con y sin defoliación en los distintos niveles de cobertura, presentó mayor efecto de la cobertura ( $p < 0,01$ ,  $n = 40$ ) que de la defoliación ( $p = 0,53$ ,  $n = 40$ ). Los promedios de  $Pn_{sat}$  de las plantas del testigo a pleno sol fueron en general superiores a los de las plantas bajo cobertura arbórea (Tabla 3.4). Dentro de cada nivel de cobertura, con excepción de una única medición (22/3/07, testigo), la defoliación no tuvo efecto sobre la  $Pn_{sat}$ . Sin embargo, comparando entre niveles de cobertura, las plantas defoliadas en el testigo a pleno sol con 30 días de rebrote, alcanzaron  $Pn_{sat}$  superiores al de las plantas defoliadas bajo 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $p < 0,05$ ,  $n = 3-6$ , Tabla 3.4) y en una única fecha, las plantas defoliadas del tratamiento de 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  alcanzaron una  $Pn_{sat}$  marcadamente superior a las plantas bajo 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  (15,3 vs. 8,1  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$   $p < 0,05$ ,  $n = 3-6$ , Tabla 3.4).

#### 3.5.3.2 Efecto interactivo de la cobertura y la defoliación sobre la conductancia estomática ( $gs$ )

La conductancia estomática ( $gs$ ,  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) se vio afectada tanto por la cobertura ( $p < 0,01$ ,  $n = 40$ ) como por la defoliación ( $p < 0,01$ ,  $n = 40$ ). Las plantas con y sin defoliación del testigo a pleno sol pudieron alcanzar valores máximos de  $gs$  superiores a los logrados por las plantas bajo cobertura arbórea (Tabla 3.4, Fig. 3.3 a y b). Como consecuencia, la relación existente entre la tasa de fotosíntesis neta a



Tabla 3.4. Valores promedio (EE) de tasa de fotosíntesis a saturación de luz ( $Pn_{sats}$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ,  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y eficiencia instantánea en el uso del agua (EUA,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$ ) en plantas ( $n=6$ ) de *Festuca pallescens* en el testigo a pleno sol y bajo 350 y 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$ . La defoliación considera la remoción por única vez del 50% de la biomasa de hojas verdes. Letras diferentes en la misma fila indican diferencias significativas (ANOVA,  $p<0,05$ ).

Momento de aplicación de la defoliación	Fecha (días de rebrote)	Variable	Testigo						500 árboles $\text{ha}^{-1}$		Efecto Defoliación p-valor	Efecto Cobertura p-valor	Interacción Defoliac.: Cob. p-valor
			Sin defoliación		Con defoliación		Sin defoliación		Con defoliación				
Octubre (6/10/2006)	20-oct-06 (14 días)	$Pn_{sat}$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	19,4 (1,5) ab	21,8 (1,2) b	13,4 (1,7) a	13,5 (1,3) a	16,2 (1,7) ab	14,3 (1,7) a	0,88	<0,01	0,39		
		$g_s$ ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	0,21 (0,03) bc	0,33 (0,02) c	0,13 (0,03) a	0,18 (0,02) ab	0,17 (0,03) ab	0,24 (0,03) bc	<0,01	<0,01	0,42		
		EUA ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$ )	91,6 (9,6) ab	67,9 (7,8) ab	103,9 (11,1) b	77,5 (8,5) a	107,1 (10,2) b	60,1 (10,2) a	<0,01	0,46	0,43		
	02-nov-06 (27 días)	$Pn_{sat}$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	18,2 (1,9) ab	25,9 (1,9) b	12,9 (1,9) a	17,4 (2,7) ab	11,2 (3,3) a	11,8 (2,3) a	0,04	<0,01	0,34		
		$g_s$ ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	0,21 (0,03) ab	0,34 (0,03) b	0,11 (0,03) a	0,22 (0,04) ab	0,12 (0,05) a	0,16 (0,03) a	<0,01	<0,01	0,67		
		EUA ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$ )	94 (7,3) ab	77,6 (7,3) a	116,6 (10,3) b	79,6 (10,3) ab	97,1 (12,6) ab	72,7 (8,9) a	<0,01	0,27	0,46		
	22-nov-06 (47 días)	$Pn_{sat}$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	9,2 (1,4) a	13,1 (1,4) a	11,6 (1,6) a	12,9 (1,4) a	7,2 (1,4) a	8,9 (2,1) a	0,09	0,04	0,67		
		$g_s$ ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	0,09 (0,02) ab	0,16 (0,02) b	0,12 (0,02) ab	0,15 (0,02) b	0,06 (0,02) a	0,11 (0,02) ab	<0,01	0,06	0,72		
		EUA ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$ )	109,3 (7,7) a	84,8 (7,7) a	106,3 (8,5) a	87,5 (7,5) a	109,6 (7,7) a	88,1 (10,3) a	<0,01	0,97	0,93		
20-dic-06 (75 días)	$Pn_{sat}$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	17,1 (1,6) a	16,3 (1,9) a	12,3 (1,9) a	18,5 (1,9) a	12,1 (1,6) a	12,2 (1,6) a	0,21	0,05	0,21			
	$g_s$ ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	0,19 (0,02) a	0,18 (0,02) a	0,12 (0,03) a	0,2 (0,03) a	0,13 (0,02) a	0,15 (0,02) a	0,13	0,12	0,13			
	EUA ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$ )	88 (7,7) a	102,5 (8,8) a	105,8 (8,8) a	92,2 (8,8) a	94,9 (7,7) a	82,3 (7,7) a	0,57	0,45	0,19			
20-dic-06 (7 días)	$Pn_{sat}$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	17,1 (1,6) b	14,1 (1,8) ab	12,3 (1,8) ab	9,6 (1,8) ab	12,1 (1,6) ab	8,4 (1,8) a	0,04	0,01	0,96			
	$g_s$ ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	0,19 (0,02) a	0,18 (0,03) a	0,12 (0,03) a	0,12 (0,03) a	0,13 (0,02) a	0,17 (0,03) a	0,46	0,04	0,71			
	EUA ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$ )	87,9 (6,5) ab	77,3 (7,5) ab	105,8 (7,5) b	73,5 (7,5) ab	94,9 (6,5) b	58,3 (7,5) a	<0,01	0,23	0,18			
Diciembre (13/12/2006)	15-ene-07 (33 días)	$Pn_{sat}$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	12,8 (1,3) bc	17,3 (1,3) c	11,2 (1,3) bc	15,3 (1,3) c	4,7 (1,3) ab	8,1 (1,3) ab	<0,01	<0,01	0,49		
	$g_s$ ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	0,12 (0,01) ab	0,25 (0,01) c	0,11 (0,01) ab	0,14 (0,01) b	0,08 (0,01) a	0,12 (0,01) ab	<0,01	<0,01	<0,01			
	EUA ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$ )	101,3 (11,4) a	69,5 (11,4) a	100,8 (11,4) a	112 (11,4) a	81,7 (11,4) a	65,4 (11,4) a	0,21	0,04	0,21			
21-feb-07 (70 días)	$Pn_{sat}$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	14,1 (1,8) a	18,8 (1,8) a	13,2 (2,1) a	12,9 (2,3) a	14,7 (2,4) a	13,6 (2,3) a	0,53	0,23	0,29			
	$g_s$ ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	0,16 (0,02) a	0,25 (0,02) b	0,16 (0,02) a	0,14 (0,02) a	0,14 (0,03) a	0,14 (0,02) a	0,12 (*)	0,07 (*)	0,07 (*)			
	EUA ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$ )	89,1 (6,9) a	76,6 (6,9) a	85,8 (7,7) a	88,7 (8,9) a	108,7 (8,9) a	96,9 (8,9) a	0,29	0,06	0,57			
Febrero (22/2/2007)	22-mar-07 (28 días)	$Pn_{sat}$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	10,2 (1,4) a	18,9 (1,5) b	5 (1,3) a	5,3 (1,3) a	6,9 (1,5) a	8,1 (1,9) a	0,01	<0,01	0,02		
	$g_s$ ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	0,11 (0,02) a	0,22 (0,01) b	0,06 (0,02) a	0,05 (0,02) a	0,05 (0,02) a	0,09 (0,02) a	<0,01	<0,01	<0,01			
	EUA ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$ )	102,8 (15,3) a	86,3 (13,7) a	87,6 (15,3) a	107,9 (12,5) a	130,7 (13,7) a	109 (17,7) a	0,7 (*)	0,2 (*)	0,2 (*)			

Nota: (\*) Indica resultados de análisis de varianza no paramétrico, Kruskal-Wallis.



saturación ( $Pn_{sat}$ ) y la conductancia estomática, presentó diferencias entre los niveles de cobertura en plantas sin defoliación (pendiente de la relación,  $p < 0,001$ ,  $F = 5,16$ , Fig. 3.3 a) y defoliadas (pendiente de la relación,  $p < 0,001$ ,  $F = 8,58$ , Fig. 3.3 b). No obstante, las plantas sin defoliación de los tratamientos forestados en condiciones iguales de  $g_s$ , mostraron valores de  $Pn_{sat}$  similares o inclusive superiores a las plantas del pastizal abierto (Fig. 3.3 a). Por el contrario, esta última respuesta no se mantuvo en las plantas defoliadas. Por sobre  $0,1 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  de conductancia estomática, las plantas defoliadas bajo el mayor nivel de cobertura arbórea presentaron valores inferiores de  $Pn_{sat}$  respecto a las plantas del testigo a pleno sol (Fig. 3.3 b).

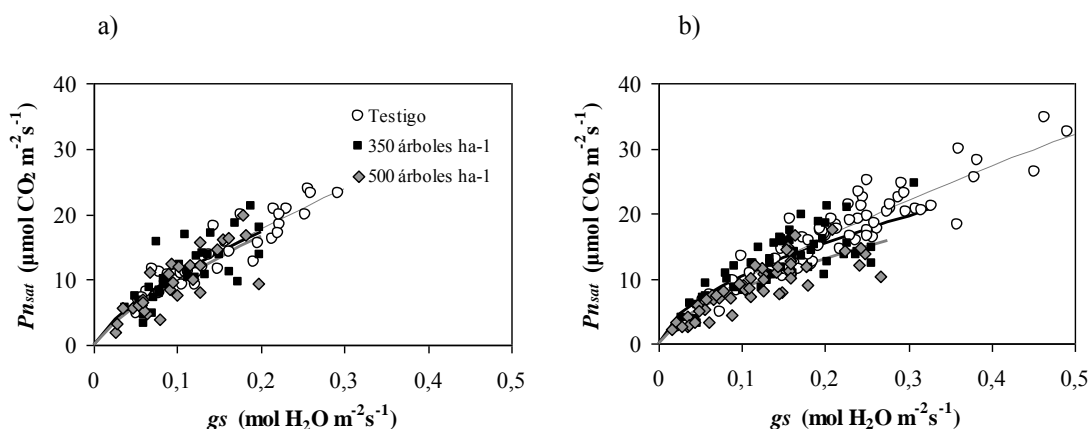


Figura 3.3. Tasa de fotosíntesis neta a saturación ( $Pn_{sat}$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en función de la conductancia estomática ( $g_s$ ,  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) para plantas de *Festuca pallescens*: a) sin defoliación, (○) testigo a pleno sol ( $r^2 = 0,86$ ;  $EEE = 1,93$ ; línea punteada), (■) bajo cobertura de 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $r^2 = 0,58$ ;  $EEE = 2,84$ ; línea continua negra) y (◇) 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $r^2 = 0,63$ ;  $EEE = 2,73$ ; línea continua gris) y b) defoliadas con baja frecuencia e intensidad (remoción del 50% de biomasa verde al comienzo de la temporada de crecimiento), (○) testigo a pleno sol ( $r^2 = 0,81$ ;  $EEE = 2,51$ ; línea punteada), (■) bajo cobertura de 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $r^2 = 0,64$ ;  $EEE = 2,77$ ; línea continua negra) y (◇) 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $r^2 = 0,73$ ;  $EEE = 2,00$ ; línea continua gris). Las mediciones se realizaron a campo en un gradiente de temperatura ( $4,7\text{-}38,5^\circ\text{C}$ ) y de estrés hídrico ( $\psi_p$  e/  $-0,6$  y  $-2,3$  MPa).

Las plantas defoliadas bajo ambos niveles de cobertura arbórea no presentaron diferencias en los promedios de conductancia estomática respecto a las plantas sin defoliación ( $p > 0,05$ ,  $n = 3\text{-}6$ , Tabla 3.4). En cambio, las plantas defoliadas en el testigo a pleno sol, pasados 30 días de rebrote, mostraron  $g_s$  superiores al de las plantas sin defoliación en las mediciones realizadas entre enero y marzo de 2007 ( $p < 0,05$ ,  $n = 3\text{-}6$ , Tabla 3.4).

### 3.5.3.3 Efecto interactivo de la cobertura y la defoliación sobre la eficiencia instantánea en el uso del agua

La defoliación ( $p = 0,01$ ,  $n = 40$ ) afectó en mayor medida que la cobertura ( $p = 0,28$ ,  $n = 40$ ) la eficiencia instantánea en el uso del agua ( $EUA$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$ ) de las hojas de *F. pallescens*. En plantas sin defoliación, a medida que aumentó la  $g_s$ , disminuyó la  $EUA$  sin diferencias entre los niveles de cobertura ( $p = 0,61$ ,  $F = 0,48$ , Fig. 3.4.a). En contraste, la relación entre la  $EUA$  y la  $g_s$  de plantas defoliadas presentó

diferencias entre las plantas de los sistemas forestados y las del testigo a pleno sol (pendiente de la relación,  $p < 0,001$ ,  $F = 11,4$ , Fig. 3.4 b). Las plantas defoliadas bajo cobertura arbórea, sin diferencias entre ambos niveles (350 y 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$ ), mostraron una pérdida más pronunciada de la *EUA* ante aumentos de  $g_s$  que las plantas del testigo a pleno sol (Testigo vs. 350,  $p < 0,001$ ,  $F = 16,1$  y Testigo vs. 500,  $p < 0,001$ ,  $F = 17,1$ ). Bajo cobertura arbórea, las plantas defoliadas y sin defoliación no se diferenciaron en la eficiencia instantánea en el uso del agua ( $p < 0,05$ ,  $n = 3-6$ , Tabla 3.4). En general, y principalmente en el tratamiento de 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$ , las plantas defoliadas presentaron promedios inferiores de *EUA* llegando estas diferencias a ser significativas respecto a las plantas sin defoliación en una única fecha de medición (20/12/06, Tabla 3.4).

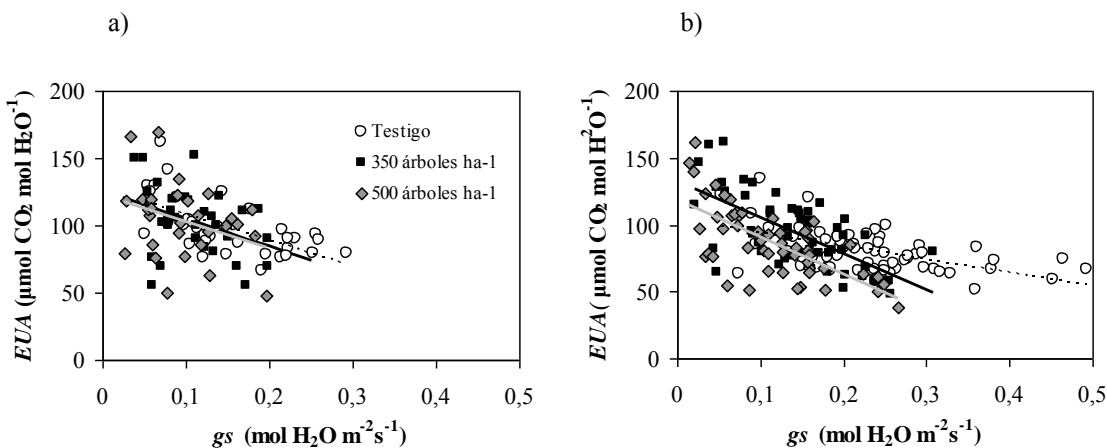


Figura 3.4. Eficiencia instantánea en el uso del agua (*EUA*,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$ ) en función de la conductancia estomática ( $g_s$ ,  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) para plantas de *Festuca pallescens*: a) sin defoliación, (○) testigo a pleno sol ( $r^2 = 0,39$ ;  $\text{EEE} = 15,6$ ; línea punteada), (■) bajo cobertura de 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $r^2 = 0,13$ ;  $\text{EEE} = 24,1$ ; línea continua negra) y (◇) 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $r^2 = 0,11$ ;  $\text{EEE} = 26,7$ ; línea continua gris) y b) defoliadas con baja frecuencia e intensidad (remoción del 50% de biomasa verde al comienzo de la temporada de crecimiento), (○) testigo a pleno sol ( $r^2 = 0,31$ ;  $\text{EEE} = 13,5$ ; línea punteada), (■) bajo cobertura de 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $r^2 = 0,43$ ;  $\text{EEE} = 20,4$ ; línea continua negra) y (◇) 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $r^2 = 0,45$ ;  $\text{EEE} = 19,4$ ; línea continua gris). Las mediciones se realizaron a campo en un gradiente de temperatura (4,7-38,5°C) y de estrés hídrico ( $\psi_p$  e/ -0,6 y -2,3 MPa).

### 3.5.3.4 Efecto del periodo de rebrote sobre la fotosíntesis compensatoria post-defoliación, la conductancia estomática y la eficiencia instantánea en el uso del agua

La relación entre la fotosíntesis compensatoria relativa (es decir, valor relativo al de las plantas sin defoliar) y los días de rebrote se ajustó a un modelo LogNormal que presentó diferencias entre los niveles de cobertura en la magnitud y días de rebrote en que se expresa el punto máximo de compensación. Las plantas del testigo a pleno sol alcanzaron la máxima respuesta compensatoria (56%) a los 33 días de rebrote ( $R^2 = 0,35$ ,  $\text{EEE} = 0,33$ ). Las plantas del tratamiento de 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  presentaron una compensación máxima del 31% a los 28 días de rebrote ( $R^2 = 0,23$ ,  $\text{EEE} = 0,30$ ) y las plantas bajo 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  lograron una compensación del 44% pasados 37 días de rebrote ( $R^2 = 0,53$ ,  $\text{EEE} = 0,23$ , Fig. 3.5).

En todos los niveles de cobertura, durante los primeros 10-15 días de rebrote, la fotosíntesis compensatoria fue negativa (Fig. 3.5). Esta misma respuesta presentaron las plantas bajo cobertura arbórea pasados 55-60 días de rebrote (Fig. 3.5). Por el contrario, las plantas defoliadas a pleno sol después de 80 días de rebrote mantendrían una fotosíntesis compensatoria positiva. La superficie total bajo la curva, medida integradora de la respuesta compensatoria, fue mayor en las plantas del testigo a pleno sol respecto a las de los tratamientos forestados (23,8 vs. 7,4 y 10,7 en plantas del pastizal, 350 y 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$ , respectivamente, Fig. 3.5). Comparando la respuesta de las plantas bajo cobertura arbórea, la superficie neta bajo la curva (porción positiva) fue similar entre ambos niveles, 5,59 y 5,35 para 350 y 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$ , respectivamente (Fig. 3.5).

La conductancia estomática se ajustó a un modelo LogNormal en relación a los días de rebrote en las plantas del testigo a pleno sol ( $R^2= 0,7$ ,  $EEE= 0,08$ ) y bajo 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $R^2= 0,9$ ,  $EEE= 0,03$ , Fig. 3.6). En ambos tratamientos, durante los primeros días de rebrote se evidenció un aumento de la  $g_s$  llegando a un pico máximo a los 15 días post-defoliación, aunque la  $g_s$  fue mayor en las plantas de pastizal que bajo el tratamiento forestado. Desde este punto, a medida que la hoja envejece, la  $g_s$  disminuye llegando a los 80 días de rebrote a ser similar a la inicial en las plantas del testigo a pleno sol, e inferior al valor inicial en las plantas del tratamiento de 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$ .

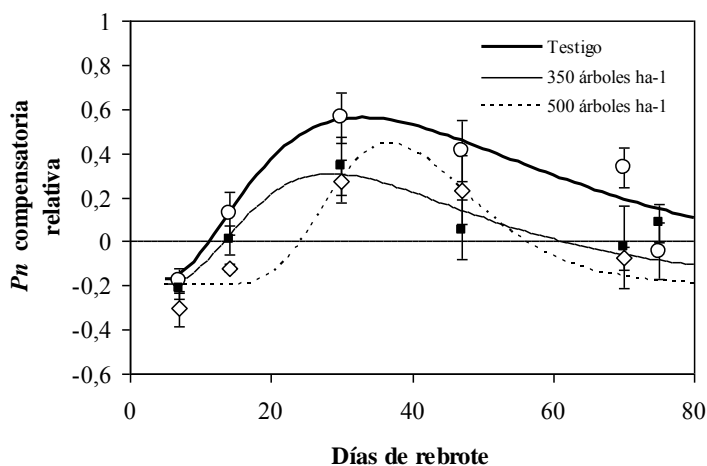


Figura 3.5. Fotosíntesis compensatoria relativa ( $P_n$  compensatoria) en función de los días de rebrote para plantas defoliadas (remoción del 50% de la biomasa verde) de *Festuca palllescens* en el ( $\circ$ ) testigo a pleno sol ( $R^2= 0,35$ ,  $EEE= 0,33$ , línea continua gruesa), bajo cobertura de ( $\blacksquare$ ) 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $R^2= 0,23$ ,  $EEE= 0,30$ , línea continua fina) y ( $\diamond$ ) 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $R^2= 0,53$ ,  $EEE= 0,23$ , línea punteada).

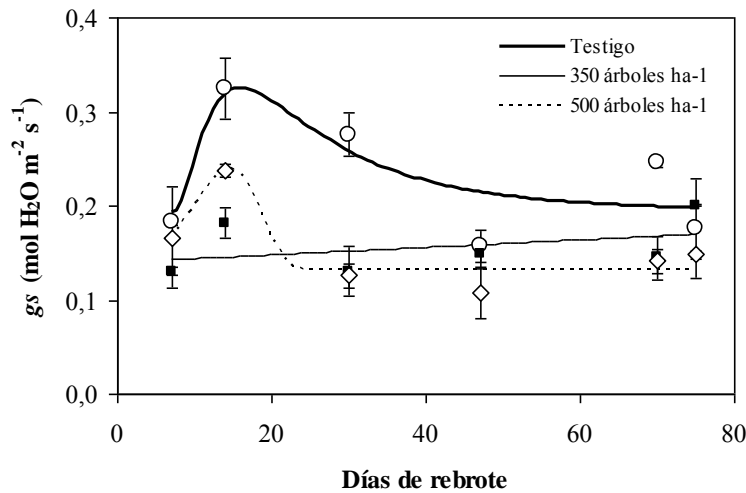


Figura 3.6. Evolución de la conductancia estomática ( $g_s$ , mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) en relación a los días de rebrote post-defoliación para plantas defoliadas (remoción del 50% de la biomasa verde) de *Festuca pallescens* en el (○) testigo a pleno sol ( $R^2=0,7$ ,  $EEE=0,08$ , línea continua gruesa), bajo cobertura de (■) 350 árboles ha<sup>-1</sup> ( $r^2=0,15$ ,  $EEE=0,03$ , línea continua fina) y (◇) 500 árboles ha<sup>-1</sup> ( $R^2=0,9$ ,  $EEE=0,03$ , línea punteada).

En las hojas del tratamiento de 350 árboles ha<sup>-1</sup>, si bien presentaron un pico en la  $g_s$  a los 15 días de rebrote, la respuesta fue menos evidente que en los casos anteriores, ajustándose a un modelo lineal ( $r^2=0,15$ ,  $EEE=0,03$ ). En este tratamiento y en términos generales, la  $g_s$  fue menor a los otros, aunque hacia fines del período evaluado (80 días post-defoliación) la  $g_s$  fue similar entre todos los tratamientos (Fig. 3.5).

La eficiencia instantánea en el uso del agua presentó, en todos los niveles de cobertura, una pendiente positiva en relación a los días de rebrote post-defoliación. Las plantas del tratamiento de 350 árboles ha<sup>-1</sup> se ajustaron a un modelo potencial ( $R^2=0,37$ ,  $EEE=9,85$ ) indicando cierta tendencia a maximizar la  $EUA$  a los 30 días de rebrote (Fig. 3.7). Las plantas del testigo a pleno sol respondieron aumentando linealmente la  $EUA$  a medida que envejecieron las hojas ( $r^2=0,46$ ,  $EEE=9,57$ ). Bajo cobertura de 500 árboles ha<sup>-1</sup>, la respuesta fue similar a las plantas del testigo a pleno sol ( $r^2=0,72$ ,  $EEE=9,08$ , Fig. 3.7). El aumento de la  $EUA$  se debió a la mayor caída de la  $g_s$  respecto a la fotosíntesis, si bien ambas variables tuvieron comportamientos similares en el tiempo (Tabla 3.4).

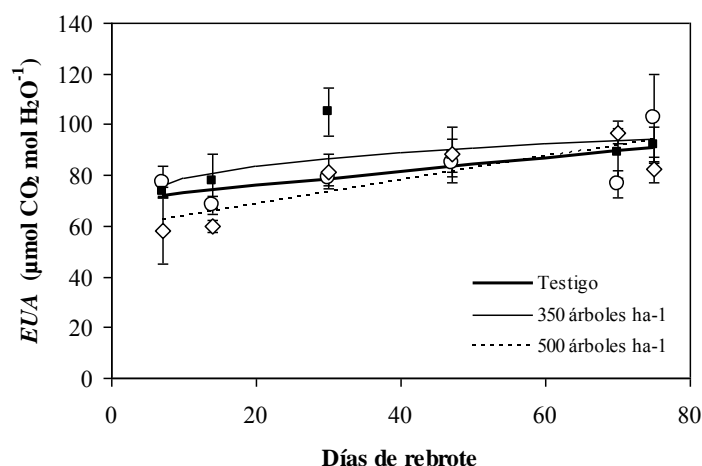


Figura 3.7. Evolución de la eficiencia instantánea en el uso del agua ( $EUA$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$ ) en relación a los días de rebrote post-defoliación para plantas defoliadas (remoción del 50% de la biomasa verde) de *Festuca pallescens* en el ( $\circ$ ) testigo a pleno sol ( $R^2=0,7$ ,  $EEE=0,08$ , línea continua gruesa), bajo cobertura de ( $\blacksquare$ ) 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $R^2=0,15$ ,  $EEE=0,03$ , línea continua fina) y ( $\diamond$ ) 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $R^2=0,9$ ,  $EEE=0,03$ , línea punteada).

### 3.5.4 Respuesta inductiva del aparato fotosintético de *F. pallescens*

Frente a un pulso saturante de radiación fotosintéticamente activa ( $1800 \mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) aplicado de manera continua durante 20 min, la respuesta fotosintética de las hojas de *F. pallescens* de plantas bajo cobertura arbórea se vio influida por el estado inicial de inducción del aparato fotosintético definido por el valor de la  $Pn_{sat}$ . Las hojas plenamente inducidas, que presentaron inicialmente una tasa de fotosíntesis neta a saturación ( $Pn_{sat}$ ) igual a  $16,9$  ( $EE=1,8$ )  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , mostraron durante los 20 min de inducción una variación de la  $Pn_{sat}$  menor al 10% acompañada por una leve reducción de la conductancia estomática (Fig. 3.8 a y b). Las hojas con un estado previo de inducción intermedio,  $Pn_{sat}$  promedio de  $8,3$  ( $EE=0,2$ )  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , respondieron aumentando la  $Pn_{sat}$  un 32% en los primeros 10 min y manteniendo esta tasa hasta el final del periodo de inducción (Fig. 3.8 a). El aumento en la tasa de fotosíntesis no fue acompañado por la  $g_s$ , indicando que la respuesta en fotosíntesis fue principalmente fotoquímica (Fig. 3.8 b). Las hojas levemente inducidas,  $Pn_{sat}$  promedio de  $3,6$  ( $EE=1,6$ )  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , mostraron una caída de la  $Pn_{sat}$  (52%) en los primeros 5 min y luego una marcada recuperación alcanzando, a los 20 min de inducción, una tasa de fotosíntesis a saturación igual a  $6,7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Fig. 3.8 a). A diferencia de los casos anteriores, pasados 10 min de inducción, la  $g_s$  comenzó a aumentar alcanzando un valor 50% superior al original al final del periodo de inducción (Fig. 3.8 b).

La pérdida y recuperación del estado de inducción del aparato fotosintético, luego de 60 min de sombra ( $< 300 \mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), no fue el mismo en plantas enteras y con 45 días de rebrote post-defoliación (Fig. 3.9). Las hojas de plantas sin defoliación, que previo al periodo de sombra contaban con una  $Pn_{sat}$  promedio de  $15,4$  ( $EE=1,9$ )  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , mostraron una caída de la  $Pn_{sat}$  a  $12,4$  ( $EE=0,3$ )  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  inmediatamente después de retirada la sombra. La inducción posterior con un pulso de radiación saturante ( $1800 \mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) durante 15 min produjo una

recuperación de la  $Pn_{sat}$  hasta un 93% de su estado original ( $14,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ,  $EE=3,5$ , Fig. 3.9). En hojas de plantas defoliadas, pasados los 60 min de sombra, la  $Pn_{sat}$  cayó de  $22,1$  ( $EE=2,4$ ) a  $12,1$  ( $EE=1,5$ )  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , una reducción aproximada del 55%. Aplicados los 15 min de inducción posterior al periodo de sombra, la  $Pn_{sat}$  alcanzó un 73% de su valor inicial,  $16,3$  ( $EE=1,1$ )  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Fig. 3.9). En ambos tipos de hojas, la  $g_s$  disminuyó de  $0,156$  ( $EE=0,02$ ) a  $0,088$  ( $EE=0,01$ )  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  luego de los 60 min de sombra y aumentó hasta  $0,097$  ( $EE=0,01$ )  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  una vez aplicados los 15 min de inducción posterior.

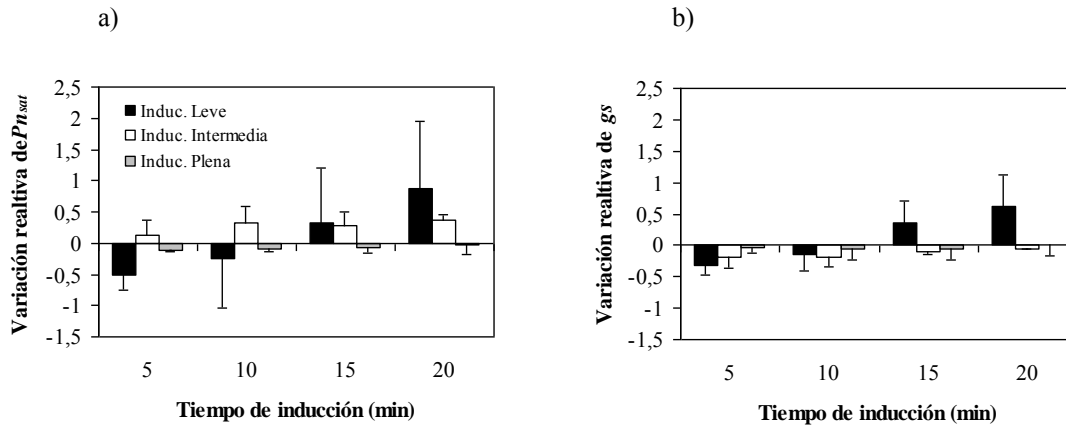


Figura 3.8. Variación relativa de: a) tasa de fotosíntesis neta a saturación ( $Pn_{sat}$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y b) conductancia estomática ( $g_s$ ,  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), en respuesta a un pulso saturante de radiación fotosintéticamente activa ( $1800 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) aplicado de manera continua durante 20 min sobre hojas ( $n=3$ ) de *F. pallescens* de plantas bajo cobertura arbórea. Induc. Leve: columnas negras, plantas con inducción previa leve ( $Pn_{sat}=3,6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), Induc. Intermedia: columnas blancas, plantas con inducción previa intermedia ( $Pn_{sat}=8,3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e Induc. Plena: columnas grises, plantas plenamente inducidas ( $Pn_{sat}=16,9 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

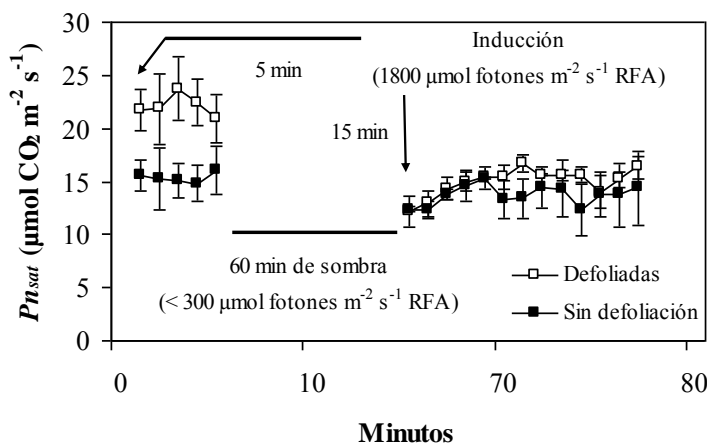


Figura 3.9. Dinámica de activación y desactivación de la tasa de fotosíntesis neta a saturación ( $Pn_{sat}$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en respuesta a una secuencia de 5 min de un pulso saturante de radiación fotosintéticamente activa ( $1800 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), 60 min de sombra ( $<300 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y nuevamente, 15 min de pulso saturante. Cada punto representa el promedio de hojas ( $n=3$ ) de *F. pallescens* en el testigo a pleno sol (■) sin defoliación y con (□) 45 días de rebrote post-defoliación.

### 3.5.5 Efecto de la cobertura sobre la densidad de estomas

El ambiente lumínico generado por la cobertura arbórea afectó negativamente la densidad de estomas. Las hojas de *F. pallescens* bajo cobertura de 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  presentaron menor densidad estomática que las plantas a pleno sol (34,9 vs. 49,1 estomas  $\text{mm}^{-2}$ ,  $p=0,02$ ,  $T=-2,69$ ,  $n=5$ ). Esta menor densidad estomática seguramente influya sobre los valores máximos de conductancia estomática alcanzados por las plantas creciendo bajo cobertura arbórea, que como se indicó (ver 3.5.3.2), fueron inferiores a los de las plantas del testigo a pleno sol.

## 3.6. Discusión

### 3.6.1. Ajustes del área foliar específica de *F. pallescens* frente al efecto interactivo de la cobertura y la defoliación

La sombra indujo un aumento del área foliar específica (*AFE*) especialmente en primavera (Tabla 3.1), cuando el agua y la temperatura no fueron limitantes. Los valores encontrados bajo el mayor nivel de cobertura (22,3-22,8  $\text{m}^2 \text{kg}_{\text{hoja}}^{-1}$ , 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$ ) son superiores a los citados en esta especie en el mismo sistema de estudio (11,4  $\text{m}^2 \text{kg}_{\text{hoja}}^{-1}$ ) por Fernández (2003) y consistentes con el aumento de la cobertura arbórea y la reducción en la transmisividad de la radiación producto del crecimiento posterior de los árboles durante 5 años. Sin embargo, son inferiores a los indicados por Evans y Poorter (2001) para otras especies forrajeras donde las hojas de sol se encontraron en el rango de 22,6-29,6  $\text{m}^2 \text{kg}_{\text{hoja}}^{-1}$  y las de sombra entre 43,1-61,6  $\text{m}^2 \text{kg}_{\text{hoja}}^{-1}$ . Los valores de *AFE* relativamente bajos hallados en *F. pallescens* seguramente respondan a dos circunstancias. En primer lugar, a ajustes morfológicos de las hojas que incrementan la eficiencia en el uso del agua en un ambiente hídricamente estresante como el del N.O. de Patagonia, como son la forma acicular de las hojas que exponen poca superficie (Fernández 2003) y la reducción del *AFE* a lo largo de la temporada (Reich et al. 1997). En segundo lugar, los valores citados por Evans y Poorter (2001) provienen de ambientes con sombra estable y continua y los de *F. pallescens* de ambientes característicos de sistemas silvopastoriles con fluctuaciones prolongadas entre sol y sombra.

En contra de lo esperado, la defoliación no produjo un cambio significativo en el *AFE* de las hojas de *F. pallescens* en ningún nivel de cobertura. El aumento de esta variable, que resulta en una mayor superficie fotosintética en relación al peso de las hojas, es considerado un importante mecanismo de compensación (McNaughton 1985). La ausencia de respuesta observada en el presente estudio podría deberse a que las mediciones de *AFE* sobre plantas defoliadas se realizaron por primera vez en verano luego de 90 días de rebrote, lapso de tiempo que tal vez impidió captar el efecto de la defoliación sobre el *AFE*. En este sentido, los cambios en *AFE* y la asignación prioritaria de recursos hacia la porción aérea son, en general, respuestas a la defoliación inmediatas o de corto plazo (Caldwell et al. 1981, Richards 1993). No obstante esto, esta misma falta de respuesta también fue encontrada en otras especies forrajeras C3 como *Poa pratensis* y *Festuca idahoensis* (Thorne y Frank 2009).



### 3.6.2 Efecto de la cobertura y la defoliación sobre el estado hídrico de *F. palleescens*

El efecto de la cobertura y la defoliación sobre el estado hídrico de *F. palleescens* se relacionó en primer término con la cantidad total de agua precipitada en cada temporada, así como con la magnitud de cada evento de lluvia. Las temporadas evaluadas, si bien presentaron niveles de precipitación contrastantes, marcaron diferencias en el contenido de agua en suelo en el horizonte superficial sólo en primavera e inicio del verano (Fig. 3.1). Cuando la intensidad de cada evento de precipitación superó los 10 -15 mm, se comprobó una reacción positiva del contenido de agua en el horizonte superficial bajo cobertura arbórea. Por el contrario, episodios discontinuados o de menor intensidad quedarían interceptados en su totalidad en la copa de los árboles (Huber y Oyarzún 1990). Por este motivo, sumado a la menor demanda evaporativa bajo sombra, durante la primavera e inicio del verano de la temporada más húmeda (2005-06) el contenido volumétrico de agua en suelo bajo cobertura de 500 árboles ha<sup>-1</sup> se mantuvo por sobre el resto de los tratamientos (Fig. 3.1 b). En estas condiciones, con coberturas superiores al 70% (500 árboles ha<sup>-1</sup>) y contenidos volumétricos de agua en suelo por sobre 10%Vol, el estado hídrico de *F. palleescens* se vio favorecido. Las plantas bajo estos niveles de cobertura presentaron promedios de potenciales hídricos en pre-alba menos negativos que las plantas bajo 350 árboles ha<sup>-1</sup> y el testigo a pleno sol. Este efecto facilitador desaparecería en los momentos de mayor estrés ambiental sobre el final de la temporada de crecimiento cuando disminuyen las precipitaciones y consecuentemente, el contenido volumétrico de agua en suelo en el horizonte superficial. Asimismo, este efecto facilitador no se observó en el tratamiento de menor cobertura arbórea (excepto en una fecha en diciembre de 2004, Tabla 3.2), en el que en general los efectos sobre el estado hídrico de los pastos fueron neutros.

La disminución de la superficie transpirante, producto de la defoliación, no fue suficiente para reducir el estrés hídrico de las plantas de *F. palleescens*. En general, el estado hídrico de las plantas defoliadas no se diferenció del estado hídrico de las plantas sin defoliación. Inclusive, entre diciembre y marzo de la temporada 2005-06, las plantas defoliadas con alta frecuencia del testigo a pleno sol y bajo 350 árboles ha<sup>-1</sup> llegaron a estar más estresadas que las plantas sin defoliación (Tabla 3.3). Probablemente, por efecto de la disminución de la demanda atmosférica, bajo el mayor nivel de cobertura arbórea no se pudo comprobar esta situación. Junto a la disminución de la superficie transpirante, la defoliación en muchos casos afecta las raíces con consecuencias adversas sobre la absorción de agua y nutrientes. La biomasa, el largo y la tasa de elongación de las raíces decrecen por efecto de la defoliación (Briske y Richards 1995, Dawson et al. 2000 y citas en él). Sin embargo, en especies adaptadas a ambientes con marcado estrés abiótico, como los pastizales de Serengeti (McNaughton et al. 1998), los efectos adversos de la defoliación sobre la biomasa radical suelen ser menores. No se cuenta con antecedentes del efecto del pastoreo o la defoliación sobre la biomasa de raíces de *F. palleescens*. No obstante, es una especie adaptada a clima semiárido y posee como mecanismo de adaptación para captar el recurso limitante (agua) una relación biomasa aérea-biomasa subterránea entre 0,24 (Fernández 2004) y 0,44 (Schulze et al. 1996) muy por debajo del valor 2,3, promedio encontrado para 500 especies herbáceas por Poorter y Nagel (2000). En base a estos antecedentes era esperable que el sistema radical no se resintiera por efecto de la defoliación y que las plantas defoliadas presentaran mejor estado hídrico que las plantas sin defoliación. Por el contrario, los

resultados encontrados sugieren que el sistema radical de *F. pallescens* fue negativamente afectado por la defoliación y apoyarían la hipótesis de que existe un equilibrio funcional entre el tamaño y la actividad del sistema radical y el tamaño y la actividad de la biomasa aérea (Brouwer 1962 en Anten et al. 2003). Aparentemente, cuando el equilibrio funcional entre hojas y raíces se rompe por la pérdida de biomasa aérea producto de la defoliación, la asignación de recursos a hojas y raíces se reajusta hasta alcanzar un nuevo equilibrio (Anten et al. 2003). Para poder concluir sobre estos efectos y su dinámica en el largo plazo, sería necesario complementar la información generada en este Capítulo con estimaciones del efecto de la defoliación u otras variables sobre el sistema radical.

### **3.6.3 Efecto de la cobertura y la defoliación sobre la fotosíntesis a nivel de hoja en *F. pallescens***

El ambiente lumínico bajo cobertura arbórea afectó negativamente la tasa de fotosíntesis neta a saturación de las hojas de *F. pallescens*. La principal limitante que impidió a las hojas bajo cobertura alcanzar las tasas de fotosíntesis de las hojas a pleno sol fue la conductancia estomática. La reducción del 30% en la densidad de estomas encontrada en las hojas del tratamiento de mayor cobertura arbórea podría explicar, al menos en parte, este comportamiento. Si bien no se midió el tamaño de los estomas ni la superficie de poros, es posible que la menor densidad impida a las hojas bajo cobertura arbórea alcanzar los valores máximos de conductancia estomática de las hojas de pleno sol (Peri et al. 2007). No obstante, las limitaciones estomáticas podrían estar acompañadas por restricciones a nivel bioquímico relacionadas con la reasignación del N entre los procesos fotosintéticos de carboxilación, generación de energía y captura de radiación (Evans 1996) que no fueron evaluados en las hojas de *F. pallescens* de los distintos niveles de cobertura. En este sentido, se sabe que en condiciones limitantes de radiación, la relación clorofila-N aumenta al tiempo que disminuye la relación entre clorofila *a* y *b* promocionando los mecanismos de captura de radiación (Evans, 1996, Peri et al. 2007). Las hojas de *F. pallescens* desarrolladas bajo cobertura arbórea en el presente estudio mostraron tasas de fotosíntesis similares a las de hojas de pleno sol a iguales valores de conductancia estomática. Esta evidencia indica que los mecanismos de reasignación de N hacia los sistemas de captación de radiación se han desarrollado y apoya la idea de que la principal limitante sobre la tasa de fotosíntesis neta a saturación de las hojas bajo cobertura sería estomática. Es interesante notar que un estudio anterior en esta misma especie (plantas sin corte) y sistema (Fernández et al. 2004) no había detectado cambios significativos en la capacidad fotosintética de las plantas de sombra en comparación con las de pleno sol. Es posible que el mayor grado de cobertura arbórea actual, producto del paso del tiempo entre estudios, haya superado algún tipo de umbral, en cuanto a condiciones lumínicas, que dispara respuestas plásticas en esta especie. Más allá de esto, las diferencias en capacidad fotosintética entre coberturas se hizo más notoria en las plantas defoliadas (para las que no existían antecedentes), presentando las plantas del pastizal una mayor tasa de fotosíntesis que las de los tratamientos forestados en varias de las fechas analizadas (Tabla 3.4), mientras que las diferencias estadísticamente significativas entre plantas sin defoliación se dio únicamente en una fecha (enero de 2007).

El análisis a través de todos los tratamientos indicó que la defoliación en sí misma no tuvo efecto sobre la tasa de fotosíntesis neta a saturación. En todos los niveles

de cobertura y fechas de medición las hojas jóvenes totalmente expandidas de plantas con y sin defoliación presentaron tasas de fotosíntesis neta a saturación similares (Tabla 3.4). Sin embargo, en términos relativos y contemplando los días de rebrote, las hojas de las plantas defoliadas alcanzaron tasas de fotosíntesis neta superiores a las plantas sin defoliación. La fotosíntesis compensatoria (Nowak y Caldwell 1984) se desarrolló luego de varios días de ocurrida la defoliación (28 a 37 días) y fue afectada negativamente por el ambiente lumínico bajo cobertura arbórea. Los modelos estadísticos ajustados indicaron que las plantas defoliadas a pleno sol alcanzaron tasas fotosintéticas 56% superiores a las hojas sin defoliación en el mismo tratamiento de cobertura, mientras que las hojas bajo cobertura arbórea compensaron un 31 a 44%, dependiendo del ambiente lumínico (Fig. 3.5). En relación a otras gramíneas, los niveles de respuesta compensatoria fueron superiores a los citados para *Agropyron spicatum* (21%, Nowak y Caldwell 1984), *Lolium multiflorum* (15%, Gifford y Marshal 1973) y *Agropyron desertorum* ( $\approx 45\%$ , Caldwell et al. 1981). Las diferencias pueden deberse a que las hojas de plantas defoliadas y sin defoliación del presente estudio no fueron exactamente de la misma edad. Asimismo, las diferencias porcentuales de compensación entre las hojas a pleno sol y las hojas bajo cobertura arbórea, indicarían que en *F. palleescens* al menos en parte, el proceso fue luz dependiente y no mediado exclusivamente por cambios hormonales y/o en la relación fuente-destino. En *Lolium perenne*, Woledge (1977) encontró que la fotosíntesis compensatoria se inhibía completamente cuando las plantas se mantenían en ambientes sombreados, efecto que sin embargo no se observó en *F. palleescens*.

Los episodios de radiación directa diaria que alcanzan el suelo bajo cobertura arbórea son mayoritariamente de escasa duración e intensidad, menores a 25 minutos y  $750 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . No obstante, hasta niveles de cobertura arbórea próximas al 80%, se producirían diariamente durante la temporada de crecimiento pulsos de radiación directa mayores a 60 minutos con intensidad suficiente para saturar el aparato fotosintético de las hojas de *F. palleescens* ( $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , Fig. 3.1). De acuerdo a otros antecedentes y a los resultados del presente estudio, el aprovechamiento de los episodios de radiación directa se vincula con el estado previo de inducción del aparato fotosintético que depende de la actividad enzimática y la conductancia estomática (Fig. 3.8). La inducción involucra tres procesos que operan a distinta escala temporal, la regeneración de la ribulosa bifosfato (1-2 min. de inducción), la activación lumínica de la Rubisco (5-10 min. de inducción) y el incremento de la conductancia estomática (Percy et al. 1996). Las hojas de *F. palleescens* plenamente inducidas o con un estado intermedio de inducción previo (50% de la tasa de fotosíntesis máxima), en condiciones óptimas de temperatura y estado hídrico, responderían frente a un pulso de radiación directa activando los dos primeros procesos sin respuesta estomática aparente. Así, podrían aprovechar los episodios de radiación directa de intensidad saturante pero de escasa duración (10 min) elevando la tasa de fotosíntesis hasta un  $\approx 35\%$ . Por el contrario, las hojas levemente inducidas en forma previa al pulso de radiación directa, necesitarían episodios de luz de mayor duración ( $\approx 15$  min) debido a que en la respuesta estarían también involucrados los estomas. La lenta respuesta estomática, como la observada en *F. palleescens*, es característica de especies intolerantes a la sombra (Woods y Turner 1971).

La activación y desactivación del aparato fotosintético frente a fluctuaciones de luz y sombra mostró histéresis en la respuesta y un efecto interactivo con la defoliación. Las hojas de *F. palleescens* sin defoliación plenamente inducidas, luego de un periodo de sombra ( $<300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  RFA) de 60 min, redujeron un 20% su tasa de fotosíntesis a

saturación y en un tiempo mucho menor (15 min) de inducción posterior con un pulso de radiación saturante ( $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  RFA), recuperaron un 93% del valor inicial. En cambio, en hojas defoliadas con 45 días de rebrote, la desactivación fue del 45% y la recuperación posterior fue menor, apenas un 73% de la tasa original. Esta diferencia es importante ya que las hojas defoliadas necesitarían periodos de radiación directa de mayor duración y periodos de sombra más cortos respecto a las hojas sin defoliación, para mantener el estado pleno de inducción del aparato fotosintético.

### 3.7 Conclusiones

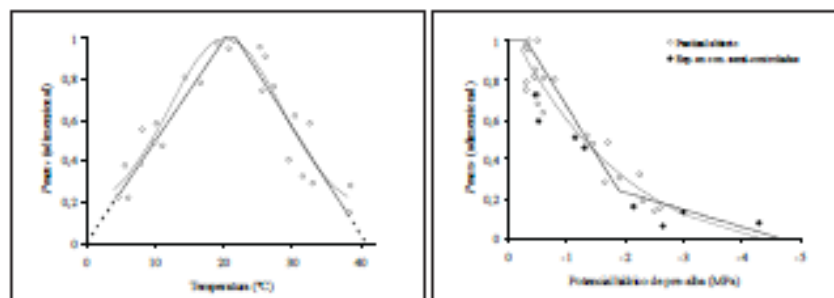
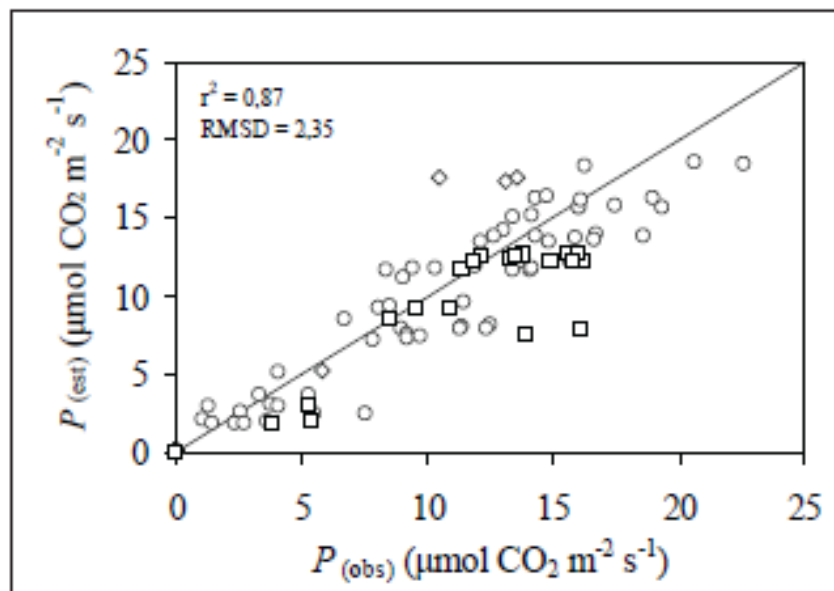
La gran plasticidad morfológica que expresaron las hojas de *F. pallescens* le permiten, a partir de ajustes en el área foliar específica, aumentar la superficie fotosintética bajo cobertura arbórea y promover la eficiencia en el uso del agua, factor de crecimiento crítico en el N.O. de Patagonia. Sin embargo, la defoliación no provocó un aumento adicional de este carácter como se esperaba. La cobertura arbórea produjo un efecto facilitador o neutro sobre el estado hídrico de las plantas de *F. pallescens* aunque este efecto facilitador tampoco fue incrementado por la defoliación. Por el contrario, los resultados sugieren que la defoliación afectó negativamente el sistema radical impidiendo que plantas defoliadas logren mejor estado hídrico que las plantas sin defoliación. A nivel fisiológico, las hojas bajo cobertura vieron disminuida su tasa de fotosíntesis neta a saturación producto de modificaciones anatómicas a nivel estomático y la defoliación, en términos absolutos, no tuvo efecto sobre este parámetro. En términos relativos, y por un periodo corto de tiempo (20-30 días), las hojas defoliadas en todos los niveles de cobertura -aunque en mayor medida a cielo abierto- presentarían fotosíntesis compensatoria que permitiría a las plantas defoliadas aumentar la ganancia de carbono. Asimismo, las hojas defoliadas necesitarían periodos más prolongados de radiación plena y más cortos de sombra que las hojas sin defoliación, para mantener la tasa de actividad fotosintética, lo que refuerza la necesidad de manejar adecuadamente el ambiente lumínico en sistemas forestados si las plantas del sotobosque son sometidas a pastoreo, habiendo en este caso mayores limitantes a la fijación de carbono que en plantas enteras.

El mayor crecimiento de las plantas defoliadas bajo cobertura arbórea respecto a las plantas sin defoliación probado en el Capítulo 2 estaría asociado a la ganancia adicional de carbono producto de la fotosíntesis compensatoria y posiblemente a una mayor eficiencia en la captación de la radiación a nivel de planta, que no se cuantificó en este estudio. Observaciones personales sugieren que en estas plantas aumenta la proporción de hojas verdes disminuyendo el autosombreo y la radiación penetra más profundo en la canopia, favoreciendo la captación y utilización de la radiación.



## CAPITULO 4

### Modelo de fotosíntesis a nivel de hoja







## 4.1 Introducción

La productividad del componente herbáceo en los sistemas silvopastoriles depende de la naturaleza e intensidad de las interacciones por recursos de crecimiento con el componente arbóreo. El resultado neto de las interacciones puede ser positivo, neutro o negativo dependiendo de las características de las especies, de las condiciones ambientales y de sitio, del tamaño y edad de los árboles y de las prácticas silviculturales aplicadas (Mead 2009). Contar con herramientas para predecir el resultado de las interacciones permite asegurar la viabilidad de estos sistemas de producción. Esta consideración es particularmente importante en sistemas silvopastoriles artificiales, como es el caso de *Festuca palleescens* y *Pinus ponderosa* en el N.O. de Patagonia, donde los efectos negativos de los árboles sobre el estrato herbáceo son más marcados respecto a formaciones naturales (ej. sabanas) debido al mayor número de árboles y a la falta de co-adaptación de las especies componentes del sistema (Ong y Leakey 1999). La integración en un modelo de simulación de los factores críticos (ambientales y de manejo) que conducen los procesos fisiológicos directamente relacionados con el crecimiento, como es la tasa de fotosíntesis a nivel de hoja, puede ser una herramienta útil en este sentido.

Las respuestas de las plantas a los factores ambientales y de manejo han sido evaluadas, por lo general, mediante modelos empíricos. Especialmente, a través del análisis estadístico entre crecimiento o producción y mediciones climáticas, edáficas y/o técnicas de manejo. Los modelos empíricos predicen cómo una variable ambiental (temperatura, precipitación o irradiancia) o de estado (contenido de nitrógeno, estado hídrico) afecta la respuesta de la planta y no por qué la afecta. Son muy útiles cuando se trata de pronosticar la respuesta de sistemas productivos ya evaluados y cuyo rango de variación es limitado y conocido. Sin embargo, cuando se pretende representar la causalidad e interacción entre las variables a fin de imitar el funcionamiento de las plantas, es necesario el desarrollo de modelos mecanísticos. En estos modelos las funciones matemáticas expresan el conocimiento e hipótesis de los mecanismos que relacionan a las variables y explican la respuesta (Duek 1979). Aunque la distinción entre modelos empíricos y mecanicistas es útil, en la práctica la mayoría de los modelos de simulación contienen una mezcla de empirismo y mecanicismo. Todos los modelos son empíricos en algún nivel de análisis (Whisler et al. 1986).

En el presente capítulo se pretende formular un modelo empírico-mecanicista que simule la respuesta de la fotosíntesis a nivel de hoja para *F. palleescens* en relación a los factores ambientales críticos en sistemas silvopastoriles con *P. ponderosa*. Este modelo condensa la información fisiológica generada en el Capítulo 3 y será utilizado para establecer los cambios en el periodo de crecimiento y el “máximo transitorio” propuesto como objetivo del Capítulo 5.

### 4.1.1 Modelo de fotosíntesis a nivel de hoja

Las hojas son la unidad funcional mediante la cual la planta captura y utiliza la energía solar a través del proceso de fotosíntesis. Por este motivo, la tasa de fotosíntesis a este nivel es determinante en la productividad de la planta. Mediciones empíricas (Johnson et al. 1996) y modelos teóricos (Marshall y Biscoe 1980, Cannell y Thornley

1998, Peri 2005) muestran que la relación entre la tasa de fotosíntesis bruta y la radiación fotosintéticamente activa (RFA) puede ser descrita por una hipérbola no rectangular (Fig. 4.1).

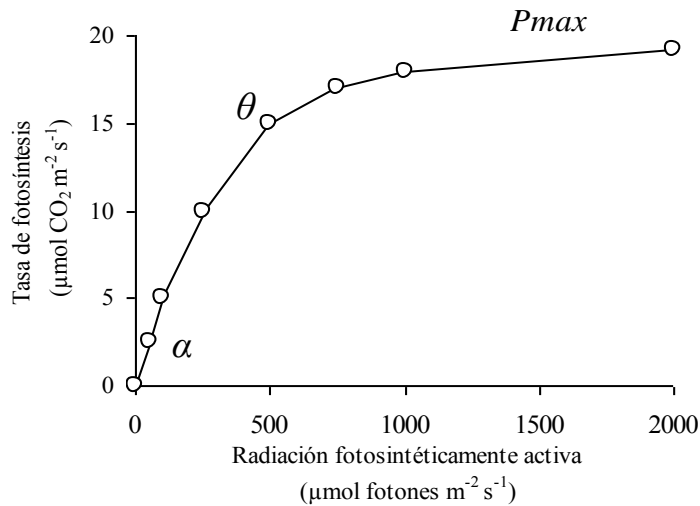


Figura 4.1. Hipérbola no rectangular de respuesta de la tasa de fotosíntesis bruta ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) a la radiación fotosintéticamente activa ( $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , RFA).  $P_{max}$  es la tasa de fotosíntesis bruta a saturación,  $\alpha$  es el rendimiento cuántico aparente o la eficiencia en el uso de radiación incidente ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ RFA}$ ) y  $\theta$  es la curvatura (convexidad, adimensional).

La tasa de fotosíntesis bruta queda definida por la siguiente función (Ec. 1):

$$P = \frac{1}{2\theta} \{ \alpha I_i + P_{max} - [(\alpha I_i + P_{max})^2 - 4\theta \alpha I_i P_{max}]^{1/2} \} \quad \text{Ecuación 1}$$

Donde  $P$  representa la tasa de fotosíntesis bruta ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ),  $P_{max}$  es la tasa de fotosíntesis bruta a saturación ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , asíntota),  $I_i$  es la radiación incidente ( $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  RFA),  $\alpha$  es el rendimiento cuántico aparente o la eficiencia en el uso de radiación incidente ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$  RFA),  $\theta$  es la curvatura (convexidad, adimensional).

En especies C3, como *F. palleescens*, la tasa de fotosíntesis se encuentra bajo el control de tres procesos bioquímicos: a) la carboxilación o capacidad de la ribulosa 1,5-bisfosfato carboxilasa/oxigenasa (Rubisco) para consumir ribulosa bifosfato (RuBP), b) el desempeño del ciclo de Calvin y las reacciones en las membranas tilacoides para regenerar RuBP y, c) la capacidad de síntesis de almidón y sacarosa para consumir triosa fosfatos y regenerar fosfato inorgánico (Pi) para la fotofosforilación (Lambers et al. 1998). Varios modelos mecanísticos han sido desarrollados utilizando estos procesos bioquímicos para predecir la fotosíntesis a nivel de hoja (Farquhar et al. 1980, Charles-Edwards 1981, Farquhar y von Caemmerer 1982). Si bien son sumamente útiles para

comprender el proceso fotosintético, son complejos y las variables requeridas para predecir la fotosíntesis son difíciles de medir en situaciones prácticas de campo (Peri 2005). Por el contrario, la hipérbola no rectangular provee una estructura útil para analizar el efecto de los factores ambientales sobre la tasa de fotosíntesis. En este sentido, los tres parámetros de la ecuación de fotosíntesis, y en particular la fotosíntesis a saturación ( $P_{max}$ ), son afectados por la temperatura (T), el estrés hídrico (A), el contenido de nitrógeno (N) o el ambiente lumínico (L) (Pearcy et al. 1996, Cornic y Massacci 1996, Chavez et al. 2002, Peri 2005).

El modelo de fotosíntesis que se elabora y evalúa en el presente capítulo amplía el rango de las variables independientes (especialmente, temperatura y nivel de radiación que llega al sotobosque) empleado en un modelo anterior generado para *F. pallescens* (Fernández et al. 2006b). Asimismo, el modelo precedente surge de mediciones realizadas bajo condiciones controladas (plantas en maceta) mientras que el presentado en este capítulo proviene de las múltiples mediciones realizadas a campo presentadas en el Capítulo 3. Se logra así mejorar la información preexistente y una mayor aproximación al comportamiento fotosintético de la especie en condiciones naturales.

## 4.1.2 Fotosíntesis y factores ambientales

### 4.1.2.1 Efecto de la temperatura

La fotosíntesis se desempeña adecuadamente entre 0 y 30°C en especies adaptadas al frío que crecen activamente en invierno o a gran altitud (Larcher 2003). En plantas de clima templado, la fotosíntesis opera de forma segura entre 7 y 40°C, mientras que en ambientes cálidos, en especies tropicales o de desierto, se desarrolla adecuadamente entre 15 y 45°C (Downton et al. 1984; Bunce 2000). En todos los casos, la fotosíntesis muestra una temperatura óptima que corresponde aproximadamente al centro del intervalo de temperaturas no perjudiciales y disminuye con pendientes pronunciadas por encima o por debajo del valor óptimo. Si se producen variaciones en las condiciones de crecimiento que experimenta la planta, la temperatura óptima para la fotosíntesis puede cambiar (Berry y Björkman 1980).

El efecto de la temperatura sobre la fotosíntesis puede atribuirse a cambios en la actividad y cantidad de los componentes fotosintéticos y/o a la concentración de CO<sub>2</sub> en el sitio de carboxilación. En especies C<sub>3</sub>, los procesos de carboxilación y regeneración de la RuBP (ribulosa-1,5-bifosfato) son los mayormente limitantes (Farquhar et al. 1980). Bajo las actuales concentraciones atmosféricas de CO<sub>2</sub> (c. 370  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ), la tasa de carboxilación es algo menor a la de regeneración, indicando que el proceso limitante en el óptimo de temperatura es la carboxilación de RuBP (Hikosaka et al. 2006). Temperaturas por debajo del óptimo afectan la tasa de síntesis de sacarosa, limitando la fotosíntesis a saturación ( $P_{max}$ ) por falta de fosfato inorgánico (Falk et al. 1996, Sage y Kubien 2007). En el otro extremo, temperaturas superiores a 30-35°C, limitan  $P_{max}$  debido a dos procesos simultáneos. Por un lado, se acentúa la limitación por regeneración de RuBP que refleja restricciones en la capacidad de transporte de electrones (ETR) (Sage y Kubien 2007) y por otro, la solubilidad del CO<sub>2</sub> disminuye respecto a la del O<sub>2</sub> reduciendo la relación CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> en los sitios de carboxilación. Esto

provoca la caída de la actividad carboxilasa de la Rubisco y un aumento de la actividad oxigenasa o fotorrespiración (Charles-Edwards et al. 1971).

El rendimiento cuántico aparente o eficiencia en el uso de la radiación ( $\alpha$ ) responde también a cambios en la temperatura. Thornley (1998) cita para pastizales templados una caída en el rendimiento cuántico de 1,5% por cada °C de aumento de la temperatura a partir de los 15°C. La causa principal de esta reducción en especies C3 es el aumento de la fotorrespiración asociado con temperaturas elevadas (Hay y Walter 1989). Por el contrario, el grado de curvatura ( $\theta$ ) de la respuesta de la fotosíntesis a la radiación, que refleja la relación entre las resistencias físicas y totales al intercambio de CO<sub>2</sub>, parece ser insensible a los factores ambientales (Thornley 1998, Peri et al. 2005).

El efecto directo de la temperatura sobre la tasa de fotosíntesis en *F. pallescens* no ha sido evaluado hasta el momento. Los antecedentes generados indican que la conductancia estomática, relacionada positiva y linealmente con la tasa de fotosíntesis, sería insensible a cambios de temperatura entre 17 y 33°C (Fernández et al. 2006b). Por lo general, la conductancia estomática es más sensible a cambios en el déficit de presión de vapor (DPV), una variable que relaciona la temperatura con la humedad relativa, más que a la temperatura en sí misma (Hikosaka et al. 2006). En este sentido, los mismos autores encontraron que la conductancia estomática en *F. pallescens* se correlacionaba positivamente con las variaciones en la humedad relativa del aire y no con el DPV (Fernández et al. 2006b).

#### 4.1.2.2 Efecto del estrés hídrico

El estrés hídrico afecta fuertemente el proceso de fotosíntesis, sin embargo, hay cierta controversia respecto a cuál es la limitante principal, si son los estomas (Sharkey 1990, Chaves 1991, Cornic 2000) o si predominan factores metabólicos (Lawlor 2002). El análisis simultáneo del intercambio gaseoso (efecto estomático) y variaciones de fluorescencia de la clorofila (efectos metabólicos) a lo largo de un gradiente de conductancia estomática ( $g_s$ ), muestra tres etapas de desregulación del proceso fotosintético frente al estrés hídrico (Flexas et al. 2002a y b; Medrano et al. 2002):

- *Etapas 1:* Cuando  $g_s$  disminuye desde su valor máximo (con independencia del valor real, que es variable en función de la especie) hasta aproximadamente 0,15 mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, la fotosíntesis neta ( $P_n$ ) disminuye poco a poco con variaciones muy pequeñas de la tasa de fotosíntesis a saturación ( $P_{max}$ ) y sin variación en la tasa de transporte de electrones (ETR), es decir, sin efecto metabólico. En esta etapa aumenta progresivamente la eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $P_n/g_s$ ).

- *Etapas 2:* Cuando  $g_s$  se encuentra entre 0,15 y 0,05 mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>,  $P_n$  y más aún  $P_{max}$ , se reducen. Lo mismo ocurre con la tasa de transporte de electrones, sugiriendo restricciones metabólicas en el proceso de fotosíntesis. Sin embargo, debido a la disminución continua de la concentración sub-estomática o intercelular de CO<sub>2</sub> ( $C_i$ ), el cierre de los estomas es aún la limitación dominante sobre el proceso de fotosíntesis en esta etapa. La conductancia del mesófilo al CO<sub>2</sub> comienza a disminuir y la eficiencia intrínseca del uso del agua es aún mayor alcanzando los valores máximos en torno a 0,05 mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> de  $g_s$ .

- *Etapas 3:* Cuando  $g_s$  disminuye por debajo de 0,05 mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>,  $C_i$  se incrementa considerablemente, reflejando impedimentos en el metabolismo

fotosintético. La eficiencia intrínseca del uso del agua por lo general disminuye y tanto la  $P_{max}$  como la ETR muestran los valores más bajos.

En síntesis, tanto el análisis del intercambio gaseoso, como de la fluorescencia de la clorofila y análisis bioquímicos, utilizando  $g_s$  como referencia para la intensidad de estrés hídrico, apoyan la idea de que los procesos metabólicos de la fotosíntesis son resistentes al estrés hídrico y no se ven seriamente afectados hasta que el estrés hídrico es grave, es decir, cuando la  $g_s$  cae por debajo de  $0,10 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Sin embargo, valores de  $g_s$  inferiores a este umbral son comunes durante el período de sequía en especies de zonas semi-áridas o de clima mediterráneo como es el caso *F. pallescens* (Fernández et al. 2006b). De manera que, bajo condiciones naturales sería esperable encontrar alteración metabólica producto del estrés hídrico en *F. pallescens*.

El rendimiento cuántico aparente ( $\alpha$ ) es afectado negativamente por el estrés hídrico. Sin embargo, los resultados encontrados son disímiles. En *Dactylis glomerata* se observó una relación lineal negativa entre  $\alpha$  y el estado hídrico, con una caída del 29% en  $\alpha$  a potenciales hídricos en pre-alba ( $\psi_p$ ) entre -1 y -1,6 MPa (Peri et al. 2005). Por el contrario, en *Lolium perenne* se hallaron diferencias del 6% en  $\alpha$  entre plantas regadas y sin riego ( $\psi_p = -2$  MPa) (Jones et al. 1980). En el mismo sentido, Thornley (1998) considera que el estrés hídrico puede tener un efecto mínimo sobre el rendimiento cuántico con una reducción máxima del 8% para  $\psi_p = -5$  MPa.

Los cambios en el rendimiento cuántico son causados por una alteración en la capacidad del complejo clorofila-membrana de los cloroplastos para convertir la energía absorbida en energía química. Este proceso implica la transferencia de electrones dentro del complejo de pigmentos de la membrana a nivel de los tilacoides. El estrés hídrico actúa a este nivel provocando una alteración del flujo de electrones. Los cambios en el rendimiento cuántico se invierten en gran medida cuando el tejido se rehidrata. La cinética de estas reacciones es normalmente rápida, requiriendo 5 a 10 minutos para la inhibición y 13 a 15 minutos para la recuperación (Mohanty y Boyer 1976).

#### 4.1.2.3 Efecto del ambiente lumínico y relación con el contenido foliar de N

En respuesta al ambiente lumínico de crecimiento las especies se pueden diferenciar en especies de sol o de sombra e inclusive en una misma planta se pueden diferenciar hojas de sol y de sombra dentro de su canopeo. En general, las hojas de sol tienen mayor espesor, parénquima en empalizada más grueso, menor área foliar específica ( $\text{cm}^2 \text{ g}_{\text{hoja}}^{-1}$ ) y mayor densidad estomática que las hojas de sombra (Lambers et al. 1998). A nivel bioquímico, las hojas de sol y sombra presentan contenidos similares de clorofila por unidad de área, aunque es superior en hojas de sombra por unidad de masa. La relación clorofila  $a/b$  es más baja en hojas de sombra indicando una mayor proporción de clorofilas asociadas al complejo de captación de luz. El contenido de N, Rubisco y componentes del transporte de electrones por unidad de área, es más alto en hojas de sol (Murchie y Horton 1997). Las diferencias bioquímicas posibilitan altas tasas de carboxilación y por ende, una mayor capacidad fotosintética por unidad de área en hojas de sol (Evans 1989, Lambers et al. 1998). En *F. pallescens*, los antecedentes indicaban una respuesta fotosintética similar frente a distintos niveles de irradiancia (Fernández 2003). Sin embargo, en el capítulo anterior se encontró un efecto

negativo de la cobertura sobre la tasa de fotosíntesis máxima a saturación asociado principalmente a limitaciones estomáticas producto de la disminución de la densidad de estomas en las hojas de plantas bajo cobertura arbórea.

El rendimiento cuántico aparente ( $\alpha$ ) que señala la proporción de CO<sub>2</sub> fijado por fotón absorbido, es insensible al ambiente lumínico de crecimiento en condiciones no limitantes. En ambientes con bajos niveles de irradiancia, el aparato fotosintético sería capaz de utilizar en el proceso fotoquímico la totalidad de los fotones absorbidos. Teóricamente, el valor máximo que podría alcanzar  $\alpha$  es 0,125 ya que son necesarios 8 moles de fotones para reducir un mol de CO<sub>2</sub> en ausencia de fotorrespiración. En la práctica, Long et al. (1993) encontraron un valor promedio de  $0,093 \pm 0,003$  mol CO<sub>2</sub> mol<sup>-1</sup> fotones sin diferencias entre especies C3 heliófilas y umbrófilas. Singaas et al. (2001), realizando una revisión bibliográfica, encontraron un valor medio de  $\alpha = 0,053$ , es decir, 50% inferior al teórico. Estos autores sugieren que la fotorrespiración, que puede significar hasta el 30% de la tasa de fotosíntesis a 25°C en concentraciones ambiente de CO<sub>2</sub> y O<sub>2</sub>, sería una de las principales causas del valor hallado pero le asignan también responsabilidad a las técnicas de medición. Las curvas de respuesta a la radiación, por lo general, no son lineales por debajo de 50  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  RFA, porción que se utiliza en el cálculo de  $\alpha$ . Consecuentemente, el valor del rendimiento cuántico puede variar considerablemente (hasta un 30%) dependiendo la porción de la curva que se utilice en el cálculo (Singaas et al. 2001).

#### 4.1.3 Respiración y factores ambientales

Los cambios en la temperatura afectan sensiblemente las reacciones bioquímicas involucradas en la respiración. En términos generales, aumentos de 10°C en la temperatura duplican la tasa de respiración ( $Q_{10} = 2$ ; Ryan 1991). Sin embargo, esta respuesta es muy variable existiendo valores de  $Q_{10}$  que oscilan entre 1,4 y 4 (Azcón-Bieto y Osmond 1983). La variabilidad está asociada a la especie, la estación y la temperatura de crecimiento o el estado ontogénico de la hoja (Kajimoto 1990, Criddle et al. 1994, Reich et al. 1998, Atkin et al. 2000). Asimismo, la tasa de respiración responde a la historia de desarrollo de la planta y está sujeta a cambios en la temperatura de crecimiento y su consecuente aclimatación y/o adaptación (Atkin et al. 2000).

Es común que la tasa de respiración disminuya durante el estrés hídrico debido a la reducción de la fotosíntesis y las necesidades de energía para el crecimiento. Sin embargo, las tasas de respiración generalmente se mantienen dentro de un estrecho rango, lo que resulta en un aumento progresivo de la respiración frente a la fotosíntesis, provocando una disminución del balance neto de carbono (Flexas et al. 2005). Las dos vías respiratorias que poseen las plantas, con conservación de energía o vía del citocromo y con derroche de energía o vía alternativa, son afectadas diferencialmente por el estrés hídrico (Lambers et al. 2005). El estrés hídrico elevado induce una fuerte disminución de la tasa respiratoria vía citocromo con un aumento similar en la tasa de respiración de la vía alternativa; es por este motivo, que la tasa de respiración total se mantiene en un estrecho rango (Ribas-Carbó et al. 2005).

Las especies heliófilas, por lo general, presentan tasas de respiración en base a la masa de hoja, más altas que las especies tolerantes a la sombra. Al parecer, la reducción



de la actividad metabólica es un rasgo adaptativo en los hábitats sombreados. Sin embargo, la relación negativa entre respiración y tolerancia a la sombra es más marcada cuando la respiración se expresa en función de la superficie de hoja. Esta situación resalta la importancia en especies tolerantes a la sombra de afrontar el costo energético de mantener una elevada área foliar específica ( $\text{cm}^2 \text{g}_{\text{hoja}}^{-1}$ ). La captación de luz en ambientes sombreados tiene más relación con el área del follaje que con su biomasa (Walters y Reich 1999).

## 4.2 Objetivo

El objetivo del presente capítulo es generar y evaluar un modelo empírico-mecanístico que simule la influencia de los factores ambientales sobre la tasa de fotosíntesis a nivel de hoja de *Festuca pallescens* creciendo en sistemas silvopastoriles con *Pinus ponderosa* en el N.O. de Patagonia. De manera particular, se pretende definir y modelar el efecto individual de la temperatura, el estrés hídrico y el ambiente lumínico sobre cada uno de los parámetros de la hipérbola no rectangular ( $P_{max}$ ,  $\alpha$ ,  $\theta$ ) y evaluar un modelo multiplicativo simple para predecir la respuesta de la fotosíntesis bruta en *F. pallescens* considerando todas las variables ambientales.

## 4.3 Materiales y Métodos

### 4.3.1 Variables ecofisiológicas y microambientales

La tasa de fotosíntesis neta ( $P_n$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), la conductancia estomática al vapor de agua ( $g_s$ ,  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y la concentración intercelular de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{mol aire}^{-1}$ ) fueron evaluadas en una muestra aleatoria de hojas jóvenes totalmente expandidas en 6 plantas de *F. pallescens* de cada nivel de cobertura (testigo a pleno sol, 350 y 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$ ), utilizando un analizador de gases infrarrojo de sistema abierto Li-Cor 6400 (Lincoln, NE, USA). Todas las mediciones fueron realizadas entre las 10 hs. y 16 hs. de días soleados o de escasa nubosidad, con una periodicidad de 15 a 30 días a lo largo de cada temporada de crecimiento. Las mediciones se iniciaron siempre en los testigos a pleno sol para luego pasar a las situaciones bajo cobertura. De esta forma, se logró homogeneizar la temperatura ambiente en el momento de medición.

Se utilizó una lámpara de LED (6400-02 LED Light Source, Lincoln, NE, USA) para controlar la intensidad lumínica dentro de la cámara de medición. La respuesta de la tasa de fotosíntesis neta a la radiación fotosintéticamente activa (RFA) fue evaluada a radiación saturante ( $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y adicionalmente para obtener la curva completa de respuesta, a 7 intensidades lumínicas (0, 50, 100, 500, 750, 1000 y  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Cada medición fue realizada considerando un mínimo de 180 s en cada nivel de intensidad lumínica y 3% de coeficiente de variación. El dato de intercambio gaseoso en el nivel de RFA = 0 fue considerado como tasa de respiración en oscuridad ( $R_o$ ).

La temperatura de la cámara fue similar a la temperatura ambiente en el momento de medición y la temperatura de la hoja se midió mediante una termocupla



ubicada en el interior de la cámara en contacto con la hoja. La presión parcial de CO<sub>2</sub> se fijó en 400 μmol mol<sup>-1</sup>. El flujo de aire varió entre 50 y 500 μmol s<sup>-1</sup> para mantener el ΔCO<sub>2</sub> por sobre 5 μmol mol<sup>-1</sup>, valor mínimo de sensibilidad del Li-Cor 6400. En las mismas plantas y días de medición se midió, en hojas verdes totalmente expandidas, el potencial hídrico de pre-alba ( $\psi_p$ , MPa) como medida del estado hídrico utilizando una bomba de presión (PMS Instruments Co., Corvallis, USA).

La concentración foliar de N fue evaluado en tres momentos durante la temporada de crecimiento (Oct-Dic-Feb) mediante la técnica de micro Kjeldahl. Cada muestra estuvo compuesta por macollos verdes de 3 plantas por cada nivel de cobertura. Las muestras fueron secadas en estufa a 60°C durante 48 hs y luego molidas en malla de 1 mm.

El ambiente lumínico de crecimiento se caracterizó mediante el análisis de fotos hemisféricas con el programa HemiView (Delta-T Devices Ltd, Cambridge, UK). Las fotos fueron tomadas sobre cada planta siguiendo la metodología descrita en el Capítulo 2 (2.2.3.3). Se utilizó como variable respuesta, “uno menos la proporción de la radiación total que alcanza el suelo”, 1-GSF (en inglés *global site factor*).

#### 4.3.2 Experimento de estrés hídrico en condiciones semi-controladas

Simultáneamente al ensayo de campo se desarrolló un experimento en condiciones semi-controladas con el fin de asegurar altos niveles de estrés hídrico, como se observó en condiciones de campo durante algunas estaciones de crecimiento más secas (Fernández et al. 2007). En la temporada 2006-07, un grupo de plantas de *F. pallescens* (n= 10) de 20 a 30 cm de perímetro basal fueron trasplantadas utilizando el suelo del sitio, desde áreas abiertas en el Valle de Meliquina, a macetas de 50 L de capacidad. Las plantas se colocaron en un invernadero de vidrio con control de temperatura instalado en la Estación Experimental Agropecuaria INTA Bariloche (EEA Bariloche), ubicado a 70 km del experimento de campo. Después de 30 días de aclimatación y acondicionamiento de las plantas, las macetas se regaron a capacidad de campo y luego el riego fue suspendido. Se siguió semanalmente la evolución del contenido volumétrico de agua en suelo en los primeros 20 cm de profundidad utilizando un equipo de reflectometría de dominio temporal (TDR, IMKO Micromodultechnik GmbH, Alemania). En el mismo día de medición de humedad, se midió el potencial hídrico en pre-alba ( $\psi_p$ ), la tasa de fotosíntesis neta a saturación ( $P_n$ ) y la conductancia estomática al vapor de agua ( $g_s$ ), siguiendo la metodología descrita anteriormente.

#### 4.3.3 Desarrollo y evaluación del modelo multiplicativo de tasa de fotosíntesis bruta a nivel de hoja

La relación entre la tasa de fotosíntesis bruta y la radiación queda descrita, como se mencionó en la Ec. 1, por una hipérbola no-rectangular:

$$P = \frac{1}{2\theta} \{ \alpha I_i + P_{max} - [(\alpha I_i + P_{max})^2 - 4\theta \alpha I_i P_{max}]^{1/2} \} \quad \text{Ecuación 1}$$

Donde  $P$  representa la tasa de fotosíntesis bruta ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ),  $P_{max}$  es la tasa de fotosíntesis bruta a saturación ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , asíntota),  $I_i$  es la radiación incidente ( $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  RFA),  $\alpha$  es el rendimiento cuántico aparente basado en la radiación incidente ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$  RFA) y  $\theta$  es la curvatura (convexidad, adimensional).

La tasa de fotosíntesis bruta ( $P = P_n + R_o$ ), es igual a la tasa de fotosíntesis neta ( $P_n$ , medida con Li-Cor 6400) más la tasa de respiración en oscuridad ( $R_o$ , también medida). Sin embargo, algunos autores indican que la respiración en fase lumínica es menor (16 a 77%) a la tasa de respiración en oscuridad (Villar et al. 1995, Atkin et al. 2000). No obstante, Valladares y Pearcy (2002) evaluando la influencia de las variaciones de  $R_o$  en presencia de luz sobre la fotosíntesis bruta, encontraron sólo un 10% de diferencia considerando el rango mencionado de  $R_o$ . A los efectos de la estimación realizada en el presente capítulo se asume, al igual que Markos y Kyparissis (2011), que la fotosíntesis bruta es igual a la fotosíntesis neta más la mitad de la tasa de respiración en oscuridad cuando RFA  $\neq 0$ . Los valores de fotosíntesis bruta utilizados en la construcción y evaluación del modelo están calculados de esta forma.

El primer paso para el desarrollo del modelo requiere determinar los valores de cada uno de los parámetros de la Ec. 1 en condiciones óptimas, cuando ninguno de los factores de crecimiento es limitante. Bajo estas condiciones se espera que la tasa de fotosíntesis sea la máxima y se obtienen los valores potencialmente óptimos para cada parámetro (variables con sufijo “op”, Ec. 2). El paso siguiente, es generar ecuaciones individuales del efecto de cada uno de los factores ambientales sobre los parámetros de la función de fotosíntesis. En este proceso, se formula una función relativa individual que varía entre 0 y 1 ( $f_0^1(x)$ ) para cada factor. Finalmente, las ecuaciones se integran en el modelo multiplicativo (Ec. 2).

$$P_{max}, \alpha, \theta = P_{max_{op}}, \alpha_{op}, \theta_{op} * [f_0^1(T) * f_0^1(A) * f_0^1(L)] \quad \text{Ecuación 2}$$

Debido a la falta de antecedentes en *F. palleescens*, los valores no limitantes para cada uno de los factores ambientales se prefijaron de la siguiente forma:

- Se consideró no limitante al rango de temperaturas entre 18 y 26°C. Este rango se encuentra próximo al óptimo establecido para *Dactylis glomerata* en sistemas silvopastoriles (19-23°C, Peri et al. 2002).
- Los valores no limitantes de estrés hídrico estuvieron basados en la estrecha relación entre la tasa de fotosíntesis y la conductancia estomática hallada para *F. palleescens* (Fernández et al. 2006b). Utilizando el sub-modelo de conductancia estomática desarrollado por estos autores, los valores de potencial hídrico en pre-alba ( $\psi_p$ ) mayores a -0,6 MPa, fueron considerados no limitantes.
- La concentración foliar de N no fue considerado como parte del modelo pero se estableció un umbral de 10 gN kgMS<sup>-1</sup> para el ajuste de la función de temperatura procurando evitar el efecto interactivo de bajos contenidos de nitrógeno y altas temperaturas sobre  $P_{max}$  (Peri et al. 2002). *F. palleescens* generalmente muestra valores entre 6 gN kgMS<sup>-1</sup> en otoño e invierno y 15 gN kgMS<sup>-1</sup> en primavera e inicio del verano (Somlo et al. 1985). El valor

umbral utilizado representa el contenido foliar de N del mes de enero cuando la temperatura media se encuentran relativamente baja (13,5°C).

En total se obtuvieron 42 curvas de respuesta de la tasa de fotosíntesis neta ( $P_n$ ) en función de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) y 36 mediciones puntuales de  $P_n$  a radiación saturante ( $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) que permitieron complementar los datos de las curvas de respuesta. Las curvas de  $P_n$ -RFA que se ubicaron por sobre el percentil 90 ( $n= 5$ ) fueron promediadas y se utilizaron en la obtención de los valores potencialmente máximos de los parámetros del modelo ( $P_{max_{op}}$ ,  $\alpha_{op}$ ,  $\theta_{op}$ , Ec. 2). Los datos de  $P_n$  se transformaron en fotosíntesis bruta ( $P$ ) utilizando, como se mencionó, el valor de respiración en el nivel de RFA= 0 de cada curva de respuesta. Adicionalmente se realizó una modificación de la hipérbola no-rectangular. La Ec. 1, tal como fue presentada, estima el parámetro  $P_{max}$  cuando RFA tiende a infinito. Por este motivo, para evitar la sobreestimación de  $P_{max}$  se realizó una modificación de la ecuación fijando el valor máximo de RFA en el valor medido de  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Markos y Kyparissis 2011). La Ec1. adquirió la siguiente forma (Ec.3):

$$P = \frac{1}{2\theta} \left\{ \alpha I_i + \frac{P_{max}}{k} - \left[ \left( \alpha I_i + \frac{P_{max}}{k} \right)^2 - 4\theta \alpha I_i \frac{P_{max}}{k} \right]^{1/2} \right\} \text{ Ecuación 3}$$

Donde  $k$  es igual a:

$$k = \frac{P_{max} - 2000\alpha}{\theta P_{max} - 2000\alpha}$$

La determinación de las ecuaciones individuales del efecto de la temperatura [ $f(T)$ ], el estrés hídrico [ $f(A)$ ] y el ambiente lumínico [ $f(L)$ ] sobre la tasa de fotosíntesis a saturación ( $P_{max}$ ), se realizó sobre los datos de fotosíntesis neta ( $P_n$ , medidos). Se emplearon los datos provenientes de las curvas  $P_n$ -RFA y las mediciones puntuales de  $P_n$  a RFA saturante ( $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

En la evaluación del efecto de la temperatura sobre  $P_{max}$  se ocuparon 24 mediciones en las cuales la temperatura de la hoja en plantas del pastizal abierto (no limitadas por irradiancia) se encontraba entre 4,7 y 38,5°C y dentro de los valores no limitantes de estrés hídrico ( $\psi_p > -0,6$  MPa) y contenido foliar de N ( $>10$  gN kgMS<sup>-1</sup>). Otro grupo de 33 mediciones fueron utilizadas para la función de estrés hídrico. En este caso, las plantas del testigo a pleno sol y las plantas del experimento en condiciones semi-controladas se encontraban en un rango de -0,3 a -4,3 MPa de potencial hídrico en pre-alba y no estaban limitadas por temperatura e irradiancia. Para la tercera función, efecto del ambiente lumínico de crecimiento, se utilizaron 15 mediciones obtenidas en plantas creciendo en el testigo a pleno sol y bajo 350 y 500 árboles ha<sup>-1</sup>, en el rango no limitante de temperatura y estrés hídrico.

En todos los casos, los valores de  $P_{max}$  y conductancia estomática fueron relativizados. Cada valor medido fue dividido por el valor máximo observado arrojando un valor relativo ( $P_{max_r}$ ) que oscila entre 0 y 1, es decir,  $P_{max_r} = 1$  corresponde al valor máximo de tasa de fotosíntesis neta a saturación para *F. pallescens*.

Los valores de  $P_{max}$  neto simulados por el modelo multiplicativo fueron evaluados con otro grupo de 41 mediciones independientes colectadas en otra temporada (2007-08) en el ensayo de campo y en un ensayo adicional en condiciones

semi-controladas ubicado en la EEA Bariloche. Cada una de las mediciones utilizadas consideraba dos o tres de los factores ambientales fuera del rango óptimo. Los valores de temperatura cubrieron un rango entre 17,6 y 38,5 °C, los de potencial hídrico en pre-alba entre -0,4 y -3 MPa y el factor global de sitio (GSF) entre 0,078 y 1.

La determinación de las ecuaciones individuales del efecto de la temperatura, el estrés hídrico y el ambiente lumínico sobre el rendimiento cuántico aparente ( $\alpha$ ) y la curvatura ( $\theta$ ) se realizó con los datos obtenidos en 26, 22 y 15 curvas de respuesta  $Pn$ -RFA, respectivamente. Los valores de  $Pn$  fueron transformados a fotosíntesis bruta como se indicó y se relativizaron de la misma forma que para  $Pmax$ .

La respiración en oscuridad ( $Ro$ ) también se relacionó con la temperatura, el estrés hídrico y el ambiente lumínico y se obtuvo el modelo multiplicativo considerando cada una de las funciones relativas individuales, de igual forma que para el resto de los parámetros. El valor  $Ro_{op}$  correspondió al mayor valor de respiración encontrado, es decir, el dato más negativo. Los datos estimados por el modelo multiplicativo de  $Pmax$  neto fueron transformados en  $Pmax$  bruto sumando la mitad de tasa de respiración en oscuridad simulada por el modelo multiplicativo de  $Ro$  para los mismos valores de cada factor ambiental.

La evaluación del modelo se realizó comparando datos de  $P$  obtenidos a 0, 100, 500, 1000 y 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  RFA en 21 curvas ( $P$ -RFA) independientes, con los datos estimados de  $P$  surgidos de los modelos multiplicativos de cada parámetro en idénticas condiciones ambientales e ingresados en la ecuación de la hipérbola no-rectangular modificada (Ec.3).

#### 4.3.4 Análisis estadístico

En la determinación de la relación entre los parámetros de la hipérbola no-rectangular y cada uno de los factores ambientales, fueron ajustados modelos de regresión lineal y no lineal utilizando los programas Table Curve 2D (Jandel Scientific, Aisne Software) y GrphPad Prism 4.03 (GraphPad Software, San Diego, USA). El efecto de la temperatura y el estrés hídrico sobre  $Pmax$  fue adicionalmente descrito por el método de regresión segmentada (en inglés *broken stick*, Draper y Smith 1998, Peri et al. 2002) utilizando el software Gnuplot (Racine 2006).

La precisión del ajuste fue examinada a partir de la relación entre los errores estándar de la estimación (EEE) y el valor de ajuste (Zar 1999). Se utilizó el método de ajuste global (en inglés *global fitting*, Motulsky y Christopoulos 2004) para comparar los parámetros ajustados en la respuesta de la fotosíntesis neta a distintos factores ambientales bajo los diferentes niveles de cobertura. Los residuales y la raíz del cuadrado medio de la desviación (en inglés *root mean square deviation*, RMSD) fueron calculados para evaluar la precisión del modelo multiplicativo de  $Pmax$  neto y del modelo final de simulación de  $P$ .

## 4.4 Resultados

### 4.4.1 Parámetros del modelo en condiciones no limitantes

La tasa de fotosíntesis bruta a saturación ( $P_{max}$ ) en condiciones no limitantes alcanzó un valor de  $19,6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (EE = 0,68) cuando en el cálculo se consideró  $\text{RFA} = 2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  como punto máximo (Fig. 4.2). Sin el ajuste en  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  RFA,  $P_{max}$  llegaría a  $21,2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . La tasa de fotosíntesis neta a saturación, en estas mismas condiciones, fue de  $20,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Este último valor se utilizó para obtener las funciones relativas del efecto de cada factor ambiental sobre este parámetro ( $P_{max,r} = 1 = 20,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). El rendimiento cuántico aparente o eficiencia en el uso de radiación ( $\alpha$ ) fue  $0,043 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ RFA}$  (EE = 0,008) y la curvatura ( $\theta$ )  $0,71$  (EE = 0,20). La conductancia estomática máxima fue de  $0,23 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y se utilizó para relativizar los restantes datos de conductancia ( $g_{s,r} = 1 = 0,23 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). El promedio de respiración en oscuridad alcanzó  $-1,11 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (EE = 0,33).

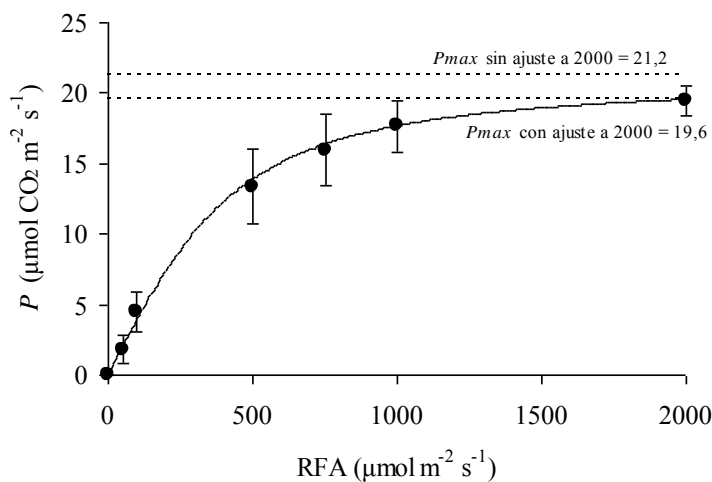


Figura 4.2. Respuesta de la tasa de fotosíntesis bruta ( $P$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) a la radiación fotosintéticamente activa (RFA,  $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en hojas de *Festuca pallescens*. Todos los datos son en condiciones no limitantes de temperatura ( $18\text{-}26 \text{ }^\circ\text{C}$ ), estrés hídrico ( $\psi_p > -0.6 \text{ MPa}$ ) y contenido foliar de N ( $>10 \text{ g N kg}^{-1} \text{ MS}$ ) en plantas creciendo en el tétigo a pleno sol ( $n=5$ ).

### 4.4.2 Efecto de la temperatura de la hoja sobre $P_{max}$ [ $f(T)$ ]

Los datos relativos de la tasa de fotosíntesis neta a saturación ( $P_{max,r}$ ) se ajustaron a la temperatura siguiendo una curva de distribución normal o “Campana de Gauss” ( $R^2 = 0,84$ ;  $EEE = 0,110$ ; Ec. 4).

$$P_{max_r} = 0,85 * e^{\left( -0,5 * \left[ \frac{T - 20,25}{8,07} \right]^2 \right)} \quad \text{Ecuación 4}$$

Donde T es la temperatura de la hoja (°C).

La temperatura óptima, donde la tasa de fotosíntesis neta a saturación alcanza su valor máximo, fue de 20,2°C (EE = 1,24). El ajuste de la regresión segmentada (*broken stick*) describió un rango óptimo entre 20,2 y 21,8°C. Luego,  $P_{max}$  cayó en promedio 0,98  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$  entre el óptimo mínimo (20,2°C) y la temperatura mínima evaluada (4,7°C) y 1,05  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$  entre el óptimo máximo (21,8°C) y la temperatura máxima evaluada (38,5°C). La extrapolación del modelo indicó  $P_{max_r} = 0$ , es decir, tasa neta de fotosíntesis a saturación nula, cuando la temperatura alcanza 0 o 40,7°C (Fig. 4.3).

La relación entre  $P_{max_r}$  y la conductancia estomática relativa ( $g_{s_r}$ ) se ajustó lineal y positivamente ( $r^2 = 0,87$ , Fig. 4.4) y el análisis  $P_{max_r} - C_i$  indicó una relación lineal negativa en el rango de temperaturas estudiado (Fig. 4.5).

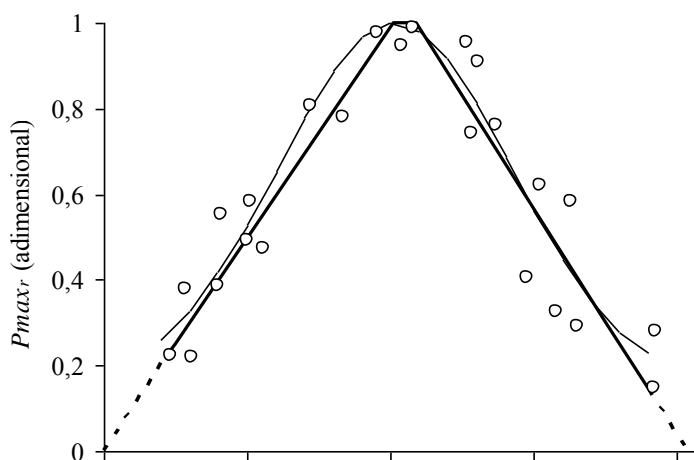


Figura 4.3. Tasa relativa de fotosíntesis neta a saturación para hojas de *F. pallescens* creciendo a campo ( $P_{max_r} = 1 = 20,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en función de la temperatura de la hoja (°C) ajustado a un modelo de Gauss ( $R^2 = 0,84$ ;  $EEE = 0,110$ ; línea fina) y a un modelo de regresión segmentada (*broken stick*, línea gruesa) con extrapolación a  $P_{max_r} = 0$  (línea punteada). Todos los datos son en condiciones no limitantes de estrés hídrico ( $\psi_p > -0.6 \text{ MPa}$ ), irradiancia ( $RFA > 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y contenido foliar de N ( $> 10 \text{ g N kg}^{-1} \text{ MS}$ ).

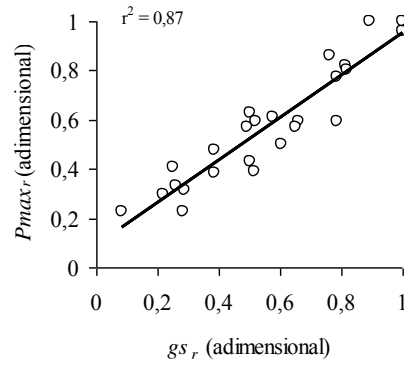


Figura 4.4. Tasa relativa de fotosíntesis neta a saturación ( $P_{max_r} = 1 = 20,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) para hojas de *F. palleescens* creciendo a campo en función de la conductancia estomática relativa ( $g_{s_r} = 1 = 0,23 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en un rango de temperatura de la hoja entre 4,7 y 38,5°C bajo condiciones no limitantes de estrés hídrico ( $\psi_p > -0.6 \text{ MPa}$ ), irradiancia (RFA  $>1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y contenido foliar de N ( $>10 \text{ g N kg}^{-1}\text{MS}$ ).

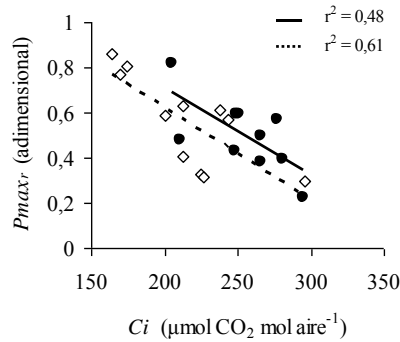


Figura 4.5. Tasa relativa de fotosíntesis neta a saturación ( $P_{max_r} = 1 = 20,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) para hojas de *F. palleescens* creciendo a campo en función de la concentración intercelular de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol aire}^{-1}$ ) para temperaturas de la hoja entre 4,7 y 20,2°C (línea continua) y entre 21,8 y 38,5°C (línea punteada) bajo condiciones no limitantes de estrés hídrico ( $\psi_p > -0.6 \text{ MPa}$ ), irradiancia (RFA  $>1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y contenido foliar de N ( $>10 \text{ g N kg}^{-1}\text{MS}$ ).

#### 4.4.3 Efecto del estrés hídrico sobre $P_{max}$ [ $f(A)$ ]

Los valores de  $P_{max_r}$  se ajustaron al  $\psi_p$  mediante un modelo potencial ( $R^2 = 0,90$ ;  $EEE = 0,093$ ; Ec. 5).

$$P_{max_r} = -0,173 + 1,255 * 1,624^{(\psi_p)} \quad \text{Ecuación 5}$$

Donde  $\psi_p$  es el potencial hídrico en pre-alba (MPa).

El valor máximo de  $P_{max_r}$  se obtuvo a valores de  $\psi_p > -0,3 \text{ MPa}$ . Siguiendo el modelo de regresión segmentada, también ajustado a los datos,  $P_{max}$  decrece linealmente a una tasa de  $9,49 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$  hasta que el potencial hídrico en pre-alba alcanza un valor de  $-1,9 \text{ MPa}$ . A partir de ese punto, se produce un cambio en



la pendiente ( $1,61 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ ) hasta alcanzar el valor  $P_{max,r} = 0$  en  $-4,3$  MPa (Fig. 4.6).

La relación entre la tasa relativa de fotosíntesis neta a saturación ( $P_{max,r}$ ) y la conductancia estomática relativa ( $g_{s,r}$ ) mostró una correspondencia lineal positiva ( $r^2 = 0,87$ ). El ajuste  $P_{max,r}-C_i$  siguió también una relación positiva ( $r^2 = 0,24$ ) indicando que frente al estrés hídrico la tasa de asimilación neta estaría regulada principalmente por el cierre estomático.

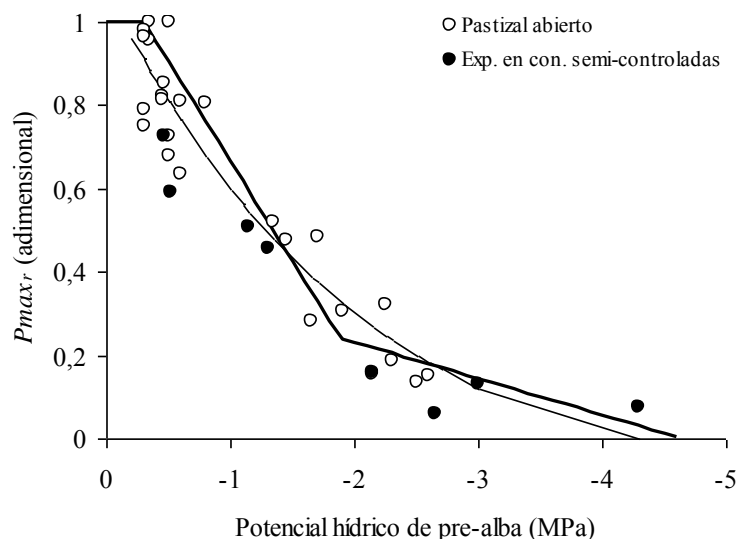


Figura 4.6. Tasa relativa de fotosíntesis neta a saturación ( $P_{max,r} = 1 = 20,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) para hojas de *F. palleescens* creciendo en el pastizal abierto (Testigo a pleno sol) y en el experimento en condiciones semi-controladas en función del potencial hídrico de pre-alba (MPa). En todos los casos, las mediciones se realizaron bajo condiciones no limitantes de temperatura ( $18,4$  a  $26^\circ\text{C}$ ) e irradiancia ( $RFA > 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Modelo potencial ( $R^2 = 0,90$ ; ESE =  $0,093$ , línea fina) y modelo de regresión segmentada (broken stick, línea gruesa).

#### 4.4.4 Ajustes de los parámetros de la relación $P$ - $RFA$ y la respiración en respuesta al ambiente lumínico

En respuesta al ambiente lumínico, las plantas de *F. palleescens* creciendo bajo cobertura arbórea, presentaron cambios (ajustes) en los parámetros de respuesta de la tasa de fotosíntesis a la radiación fotosintéticamente activa ( $RFA$ ) en comparación con las plantas creciendo a pleno sol. En condiciones no limitantes de temperatura ( $18$ - $26^\circ\text{C}$ ) y estado hídrico ( $\psi_p > -0,6$  MPa), las hojas de plantas creciendo bajo el mayor nivel de cobertura arbórea ( $78\%$ ,  $500$  árboles  $\text{ha}^{-1}$ ) mostraron menor tasa de fotosíntesis bruta a saturación respecto a las plantas del testigo a pleno sol ( $15,5$  vs.  $19,6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , probabilidad de diferencias (PD)=  $99,9\%$ , criterio de información de Akaike (AIC)=  $17,2$ ). Las plantas creciendo bajo  $350$  árboles  $\text{ha}^{-1}$ , con un nivel de cobertura próximo al  $50\%$ , presentaron un valor de tasa de fotosíntesis bruta a saturación levemente superior al observado en el tratamiento de mayor cobertura ( $15,8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), no evidenciando diferencias estadísticas con este (PD=  $35,2\%$ , AIC=  $-1,22$ ) y sí con las

plantas a pleno sol (PD=99,3%, AIC= 9,9). El rendimiento cuántico aparente ( $\alpha$ ), fue sensiblemente mayor en las hojas de las plantas bajo 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  duplicando en términos absolutos los valores presentados por las plantas testigo a pleno sol (0.080 vs. 0.043  $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol RFA}^{-1}$ , PD= 63,8%, AIC= 1,13). Las plantas bajo 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  presentaron un valor de  $\alpha$  intermedio y sin diferencias con el resto de los niveles de cobertura (0,052  $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol RFA}^{-1}$ ). Por último, el parámetro de curvatura ( $\theta$ ) se mostró insensible a los cambios en el ambiente lumínico (Tabla 4.1, Fig. 4.7).

La tasa de respiración en oscuridad, obtenida a valores de  $RFA=0$ , fue menor en las hojas de las plantas bajo el mayor nivel de cobertura arbórea ( $p<0,05$ ,  $n=5$ ), no mostrando diferencias entre las plantas del testigo a pleno sol y las de 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  (Tabla 4.1).

Tabla 4.1. Valores promedio (EE) de  $P_{max}$ ,  $\alpha$  y  $\theta$ , parámetros de la hipérbola no-rectangular de respuesta de la tasa de fotosíntesis bruta ( $P$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) a la radiación fotosintéticamente activa ( $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $RFA$ ), para plantas de *F. pallescens* sin defoliación creciendo en el testigo a pleno sol y bajo 350 y 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$ . Se indican también los valores promedios (EE) de respiración en oscuridad ( $R_o$ ) obtenidos a  $RFA=0$  y el valor de ajuste ( $R^2$ ,  $EEE$ ) de la relación entre la tasa de fotosíntesis y la radiación fotosintéticamente activa ( $P$ - $RFA$ ). Letras distintas en la misma fila indican diferencias significativas entre tratamientos de cobertura, método de ajuste global (en inglés *global fitting*, Motulsky y Christopoulos 2004) y ANOVA para respiración.

	Nivel de cobertura		
	Testigo	350 árboles $\text{ha}^{-1}$	500 árboles $\text{ha}^{-1}$
$P_{max}$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	19,6 (0,67) a	15,8 (0,72) b	15,5 (0,66) b
$\alpha$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol PPF}^{-1}$ )	0,043 (0,008) a	0,052 (0,124) ab	0,080 (0,028) b
$\theta$ (adimensional)	0,71 (0,20) a	0,82 (0,18) a	0,51 (0,48) a
$g_{s \max}$ ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	0,23 (0,01) a	0,15 (0,02) b	0,16 (0,01) b
$R_o$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	-1,11 (0,33) a	-1,07 (0,17) a	-0,78 (0,26) b
Ajuste $P$ - $RFA$ ( $R^2$ )	0,92 (1,68)	0,91 (1,98)	0,96 (2,62)

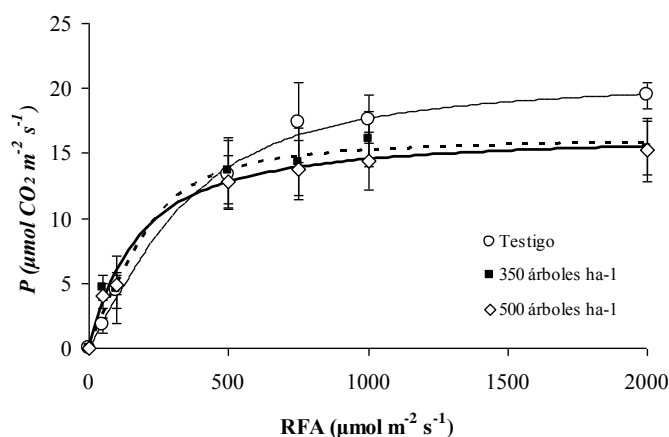


Figura 4.7. Hipérbola no-rectangular de respuesta de la tasa de fotosíntesis bruta ( $P$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) a la radiación fotosintéticamente activa ( $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $RFA$ ) para plantas de *Festuca pallescens* sin defoliación. Cada punto en la curva representa la respuesta promedio ( $n=5$ ) de plantas del ( $\circ$ ) testigo a pleno sol ( $R^2 = 0,92$ ; línea continua fina), bajo cobertura de ( $\blacksquare$ ) 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $R^2 = 0,91$ ; línea punteada) y ( $\diamond$ ) 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $R^2 = 0,96$ ; línea continua gruesa) en condiciones no limitantes de temperatura (18,4-26°C) y estrés hídrico ( $\psi_p > -0,6$  MPa).

#### 4.4.5 Efecto del ambiente lumínico sobre $P_{max}$ [ $f(L)$ ] y relación con el contenido foliar de N

Los valores de tasa de fotosíntesis neta relativa ( $P_{max,r}$ ) se ajustaron linealmente a la variable “uno menos la proporción de la radiación total que alcanza el suelo” (1-GSF, en inglés *global site factor*), utilizada para caracterizar el ambiente lumínico de crecimiento ( $r^2 = 0,70$ ;  $EEE = 0,04$ ; Ec. 6):

$$P_{max,r} = 1 - 0,2575 * (1 - GSF) \quad \text{Ecuación 6}$$

Donde GSF es el *global site factor* o proporción de radiación total que alcanza el suelo.

El contenido foliar de N mostró diferencias entre los niveles de cobertura extremos ( $p < 0,05$ ,  $n = 3$ ). En la primavera, el valor promedio de plantas bajo 500 árboles  $ha^{-1}$  fue de 26,7 g N  $kg^{-1}MS$  y 15,6 g N  $kg^{-1}MS$  en plantas del pastizal abierto. A finales del verano, el contenido foliar de N mostró el mismo patrón, 15,4 g N  $kg^{-1}MS$  en el sotobosque de 500 árboles  $ha^{-1}$  y 9,20 g N  $kg^{-1}MS$  en las plantas del pastizal. Si bien los valores del coeficiente de regresión fueron siempre bajos, la relación entre  $P_{max,r}$  y el contenido foliar de N mostró mejor ajuste en plantas del pastizal abierto ( $P_{max,r} = 0,42 + 0,025 [N]$ ,  $r^2 = 0,18$ ) respecto a plantas bajo 500 árboles  $ha^{-1}$  ( $P_{max,r} = 0,6 + 0,0063 [N]$ ,  $r^2 = 0,06$ ).

#### 4.4.6 Evaluación del modelo multiplicativo para $P_{max}$ neta

Integrando las funciones relativas individuales (Ec. 4, Ec. 5 y Ec. 6) en un modelo multiplicativo simple, se puede predecir y evaluar  $P_{max}$  cuando uno, dos o los tres factores de crecimiento están limitando. Cuando ninguno de los factores (temperatura, agua y luz) es limitante, la tasa de fotosíntesis neta a saturación ( $P_{max}$ ) alcanza el valor máximo,  $P_{max,op} = P_{max,r} = 1 = 20,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . La tasa de fotosíntesis neta a saturación, considerando las restricciones impuestas por cada factor de crecimiento, queda representada por la siguiente matriz (Peri et al. 2002):

$$P_{max} = 20,4 \times \left\{ \begin{array}{cc} f(T) & \\ x (^{\circ}\text{C}) & y (P_{max,r}) \end{array} \right\} \times \left\{ \begin{array}{cc} f(A) & \\ x (\text{MPa}) & y (P_{max,r}) \end{array} \right\} \times \left\{ \begin{array}{cc} f(L) & \\ x (1 - \text{GSF}) & y (P_{max,r}) \end{array} \right\}$$

$$\begin{array}{cc} \left. \begin{array}{cc} 5 & 0.24 \\ 20 & 1.00 \\ 35 & 0.30 \end{array} \right\} \times \left. \begin{array}{cc} -0.3 & 1.00 \\ -1 & 0.67 \\ -3 & 0.14 \end{array} \right\} \times \left. \begin{array}{cc} 0 & 1.00 \\ 0.4 & 0.89 \\ 0.8 & 0.79 \end{array} \right\}$$

El modelo predijo adecuadamente ( $r^2 = 0,82$ ,  $\text{RMSD} = 2,61$ , Fig. 4.8) la  $P_{max}$  neta cuando uno, dos o los tres factores eran limitantes. El análisis de residuales mostró un patrón cuadrático lo que sugiere una posible interacción entre variables,

sobre todo, entre la temperatura y el potencial hídrico de pre-alba, que no pudo ser aclarada con los datos disponibles (Fig. 4.9).

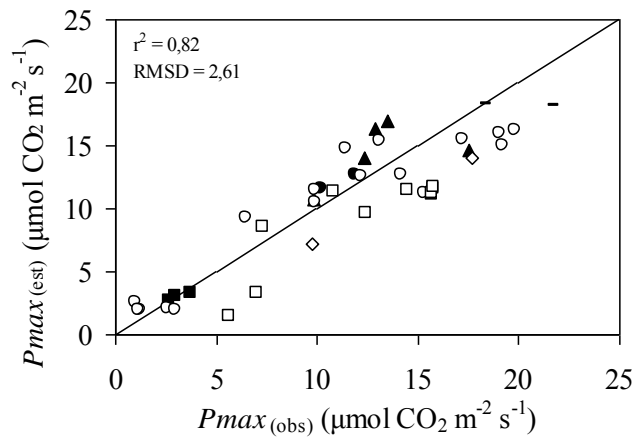


Figura 4.8. Relación entre valores estimados (est) y observados (obs) de tasa de fotosíntesis neta máxima ( $P_{max}$ ) para *F. pallescens* en condiciones de campo. Hojas bajo condiciones limitantes: temperatura (rombos abiertos), escasez de agua (triángulo cerrado), ambientes sombreados (círculo cerrado), ambientes sombreados y escasez de agua (cuadrado cerrado), temperatura y escasez de agua (círculos abiertos), temperatura, escasez de agua y ambientes sombreados (cuadrado abierto) y en condiciones no limitantes (guión).

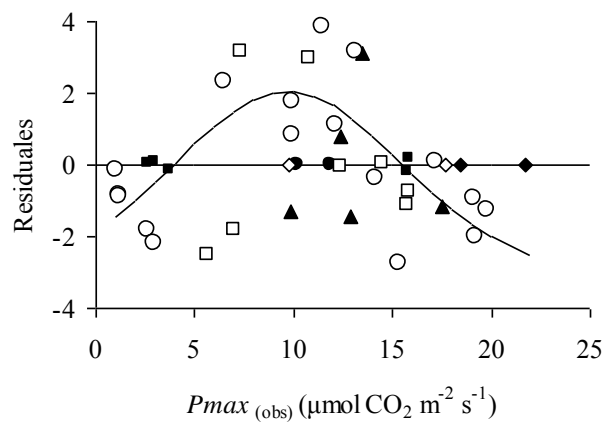


Figura 4.9. Residuales entre valores observados y valores simulados de la tasa de fotosíntesis neta máxima ( $P_{max}$ ) para *F. pallescens*. Hojas bajo condiciones limitantes de: temperatura (rombos abiertos), agua (triángulo cerrado), luz o ambientes sombreado (círculo cerrado), luz y agua (cuadrado cerrado), temperatura y agua (círculos abiertos) y temperatura, agua y luz (cuadrado abierto). La línea continua indica la interacción entre variables, principalmente entre temperatura y agua.

#### 4.4.7 Efecto de la temperatura, el estrés hídrico y el ambiente lumínico sobre el rendimiento cuántico aparente ( $\alpha$ ) y la curvatura ( $\theta$ )

Los datos relativos del rendimiento cuántico aparente ( $\alpha_r$ ) se ajustaron a la temperatura siguiendo una curva de distribución normal ( $R^2 = 0,73$ ;  $EEE = 0,13$ , Ec. 7). Los datos de  $\alpha$  se relativizaron utilizando el máximo encontrado ( $0,06 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$

RFA) en plantas del testigo a pleno sol en condiciones no limitantes de estrés hídrico, contenido foliar de nitrógeno. Es decir,  $\alpha_r = 1 = 0,06 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ RFA}$ . El valor máximo indicado se obtuvo a  $23,1^\circ\text{C}$ , temperaturas inferiores o superiores provocaron una caída promedio del rendimiento cuántico aparente de  $0,0034 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ RFA } ^\circ\text{C}^{-1}$ .

$$\alpha_r = 0,31 + 0,69 * e^{\left( -0,5 * \left[ \frac{T - 23,1}{3,29} \right]^2 \right)} \quad \text{Ecuación 7}$$

Donde T es la temperatura de hoja ( $^\circ\text{C}$ ).

El estrés hídrico no mostró un efecto claro sobre  $\alpha$ . La relación entre  $\alpha_r$  y el potencial hídrico en pre-alba fue nula y con alta variabilidad ( $r^2 = 0,002$ ;  $\text{EEE} = 0,16$ ). Si bien se consiguió un ajuste superior, el ambiente lumínico de crecimiento, debido a la variabilidad de los datos, tampoco tendría un efecto definido ( $r^2 = 0,50$ ;  $\text{EEE} = 0,18$ , Fig. 4.10). Se encontraron diferencias claras entre los niveles extremos de cobertura arbórea y las plantas del testigo a pleno sol como se indicó en la Tabla 4.1 (probabilidad de diferencias 63,8% y relación de evidencia 1,13).

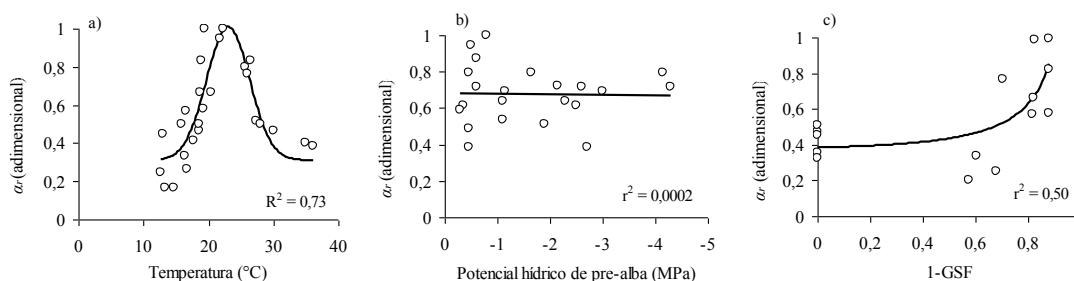


Figura 4.10. a) Rendimiento cuántico aparente relativo ( $\alpha_r = 1 = 0,06 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ RFA}$ ) en función de la temperatura de la hoja ( $^\circ\text{C}$ ) ajustado a un modelo de Gauss ( $R^2 = 0,73$ ;  $\text{EEE} = 0,110$ ; línea continua) para *F. palleescens* creciendo en el testigo a pleno sol. Todos los datos son en condiciones no limitantes de estrés hídrico ( $\psi_p > -0,6 \text{ MPa}$ ) y contenido foliar de N ( $>10 \text{ g N kg}^{-1} \text{ MS}$ ). b) Rendimiento cuántico aparente relativo ( $\alpha_r = 1 = 0,06 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ RFA}$ ) en función del potencial hídrico en pre-alba (MPa) ajustado a un modelo lineal ( $r^2 = 0,0002$ ;  $\text{EEE} = 0,16$ ; línea continua) para *F. palleescens* creciendo a campo en el testigo a plenos sol. Todos los datos son en condiciones no limitantes de temperatura ( $18,4 - 26 \text{ }^\circ\text{C}$ ). c) Rendimiento cuántico aparente relativo ( $\alpha_r = 1 = 0,08 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ RFA}$ ) en función del ambiente lumínico de crecimiento (1-GSF,  $R^2 = 0,50$ ;  $\text{EEE} = 0,18$ ; línea continua) para *F. palleescens* creciendo a campo. Todos los datos corresponden a condiciones no limitantes de estrés hídrico ( $\psi_p > -0,6 \text{ MPa}$ ) y de temperatura ( $18,4 - 26 \text{ }^\circ\text{C}$ ).

Considerando únicamente el efecto de la temperatura el modelo predijo adecuadamente ( $r^2 = 0,75$ ,  $\text{RMSD} = 0,009$ , datos no presentados) el rendimiento cuántico aparente cuando uno, dos o los tres factores eran limitantes. El análisis de residuales mostró una posible interacción entre variables (datos no presentados),

especialmente entre la temperatura y el potencial hídrico en pre-alba y entre la temperatura y el nivel de cobertura. Ambas interacciones no pudieron ser aclaradas con los datos disponibles.

La curvatura  $\theta$  de la relación  $P$ -RFA no fue afectada por ninguno de los factores ambientales estudiados. Sin embargo, en todos los casos, mostró una leve tendencia a aumentar en la medida que el factor de estrés aumentó (Fig. 4.11).

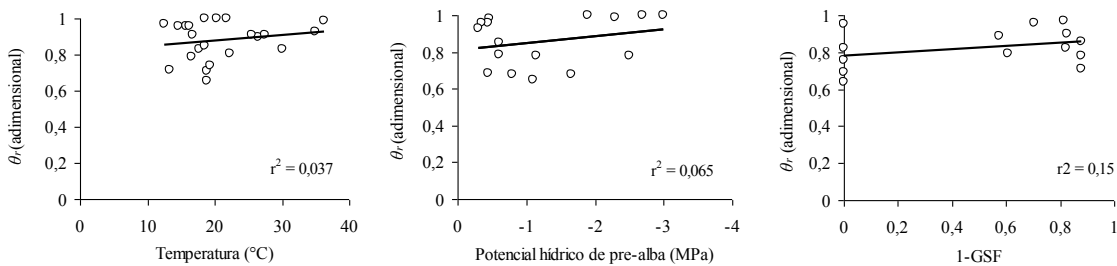


Figura 4.11. a) Curvatura relativa ( $\theta_r = 1 = 0,90$  adimensional) en función de la temperatura de la hoja ( $^{\circ}\text{C}$ ) ajustado a un modelo lineal ( $r^2 = 0,037$ ;  $\text{EEE} = 0,10$ ; línea continua) para *F. palleescens* creciendo en el testigo a pleno sol. Todos los datos corresponden a condiciones no limitantes de estrés hídrico ( $\psi_p > -0.6$  MPa) y contenido foliar de N ( $>10$  g N  $\text{kg}^{-1}\text{MS}$ ). b) Curvatura relativa ( $\theta_r = 1 = 0,90$  adimensional) en función del potencial hídrico en pre-alba (MPa) ajustado a un modelo lineal ( $r^2 = 0,065$ ;  $\text{EEE} = 0,13$ ; línea continua) para *F. palleescens* creciendo en el testigo a pleno sol. Todos los datos son en condiciones no limitantes de temperatura ( $18,4$  - $26$   $^{\circ}\text{C}$ ). c) Curvatura relativa ( $\theta_r = 1 = 0,90$  adimensional) en función del ambiente lumínico de crecimiento (1-GSF) ajustado a un modelo lineal ( $r^2 = 0,15$ ;  $\text{EEE} = 0,09$ ; línea continua) para *F. palleescens* creciendo a campo. Todos los datos son en condiciones no limitantes de estrés hídrico ( $\psi_p > -0.6$  MPa) y de temperatura ( $18,4$  - $26$   $^{\circ}\text{C}$ ).

#### 4.4.8 Efecto de la temperatura, el estrés hídrico y el ambiente lumínico sobre la tasa de respiración en oscuridad ( $R_o$ )

Los datos relativos de la tasa de respiración en oscuridad ( $R_{o_r}$ , 3-6 minutos a RFA = 0) se ajustaron a la temperatura siguiendo un modelo lineal (Ec. 8) ( $r^2 = 0,83$ ;  $\text{EEE} = 0,12$ ). El factor  $Q_{10}$  que indica el aumento de la tasa de respiración cada  $10^{\circ}\text{C}$  de aumento de la temperatura arrojó un valor de 4,1 para el rango de  $15$  a  $25^{\circ}\text{C}$ . Los datos de  $R_o$  se relativizaron utilizando el máximo valor encontrado ( $-3,5$   $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) para plantas del testigo a pleno sol en condiciones no limitantes de estrés hídrico e irradiancia. El valor máximo indicado se obtuvo a  $36,5^{\circ}\text{C}$ , a medida que la temperatura bajó hasta  $10^{\circ}\text{C}$  la respiración en oscuridad disminuyó a una tasa de  $0,13$   $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{C}^{-1}$  (Fig. 4.12).

$$R_{o_r} = -0,39 + 0,038 * T \quad \text{Ecuación 8}$$

Donde T es la temperatura de la hoja ( $^{\circ}\text{C}$ ).

El estrés hídrico provocó un aumento en la tasa de respiración en oscuridad. Sin embargo, el efecto fue más variable y de menor magnitud que el causado por la

temperatura. La relación entre  $Ro_r$  y el potencial hídrico en pre-alba fue positiva y con alta variabilidad ( $r^2 = 0,21$ ;  $EEE = 1,08$ ). El ambiente lumínico de crecimiento no mostró efecto sobre  $Ro$  ( $r^2 = 0,01$ ;  $EEE = 0,32$ ) (Fig. 4.12).

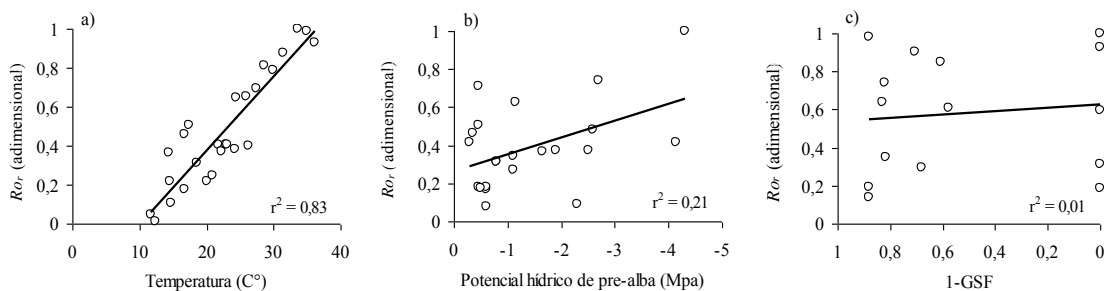


Figura 4.12. a) Tasa de respiración en oscuridad relativa ( $Ro_r = 1 = -3,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en función de la temperatura de la hoja ( $^{\circ}\text{C}$ ) ajustado a un modelo lineal ( $r^2 = 0,83$ ;  $EEE = 0,12$ ; línea continua) para *F. palleescens* creciendo en el testigo a pleno sol. Todos los datos son en condiciones no limitantes de estrés hídrico ( $\psi_p > -0.6 \text{ MPa}$ ) y contenido foliar de N ( $>10 \text{ g N kg}^{-1}\text{MS}$ ). b) Tasa de respiración en oscuridad relativa ( $Ro_r = 1 = -3,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en función del potencial hídrico en pre-alba (MPa) ajustado a un modelo lineal ( $r^2 = 0,21$ ;  $EEE = 1,08$ ; línea continua) para *F. palleescens* creciendo en el testigo a pleno sol. Todos los datos son en condiciones no limitantes de temperatura ( $18,4 - 26 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ) e irradiancia ( $\text{RFA} > 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). c) Tasa de respiración en oscuridad relativa ( $Ro_r = 1 = -3,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en función del ambiente lumínico de crecimiento (1-GSF) ajustado a un modelo lineal ( $r^2 = 0,01$ ;  $EEE = 0,32$ ; línea continua) para *F. palleescens* creciendo a campo. Todos los datos son en condiciones no limitantes de estrés hídrico ( $\psi_p > -0.6 \text{ MPa}$ ) y de temperatura ( $18,4 - 26 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ).

#### 4.4.9 Evaluación del modelo multiplicativo para estimar la tasa de fotosíntesis bruta

Las funciones de los modelos multiplicativos para la estimación de cada parámetro de la hipérbola no-rectangular quedaron definidas de la siguiente forma:

a) Tasa de fotosíntesis bruta a saturación ( $P_{max}$ ):

$$P_{max \text{ bruto}} = P_{max \text{ neto}} + Ro/2$$

$$P_{max \text{ neto}} = 20,4 \times \frac{f(T)}{(Ec.4)} \times \frac{f(A)}{(Ec.5)} \times \frac{f(L)}{(Ec.6)}$$

$$Ro = -3,5 \times \frac{f(T)}{(Ec.8)} \times \frac{f(A)}{1} \times \frac{f(L)}{1}$$

Como consecuencia de la alta variabilidad y falta de ajuste, las funciones estrés hídrico [ $f(A)$ ] y ambiente lumínico [ $f(L)$ ] en el modelo multiplicativo de  $Ro$  adquieren el valor 1.



b) Rendimiento cuántico aparente ( $\alpha$ ):

$$\alpha = 0,05 \times \frac{f(T)}{(Ec.7)} \times \frac{f(A)}{1} \times \frac{f(L)}{1}$$

Al igual que en el caso anterior, las funciones estrés hídrico [ $f(A)$ ] y ambiente lumínico [ $f(L)$ ] en el modelo multiplicativo de  $\alpha$  adquieren el valor 1.

c) Curvatura ( $\theta$ ): debido a la falta de efecto de los factores ambientales sobre este parámetro se utilizó un valor único igual a 0,90.

El modelo predijo adecuadamente la tasa de fotosíntesis bruta ( $r^2 = 0,87$ , RMSD = 2.35, Fig. 4.13) cuando uno, dos o los tres factores de crecimiento eran limitantes. El análisis de residuales no indicó ningún patrón particular motivo por el cual se descartan interacciones entre variables (Fig. 4.14).

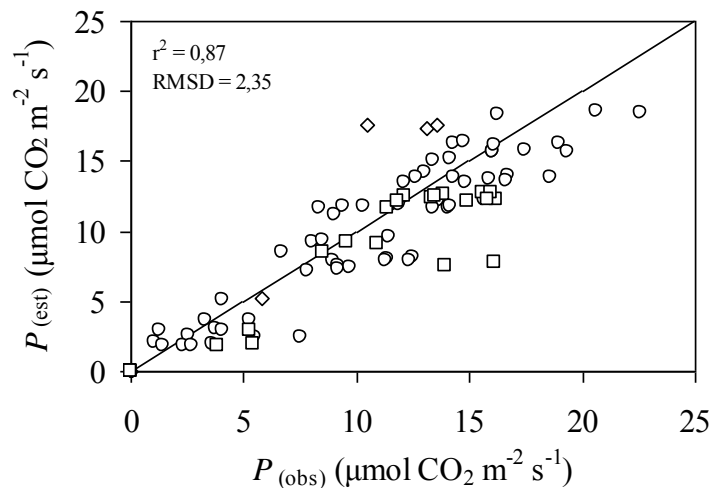


Figura 4.13. Relación entre valores estimados (est) y observados (obs) de tasa de fotosíntesis bruta ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) para *F. pallescens* en condiciones de campo. Hojas bajo condiciones limitantes: temperatura (rombos abiertos), temperatura y escasez de agua (círculos abiertos), temperatura, escasez de agua y ambientes sombreados (cuadrado abierto).

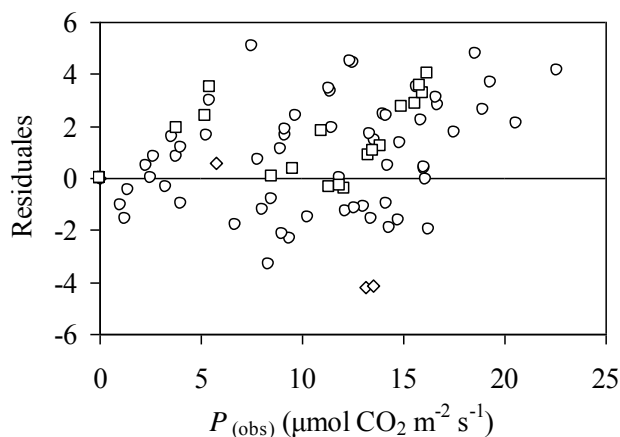


Figura 4.14. Residuales entre valores observados y valores simulados de la tasa de fotosíntesis bruta ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) para *F. palleescens*. Hojas bajo condiciones limitantes: temperatura (rombos abiertos), temperatura y escasez de agua (círculos abiertos), temperatura, escasez de agua y ambientes sombreados (cuadrado abierto).

## 4.5 Discusión

### 4.5.1 Efecto de la temperatura, el estrés hídrico y el ambiente lumínico sobre los parámetros de la hipérbola no-rectangular ( $P_{max}$ , $\alpha$ y $\theta$ )

La relación lineal y positiva entre la tasa de fotosíntesis a saturación y la conductancia estomática (Fig. 4.4) en el gradiente de temperatura evaluado, sugiere que la conductancia estomática sería la limitante principal de  $P_{max}$  frente a la temperatura. Sin embargo, la relación entre  $P_{max}$  y la concentración sub-estomática de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ) en el mismo gradiente, mostró una pendiente negativa (Fig. 4.5). Esta última respuesta se asocia a restricciones en la difusión de  $\text{CO}_2$  dentro del mesófilo e indica que el cierre estomático no sería la causa principal de la disminución de  $P_{max}$  frente a temperaturas fuera del rango óptimo (Farquhar y Sharkey, 1982). Independientemente de cual sea la limitante principal, el efecto sinérgico entre ambas limitaciones, estomática y del mesófilo, ocurre en condiciones de campo durante el verano. El clima mediterráneo del N.O. de Patagonia presenta temperaturas elevadas en verano asociadas positivamente con el déficit de presión de vapor (DPV). Siendo la conductancia estomática más sensible al DPV que a la temperatura en sí misma (Hikosaka et al. 2006) durante los meses de verano,  $P_{max}$  en *F. palleescens* se encontraría limitada por ambos procesos.

Los valores óptimos y la amplitud de las funciones de repuesta de  $P_{max}$  a la temperatura fueron consistentes con el rango óptimo (19-23°C) reportado para *D. glomerata* en sistemas silvopastoriles de Nueva Zelanda (Peri et al. 2002). Cannell y Thornley (1998) informan para pastizales templados temperaturas óptimas más elevadas, entre 28 y 30°C. Por lo general, la temperatura óptima para el proceso fotosintético es superior a la temperatura media del ambiente de crecimiento (Berry y

Björman 1980). La temperatura máxima media anual de la zona de estudio es de 17°C y la temperatura media de la temporada de crecimiento (oct-abr) no sobrepasa los 11°C. Por lo tanto, el óptimo encontrado de 20,2°C para *F. palleescens* se considera razonable que sumado al efecto negativo de la temperatura fuera del rango óptimo, mejora la información preexistente que indicaba insensibilidad de la tasa de fotosíntesis a la temperatura (Fernández et al. 2006b).

La fuerte relación entre  $P_{max,r}$  y  $g_{s,r}$  ( $r^2 = 0,87$ ) y la pendiente positiva de la relación  $P_{max,r}-C_i$  en el gradiente de estrés hídrico, permiten asegurar que la tasa de fotosíntesis a saturación estaría controlada principalmente por la conductancia estomática. No obstante, el cierre de los estomas es la limitación dominante de la fotosíntesis frente a niveles leves a moderados de sequía. Frente a sequía severa, la progresiva desregulación o la inhibición de los procesos metabólicos conducen a la disminución del contenido de RuBP, que se convierte en la limitación dominante (Flexas y Medrano 2002). Sin embargo, si bien los niveles de estrés por sequía observados a campo o impuestos experimentalmente en el presente estudio fueron similares o inclusive superiores a los que se pueden observar en temporadas de extrema sequía, los resultados alcanzados, basados principalmente en la ausencia de restricciones a la difusión del CO<sub>2</sub> dentro del mesófilo ( $P_{max}-C_i$  con pendiente positiva), no mostraron evidencias de restricciones bioquímicas.

En relación al ambiente lumínico, los valores superiores de  $P_{max}$  observados en las hojas del testigo a pleno sol serían el resultado de mayor conductancia estomática (Tabla 4.1) y no de una capacidad fotosintética superior. La mayor capacidad fotosintética se debería reflejar, al menos en parte, en un aumento en la concentración de Rubisco y otras enzimas fotosintéticas relacionadas íntimamente con la concentración foliar de nitrógeno (Givnish 1988). En el presente estudio, el contenido foliar de N fue mayor en hojas de sombra. De manera que la menor tasa de fotosíntesis a saturación en las hojas de sombra de *F. palleescens* se debe probablemente a dos fenómenos simultáneos. Por un lado, el mayor contenido foliar de N se asignaría mayoritariamente a los complejos clorofila-proteínas encargados de la captación de radiación (Evans 1989; Hikosaka y Terashima 1996) resignando capacidad bioquímica de fotosíntesis y por otro, a una menor densidad estomática probada en el Capítulo 2.

El rendimiento cuántico aparente ( $\alpha$ ) mostró una respuesta particular frente a cada uno de los factores ambientales evaluados. En relación a la temperatura, habitualmente se encuentra en especies C3 una disminución de  $\alpha$  a partir de los 15°C (Leverenz y Öquist 1987, Thornley 1998) o 24°C (Peri et al. 2002) por efecto de la fotorrespiración. La respuesta de *F. palleescens* fue similar a la encontrada en *D. glomerata* (Peri et al. 2002) con el valor óptimo en 23°C y luego una caída hacia temperaturas superiores. Sin embargo, temperaturas inferiores al óptimo mostraron un efecto negativo sobre  $\alpha$  (Fig. 4.10a). El único antecedente hallado indica una respuesta similar en *Pinus sylvestris*, pero para temperaturas inferiores a 5°C (Leverenz y Öquist 1987). El patrón encontrado se debe probablemente a las restricciones impuestas a nivel de mesófilo por efecto de la temperatura citado para  $P_{max}$  o a problemas metodológicos ligados a la escasa linealidad de las curvas  $P$ -RFA por debajo de 50  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  RFA (Singsaas et al. 2001). Por otro lado, el efecto mínimo del estrés hídrico sobre  $\alpha$  concuerda con lo propuesto por Thornley (1998), aunque en el presente estudio se debió principalmente a la gran variabilidad en los datos. En respuesta a ambientes lumínicos de escasa irradiancia, *F. palleescens* mostró un aumento de  $\alpha$  (Tabla 4.1, Fig. 4.10c). Este

indicio de aclimatación, aumentando la eficiencia en el uso de la radiación, es un dato importante para el desarrollo de sistemas silvopastoriles con esta especie. Hasta el momento, se consideraba a *F. pallescens* con escasa plasticidad en este sentido (Fernández, 2003). El coeficiente de curvatura ( $\theta$ ), al igual que en *D. glomerata* (Peri et al. 2005) y a lo indicado para pastizales templados (Thornley 1998), demostró ser insensible a los factores ambientales.

La tasa de respiración en oscuridad, como se esperaba, creció linealmente frente a aumentos de la temperatura presentando un valor de  $Q_{10}$  (4,1) cercano al máximo citado por Azcón-Bieto y Osmond (1983). Sin embargo, frente al estrés hídrico la tasa de respiración presentó una pendiente positiva cuando es común que disminuya debido a la reducción de la fotosíntesis y las necesidades de energía para el crecimiento (Lambers et al. 2005). Esta última respuesta podría deberse a un efecto diferencial del estrés hídrico sobre las dos vías respiratorias de *F. pallescens* afectando en mayor medida a la vía respiratoria alternativa con derroche de energía (Ribas-Carbó et al. 2005). Asimismo, era esperable una reducción de la tasa de respiración en oscuridad frente a aumentos de la cobertura arbórea ya que la reducción de la actividad metabólica es un rasgo adaptativo en los hábitats sombreados (Walters y Reich 1999). Sin embargo, las hojas de *F. pallescens* conservaron la tasa de respiración característica de pleno sol hasta niveles de cobertura arbórea próxima al 45 % (350 árboles  $ha^{-1}$ ) mostrando cierta aclimatación recién en niveles de cobertura cercanos al 80% donde ingresa al interior del dosel menos del 10% de la radiación a cielo abierto. Esta falta de ajuste de la tasa de respiración en oscuridad provocaría un balance de carbono desfavorable en las plantas bajo cobertura arbórea.

#### 4.5.2 Precisión y aplicación del modelo

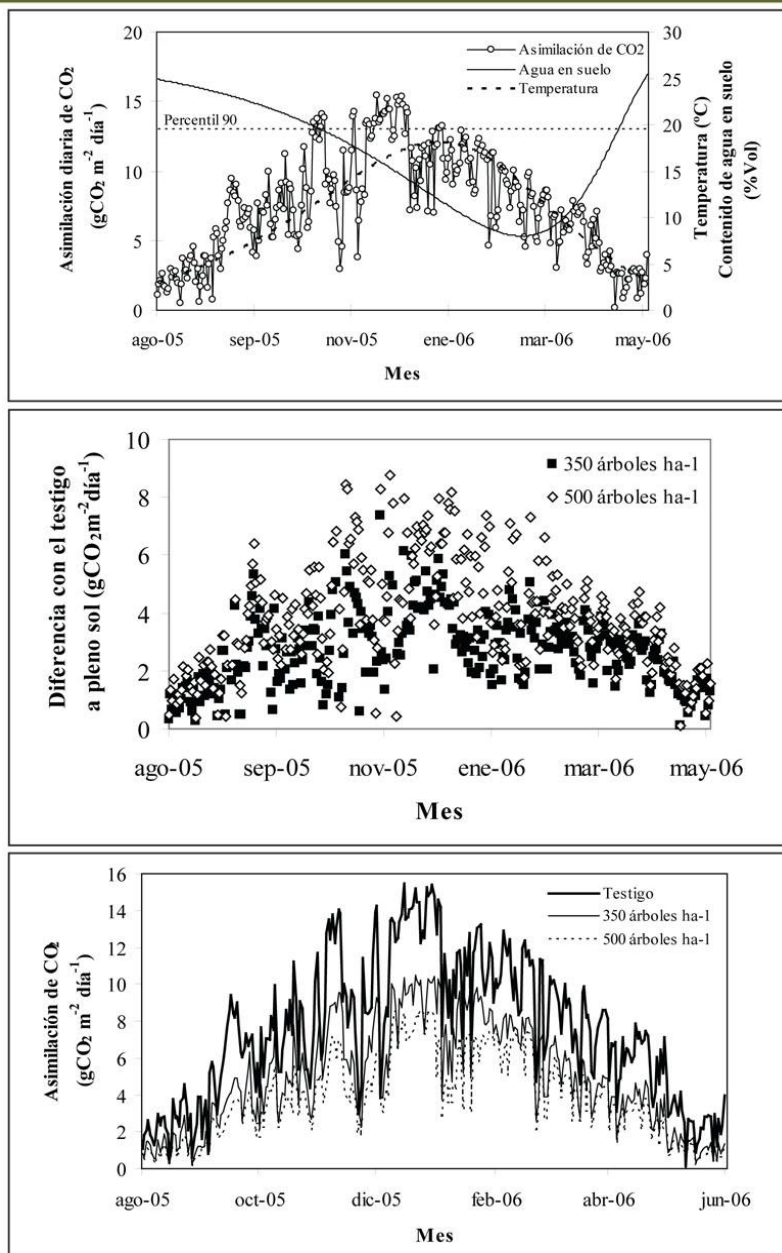
La evaluación del modelo multiplicativo indicó que el 87% de la variación de la tasa de fotosíntesis bruta en *F. pallescens* en sistemas silvopastoriles se podría explicar utilizando sólo tres factores ambientales (temperatura, estrés hídrico y ambiente lumínico) como funciones individuales (Fig. 4.13). Del análisis de la distribución de los residuales surge que el 66% de los residuos del ajuste estaría entre  $\pm 17,5\%$  de error. La falta de ajuste se visualiza en altos valores de  $P(\text{obs})$ , es decir, próximo a condiciones no limitantes de crecimiento. Bajo estas condiciones, el modelo multiplicativo subestima la tasa de fotosíntesis bruta tornándose conservador. Esta respuesta probablemente se debe al estrecho rango óptimo de las funciones de regresión segmentada para temperatura y estrés hídrico que determinan la tasa de fotosíntesis neta a saturación (Fig. 4.3 y 4.6).

El modelo generado es aplicado en la presente tesis en la evaluación del periodo de crecimiento de *F. pallescens* en situaciones a pleno sol y bajo cobertura arbórea (Capítulo 5). Más allá de este uso, el empleo de este modelo como base de futuros modelos de producción de materia seca a nivel de planta entera vinculado a las variables ambientales propias de los sistemas silvopastoriles, podría convertirse en una herramienta útil para el desarrollo de nuevas tecnologías de producción silvopastoril basadas en procesos.



# CAPITULO 5

## Efecto de la cobertura arbórea sobre el periodo de crecimiento y el “máximo transitorio”







## 5.1 Introducción

El análisis de la tasa de fotosíntesis, la productividad anual o la acumulación de materia orgánica en el suelo a lo largo de los años refleja las respuestas de los mencionados procesos a cambios frecuentes y recurrentes en los recursos y factores ambientales limitantes (Seasted y Knapp 1993). El desequilibrio en la oferta de recursos provoca que el crecimiento o la productividad alcancen su valor máximo durante el período de transición que ocurre cuando la importancia relativa de un recurso esencial cambia hacia otro (Seasted y Knapp 1993). Jobbagy y Sala (2000), considerando el efecto de las variaciones anuales de temperatura y precipitación sobre la productividad primaria neta de pastos y arbustos en Patagonia, encontraron que la productividad de los pastos estaba asociada a estas variaciones. La primera parte de la producción, que ocurre durante el invierno (julio-septiembre), estuvo asociada con las temperaturas de la estación anterior, mientras que la segunda parte de la producción, que ocurre durante la primavera (octubre-diciembre), pudo ser explicada por la precipitación de la estación anterior (julio-septiembre). La producción durante el verano, si bien fue escasa, estaría relacionada con la precipitación de la estación anterior (octubre-noviembre). La producción de los pastizales muestra entonces una dinámica de “máximo transitorio” (*sensu* Seasted y Knapp, 1993), teniendo un máximo durante el período de transición entre las limitaciones por temperatura y las limitaciones por agua. Antes y después de este período, la temperatura o la disponibilidad de agua limitan la producción.

Los resultados presentados en los capítulos anteriores y antecedentes previos, indican que bajo cobertura arbórea de *Pinus ponderosa* las plantas de *Festuca pallescens* responden a la fuerte competencia por radiación modificando su morfología a nivel de hoja y planta entera (Fernández et al. 2006a). Asimismo, se evidenciaron algunos ajustes en parámetros fotosintéticos, como disminuciones en la tasa de fotosíntesis a saturación, conductancia estomática y respiración. Acompañando a este conjunto de ajustes morfofisiológicos se pudieron verificar efectos de facilitación sobre el crecimiento de *F. pallescens* producidos por la cobertura arbórea. Dependiendo de las condiciones ambientales de la temporada de crecimiento, las temperaturas máximas y mínimas fueron menores bajo cobertura arbórea y se pudo comprobar también un efecto positivo sobre la disponibilidad de agua. En temporadas húmedas el contenido de agua en suelo en el horizonte superficial fue mayor bajo cobertura arbórea en relación a la condición de pastizal a pleno sol. Este mayor contenido de agua superficial, junto a la disminución en la demanda atmosférica, dieron como resultado un mejor estado hídrico de las plantas del sotobosque respecto a las plantas a pleno sol sobre el final de la temporada de crecimiento. En temporadas secas, con niveles de precipitación por debajo del promedio histórico, el efecto de la cobertura arbórea sobre el estado hídrico de los pastos fue neutro. Se pudieron comprobar entonces, efectos positivos de la cobertura arbórea sobre los recursos limitantes que definen el “máximo transitorio” de las especies del pastizal natural patagónico (Jobbagy y Sala 2000).

## 5.2 Objetivo

El objetivo del presente capítulo fue evaluar los cambios en el periodo de crecimiento de *F. pallescens* bajo cobertura arbórea a partir de estimaciones de asimilación de CO<sub>2</sub> a nivel de hoja. Las condiciones ambientales (temperatura del aire,

contenido volumétrico de agua en suelo y radiación) en los distintos niveles de cobertura, fueron utilizadas como variables de entrada del modelo de fotosíntesis desarrollado en el Capítulo 4 para la estimación de la asimilación de CO<sub>2</sub>.

### 5.3 Hipótesis y predicciones

La hipótesis que se puso a prueba es que el balance neto neutro o positivo de las interacciones por agua encontradas entre el *P. ponderosa* y *F. pallescens*, sumado al atemperamiento de las marcas máximas y mínimas de la temperatura del aire, amplían el periodo de crecimiento y el “máximo transitorio” de las plantas de *F. pallescens* creciendo bajo cobertura arbórea en comparación con plantas creciendo en pastizales a pleno sol. Así, el corrimiento temporal de las limitaciones por temperatura en invierno y por temperatura y agua sobre el final de las temporadas húmedas aumenta el periodo de crecimiento y el “máximo transitorio” contrarrestando la competencia por radiación experimentada por las plantas de *F. pallescens* creciendo bajo cobertura.

### 5.4 Materiales y métodos

El modelo de fotosíntesis bruta desarrollado en el Capítulo 4 utiliza como variables de entrada para la estimación de la asimilación de CO<sub>2</sub>, la temperatura de la hoja, el potencial hídrico en pre-alba como indicador de estrés hídrico, la proporción de radiación total que alcanza el suelo como variable del ambiente lumínico de crecimiento y el valor de radiación fotosintéticamente activa al que está expuesta la hoja. Para estimar la asimilación de CO<sub>2</sub> a nivel de hoja se establecieron supuestos y relaciones entre las variables ambientales (temperatura del aire, contenido de agua en suelo y radiación) medidas continua o periódicamente en los distintos niveles de cobertura (ver 2.5.1.1 y 2.5.1.2) y las variables de entrada del modelo.

#### 5.4.1 Temperatura de hoja

Se asumió que la temperatura de la hoja es igual a la temperatura del aire en cada nivel de cobertura (testigo a pleno sol, 350 y 500 árboles ha<sup>-1</sup>, ver Fig. 2.3). En la simulación se utilizaron los datos de temperatura del aire medidos con los termohigrómetros HOBO (Onset, Computer Corporation, MA, USA, ver 2.4.3.1). Sin embargo, lo correcto hubiese sido establecer una relación matemática entre la temperatura del aire y la temperatura de la hoja ya que el supuesto anterior puede provocar una sobreestimación o subestimación de la temperatura de la hoja. Por efecto de la transpiración o de la sombra provocada por la cobertura arbórea, la temperatura de la hoja generalmente es más baja que la del aire. El efecto de enfriamiento producido por la transpiración posiblemente sea también más importante en las hojas del testigo a pleno sol. Por el contrario, durante periodos de estrés severo sucede en general lo contrario, la temperatura de la hoja suele ser mayor que la del aire.

Los datos de temperatura de la hoja utilizados en la confección del modelo fueron obtenidos con una termocupla ubicada dentro de la cámara de medición del Li-Cor 6400 (Lincoln, NE, USA) (ver 4.3.1). El Li-Cor 6400 es un analizador de gases infrarrojo de sistema abierto, esto implica la circulación permanente de aire dentro de la cámara de medición durante el tiempo de medición. En el caso particular del presente estudio, la velocidad de flujo del aire dentro de la cámara fue variable entre 50 y 500  $\mu\text{mol s}^{-1}$  (ver punto 3.2.5). Las variaciones de flujo junto al calentamiento del aire al circular por el sistema impidieron que los datos de temperatura ambiente obtenidos con los termo-higrómetros puedan ser relacionados correctamente con los de temperatura de hoja.

#### **5.4.2 Potencial hídrico en pre-alba**

Los datos de potencial hídrico en pre-alba medidos periódicamente a lo largo de las distintas temporadas en cada nivel de cobertura (ver Tabla 3.2 y 3.3) fueron relacionados mediante modelos no lineales con los valores de contenido volumétrico de agua en suelo (%Vol, ver Fig.3.2 y Anexo 1) tomados el mismo día de medición. Los valores de contenido volumétrico de agua en suelo medidos a campo entre octubre y abril se interpolaron entre fechas de medición y se transformaron en valores diarios. El contenido de agua en suelo fuera del periodo de medición se fijó próximo a capacidad de campo (25% Vol) en base a los datos de precipitación caída en agosto (109 mm) y septiembre (74,8 mm) de 2005 y mayo (72,4 mm) de 2006. A partir de estos supuestos y transformaciones, aplicando los modelos conseguidos en cada nivel de cobertura, se obtuvieron estimaciones diarias del potencial hídrico en pre-alba.

#### **5.4.3 Radiación total, proporción de radiación que alcanza el suelo y radiación fotosintéticamente activa**

La radiación que alcanza el suelo en las situaciones bajo cobertura arbórea fue estimada aplicando a los datos de radiación total incidente medidos en la estación meteorológica instalada en cercanías del ensayo (ver 2.4.3.1), el factor global de sitio (GSF) o proporción de radiación total que alcanza el suelo. El factor global de sitio se obtuvo mediante el análisis de fotos hemiesféricas con el programa HemiView (Delta-T Devices Ltd, Cambridge, UK) siguiendo la metodología descrita en el Capítulo 2 (ver 2.2.3.3). Cada dato de radiación total se convirtió de  $\text{W m}^{-2}$  a  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  aplicando la relación  $427 \text{ W m}^{-2} \approx 1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Los valores obtenidos se llevaron a radiación fotosintéticamente activa multiplicando por 0,45 (Meek et al. 1984). Se asumió que la cobertura arbórea no afectó la proporción de radiación fotosintéticamente activa (RFA) presente en la radiación total incidente. Las hojas de las coníferas debido a su grosor son ópticamente negras en la región de la RFA (400-700 nm) y sumado a que se encuentran distribuidas en forma agregada dejando numerosas áreas abiertas en el interior de la copa, su efecto sobre el espectro de la radiación incidente es mínimo (Barnes et al. 1998 en Valladares et al. 2012). Adicionalmente, con el programa HemiView (Delta-T Devices Ltd, Cambridge, UK) se estimó en cada nivel de cobertura arbórea la cantidad, hora y duración de los episodios de radiación directa para el día 15 de cada mes. La distribución obtenida se aplicó por igual a todos los días del mismo mes.

#### 5.4.4 Estimación de la asimilación de CO<sub>2</sub> en cada nivel de cobertura

La asimilación diaria de CO<sub>2</sub> ( $\text{gCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ , factor de conversión 22,727 mmol CO<sub>2</sub> [ $\text{g CO}_2$ ]<sup>-1</sup>) se estimó para el periodo 1 de agosto de 2005 al 31 de mayo de 2006 en una parcela seleccionada al azar de cada nivel de cobertura (testigo a pleno sol, 350 y 500 árboles ha<sup>-1</sup>). La ganancia diaria se obtuvo acumulando la asimilación horaria entre las 8 y 22 hs de cada día. La estimación se consiguió mediante programación en Matlab 7 (The MathWorks, Inc, Massachusetts, USA) empleando como variables de entrada del modelo de fotosíntesis bruta (ver 4.4.9):

- a) el promedio horario de temperatura del aire
- b) un único valor diario de potencial hídrico en pre-alba, aplicado a todas las horas por igual, obtenido a partir de la interpolación del contenido volumétrico de agua en suelo
- c) los promedios horarios de radiación total incidente (*I<sub>i</sub>*) medidos de manera continua en la estación meteorológica y transformados a RFA. En las situaciones bajo cobertura arbórea, durante la duración de los episodios de radiación directa se utilizó para la simulación el valor de radiación incidente a cielo abierto y pasado el episodio de radiación directa se afectó la radiación incidente a cielo abierto por el factor global de sitio (GSF). Considerando los procesos de activación y desactivación del aparato fotosintético (ver 3.5.4), se descartaron los episodios de radiación directa menores a 5 min de duración. En los casos en que ocurrieron varios episodios consecutivos en la misma hora, al valor simulado de asimilación de CO<sub>2</sub> horaria se le restó un 20% debido a los procesos de activación y desactivación del aparato fotosintético.

#### 5.4.5 Máximo transitorio y periodo de crecimiento

Se asumió como periodo de máxima asimilación diaria de CO<sub>2</sub> al conjunto de días en que el valor simulado fue superior al percentil 90 en cada nivel de cobertura. Así, los valores situados por sobre 13,1  $\text{gCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  en el testigo a pleno sol, 8,9  $\text{gCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  en el tratamiento de 350 árboles ha<sup>-1</sup> y 7,2 en 500 árboles ha<sup>-1</sup> definieron este periodo. La comprobación del “máximo transitorio” se realizó de manera gráfica superponiendo el periodo de máxima asimilación con las curvas ajustadas para el contenido volumétrico de agua en suelo y la temperatura en todo el periodo de simulación.

Mediante el intercambio de las bases de datos ambientales entre los niveles de cobertura se estudiaron los cambios en el periodo de crecimiento provocados por la cobertura arbórea. Se colocaron los datos de temperatura del aire y contenido volumétrico de agua en suelo de las situaciones bajo cobertura arbórea como variables de entrada de la simulación de asimilación diaria de CO<sub>2</sub> de las hojas del testigo a pleno sol. Comparando la simulación obtenida con la asimilación de CO<sub>2</sub> en las condiciones a pleno sol, se pudo establecer el momento, duración y signo de los efectos de la cobertura arbórea sobre la asimilación de CO<sub>2</sub>. Los valores positivos indican los días en

que las hojas de *F. pallescens* tendrían mejores condiciones para asimilar CO<sub>2</sub> bajo cobertura arbórea respecto al pastizal a pleno sol -si no existiesen limitantes por radiación-. Todo lo contrario sucede los días en que los valores fueron negativos.

#### 5.4.6 Análisis de datos

Los valores horarios de temperatura del aire en cada nivel de cobertura fueron promediados y los promedios diarios ajustados a funciones no lineales asimétricas para obtener la evolución de la temperatura a lo largo del periodo de simulación. Los datos de contenido volumétrico de agua en suelo en cada nivel de cobertura sufrieron el mismo análisis. Los ajustes se realizaron con el programa Table Curve 2D (Jandel Scientific, Aisne Software) y se seleccionó el mejor ajuste en función del coeficiente de determinación ( $R^2$ ) y del error estándar de la estimación (EEE).

Las relaciones no lineales entre el contenido volumétrico de agua en suelo y el potencial hídrico en pre-alba en cada nivel de cobertura fueron establecidas utilizando el programa estadístico Table Curve 2D (Jandel Scientific, Aisne Software) y las diferencias entre los parámetros de los modelos se establecieron mediante el método de ajuste global (en inglés *global fitting*, Motulsky y Christopoulos 2004) empleando el programa GraphPad Prism 4.03 (GraphPad Software, San Diego, USA).

Se establecieron diferencias absolutas y relativas entre los valores de asimilación diaria de CO<sub>2</sub> simulados en las hojas del testigo a pleno sol y ambos tratamientos forestados. Las diferencias obtenidas se ajustaron a modelos no lineales utilizando el programa Table Curve 2D (Jandel Scientific, Aisne Software) para obtener un patrón temporal de los cambios.

### 5.5 Resultados

#### 5.5.1. Relación entre potencial hídrico en pre-alba y contenido volumétrico de agua en suelo en cada nivel de cobertura

El potencial hídrico en pre-alba se ajustó al contenido volumétrico de agua en suelo en los primeros 20 cm de profundidad siguiendo una función cuadrática potencial con diferencias entre las plantas del testigo a pleno sol y los tratamientos forestados (probabilidad de diferencias (PD)= 99,8%, criterio de información de Akaike (AIC)= 13,3). Las plantas del testigo a pleno sol mostraron un coeficiente de determinación superior al encontrado en las plantas bajo cobertura arbórea ( $\psi_p = -16,2^* \%Vol^{(-1,22)}$ ;  $R^2 = 0,64$ ; EEE = 0,27) y una reducción más pronunciada del potencial hídrico en pre-alba frente a contenidos volumétricos de agua en suelo inferiores al 12%. Las plantas bajo cobertura arbórea presentaron un ajuste de la relación sin diferencias entre ambos niveles ( $\psi_{p350} = -2,7^* \%Vol^{(-0,56)}$ ;  $R^2 = 0,56$ ; EEE = 0,16;  $\psi_{p500} = -2,8^* \%Vol^{(-0,57)}$ ;  $R^2 = 0,54$ ; EEE = 0,20). El mejor estado hídrico de las plantas de *F. pallescens* bajo cobertura arbórea en el rango inferior de contenido volumétrico de agua en suelo, enfatiza el efecto facilitador de la cobertura sobre la demanda atmosférica (Fig. 5.1).

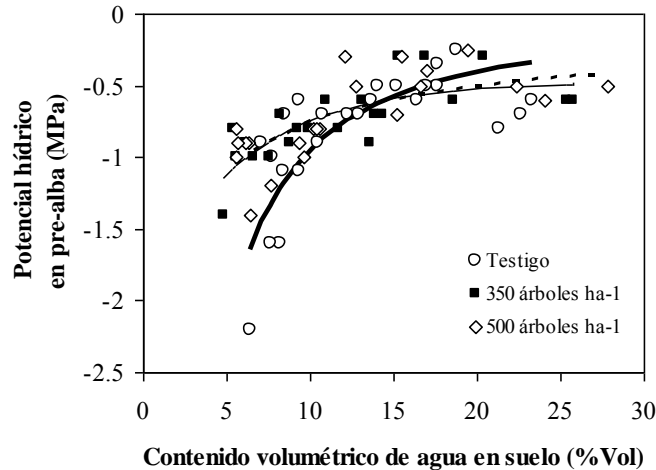


Figura 5.1. Relación entre el contenido volumétrico de agua en suelo (%Vol) y el potencial hídrico en pre-alba (MPa) para plantas de *F. pallescens* en el testigo a pleno sol ( $\circ$ , línea continua gruesa,  $R^2 = 0,64$ ;  $EEE = 0,27$ ), bajo cobertura de 350 árboles  $ha^{-1}$  ( $\blacksquare$ , línea continua fina,  $R^2 = 0,56$ ;  $EEE = 0,16$ ) y 500 árboles  $ha^{-1}$  ( $\diamond$ , línea punteada,  $R^2 = 0,54$ ;  $EEE = 0,20$ ).

### 5.5.2 Asimilación de $CO_2$ a nivel de hoja en cada nivel de cobertura

La asimilación diaria de  $CO_2$  ( $gCO_2\ m^{-2}\ día^{-1}$ ) promedio a lo largo del periodo simulado fue notablemente superior en las hojas de las plantas a pleno sol respecto a las plantas bajo cobertura arbórea (7,5 vs. 4,8-3,7  $gCO_2\ m^{-2}\ día^{-1}$ ). En todos los niveles de cobertura, durante la segunda quincena de diciembre se observó un pico de asimilación diaria que correspondió al doble de los valores promedio (Fig. 5.2). En términos absolutos, la diferencia de asimilación diaria entre las hojas del testigo a pleno sol y las hojas bajo cobertura arbórea aumentó hacia finales de diciembre coincidiendo con el periodo de máxima asimilación. Al comienzo y al final de la temporada de crecimiento las diferencias fueron mínimas, menores a 2  $gCO_2\ m^{-2}\ día^{-1}$  (Fig. 5.3). Sin embargo, si se analizan los valores relativos (proporción de la asimilación en los tratamientos forestados con respecto al pastizal), con el avance de la temporada de crecimiento, la asimilación diaria de las hojas bajo cobertura representó una proporción cada vez mayor de la asimilación diaria de las hojas del testigo a pleno sol. La asimilación diaria de las hojas del tratamiento de 350 árboles  $ha^{-1}$  a la salida del invierno (agosto y septiembre) y en otoño (abril y mayo) representó un 45-60% de la asimilación diaria de las hojas del testigo a pleno sol. En el periodo octubre-enero, meses de activo crecimiento, la proporción de asimilación diaria respecto a las hojas del testigo a pleno sol osciló entre 65 y 75%. Un patrón similar se encontró en las hojas del tratamiento de 500 árboles  $ha^{-1}$  pero con proporciones menores, 30-45% en los meses de menor actividad y 45-55% en primavera e inicio del verano (Fig. 5.4).

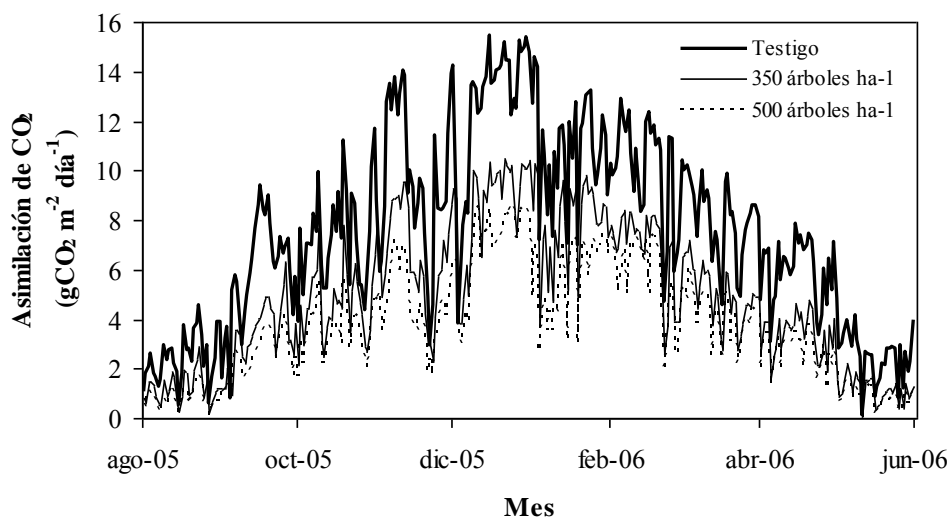


Figura 5.2. Estimación de la asimilación diaria de  $\text{CO}_2$  ( $\text{gCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) para hojas de *F. pallescens* en el testigo a pleno sol (línea continua gruesa), bajo 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  (línea continua fina) y bajo 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  (línea punteada) durante la temporada húmeda 2005-06 en la Ea. Lemú Cuyen, PN Lanín, Neuquén.

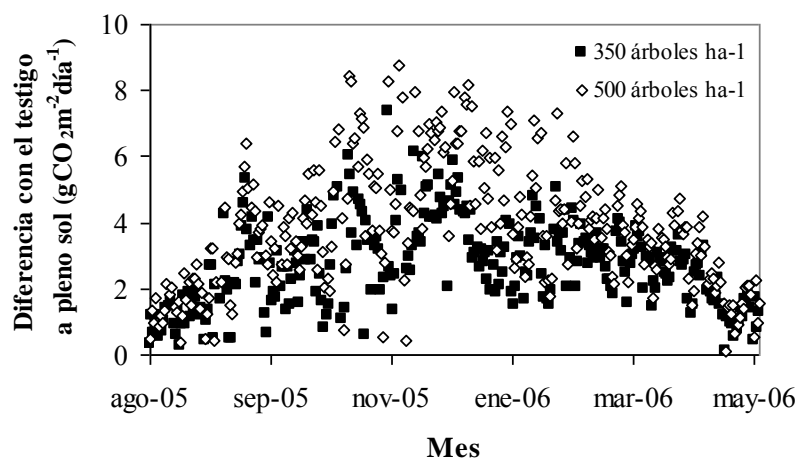


Figura 5.3. Diferencia absoluta de asimilación diaria de  $\text{CO}_2$  ( $\text{gCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) simulada en una hoja de *F. pallescens* bajo (■) 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  y (◇) 500 árboles  $\text{ha}^{-1}$  respecto a una hoja en el testigo a pleno sol.



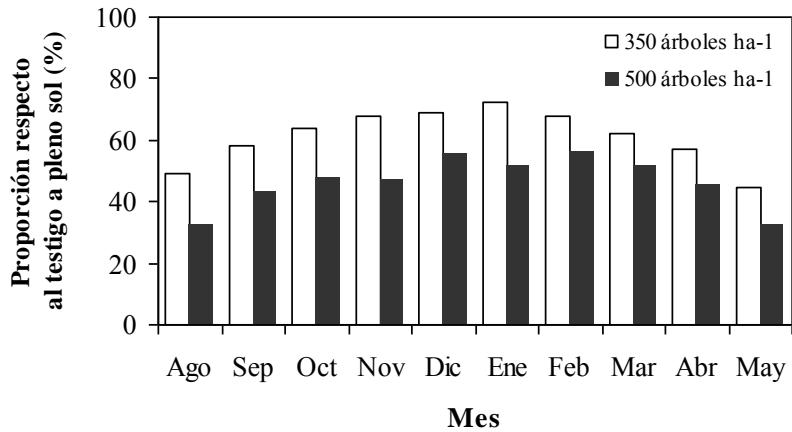


Figura 5.4. Proporción de asimilación diaria de CO<sub>2</sub> (%) de una hoja de *F. pallescens* bajo (■) 350 árboles ha<sup>-1</sup> y (◊) 500 árboles ha<sup>-1</sup> respecto a una hoja en el testigo a pleno sol.

Las diferencias en la asimilación diaria de CO<sub>2</sub>, relativas y absolutas, entre hojas bajo cobertura arbórea y a pleno sol se ajustaron a lo largo del periodo de simulación a un modelo no lineal asimétrico LogNormal (Fig. 5.5). Las diferencias absolutas entre las hojas a pleno sol y bajo 350 árboles ha<sup>-1</sup> alcanzarían un punto máximo a principio de enero igual a 3,5 gCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup> (R<sup>2</sup>= 0,33, EEE= 0,001). En el mismo momento se lograría también la máxima proporción de asimilación diaria respecto a las hojas del testigo a pleno sol, 71% (R<sup>2</sup>= 0,38, EEE= 10,4). Por el contrario, las hojas del tratamiento de 500 árboles ha<sup>-1</sup> presentaron los puntos máximos de las diferencias relativas y absolutas respecto a las hojas del testigo a pleno sol desplazados en el tiempo. El pico de las diferencias absolutas (5,4 gCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>, R<sup>2</sup>= 0,49, EEE= 0,0013) se alcanzaría a mediados de diciembre mientras que la mayor proporción relativa respecto al testigo a pleno sol se conseguiría hacia finales de enero (55%, R<sup>2</sup>= 0,37, EEE= 9,9).

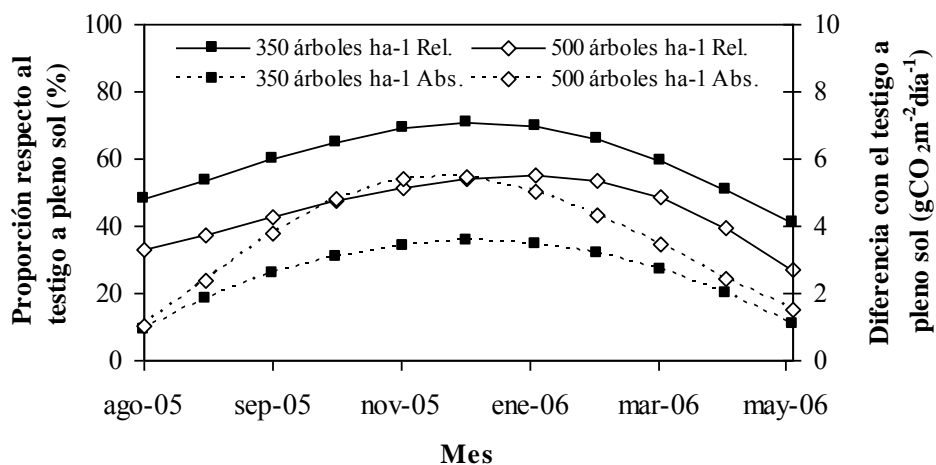


Figura 5.5. Dinámica de las diferencias de asimilación diaria de CO<sub>2</sub>, absolutas (gCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>, líneas punteadas) y relativas (%), entre hoja de *F. pallescens* bajo (■) 350 árboles ha<sup>-1</sup> y (◊) 500 árboles ha<sup>-1</sup> y en el testigo a pleno sol.

### 5.5.3 Máximo transitorio y periodo de crecimiento

La asimilación diaria de CO<sub>2</sub> expresó claramente un “máximo transitorio” mostrando los máximos valores en el momento de transición entre las limitaciones por temperatura al comienzo de la temporada de crecimiento y las limitaciones por agua durante el verano. En las hojas del testigo a pleno sol (Fig. 5.6) y bajo 350 árboles ha<sup>-1</sup> (Fig. 5.7), el periodo de máximo transitorio presentó una duración aproximada de 75-80 días extendiéndose desde los primeros días de noviembre hasta los últimos días de enero (puntos por sobre el percentil 90). En el tratamiento de 500 árboles ha<sup>-1</sup>, el periodo de máximo transitorio fue menos claro y se retrasó en el tiempo comenzando a mediados de diciembre y terminando a finales de febrero (Fig. 5.8). Este corrimiento al parecer se debió al retraso en las limitaciones por agua. El contenido de agua en suelo bajo este nivel de cobertura se mantuvo a principio del verano por sobre el contenido en agua de los tratamientos de menor nivel de cobertura (Fig. 5.8).

El análisis realizado colocando las condiciones ambientales bajo cobertura arbórea como variables de entrada en la simulación de la asimilación de CO<sub>2</sub> de las hojas del testigo a pleno sol indicó ciertos efectos positivos de la cobertura arbórea. Sin embargo, a diferencia de lo predicho no se pudo probar un aumento de la duración de la temporada de crecimiento. En el periodo agosto-octubre cuando la diferencia en la temperatura del aire entre la situación a pleno sol y bajo cobertura arbórea de 350 árboles ha<sup>-1</sup> superó 0,3°C ( $r^2= 0,85$ ,  $EEE= 0,00039$ ), se verificó un efecto positivo de la cobertura arbórea sobre la asimilación de CO<sub>2</sub>. Lo mismo sucedió cuando la diferencia de temperatura del aire fue mayor a 0,1°C entre la situación a pleno sol y bajo cobertura de 500 árboles ha<sup>-1</sup>. No obstante, estas condiciones se dieron en un tercio de los días de este periodo y no estuvieron concentrados durante agosto o septiembre lo que hubiese indicado un adelantamiento en el tiempo de las condiciones favorables para el crecimiento bajo cobertura arbórea (Fig. 5.9).

Las precipitaciones ocurridas durante enero (ver Fig. 3.2) elevaron el contenido de agua en suelo e impulsaron un efecto facilitador de la cobertura arbórea sobre la asimilación diaria de CO<sub>2</sub> de las hojas de *F. pallescens* en un periodo continuo de días entre el 15 de enero y el 15 de febrero. Este periodo continuo de días con condiciones favorables para la asimilación de CO<sub>2</sub> de las hojas bajo cobertura arbórea respecto a las hojas a pleno sol seguramente influyó sobre el resultado final en crecimiento. Con posterioridad se dieron nuevamente mejores condiciones ambientales en el testigo a pleno sol producto del aumento del contenido de agua en suelo provocado por las primeras lluvias del otoño y la persistencia de temperaturas favorables (10-12°C) durante marzo y abril. Las bajas temperaturas de mayo, con un promedio diario de 4,8°C, limitaron la asimilación de CO<sub>2</sub> en todos los niveles de cobertura.

Las mayores diferencias a favor de las hojas del testigo a pleno sol se produjeron en noviembre y diciembre con excepción de algunos días con temperaturas particularmente bajas donde el efecto *buffer* de la cobertura arbórea permitió mejores condiciones para la asimilación de CO<sub>2</sub> (Fig. 5.9).

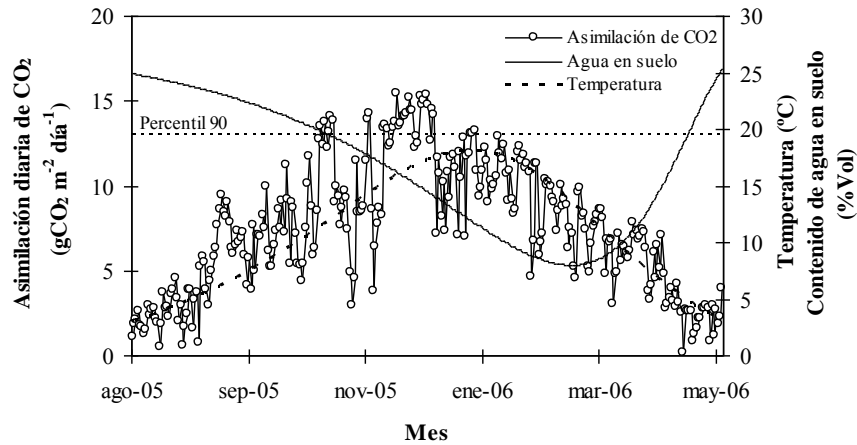


Figura 5.6. Simulación de la asimilación diaria de  $\text{CO}_2$  ( $\text{gCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) de hojas de *F. pallescens* en el testigo a pleno sol ( $\circ$ ). La línea continua representa la evolución del contenido volumétrico de agua en suelo ( $R^2=0,95$ ,  $\text{EEE}=1,3$ ). La línea punteada gruesa indica la evolución de la temperatura del aire ( $R^2=0,71$ ,  $\text{EEE}=3,18$ ). La línea punteada horizontal señala el límite del percentil 90, los puntos de asimilación de  $\text{CO}_2$  situados por sobre esta línea son los que definen el periodo de “máximo transitorio”.

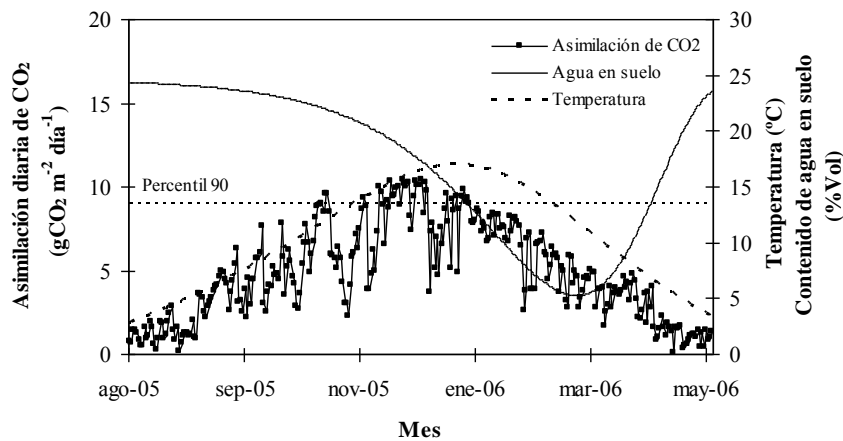


Figura 5.7. Simulación de la asimilación diaria de  $\text{CO}_2$  ( $\text{gCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) de hojas de *F. pallescens* en el tratamiento 350 árboles  $\text{ha}^{-1}$  ( $\blacksquare$ ). La línea continua representa la evolución del contenido volumétrico de agua en suelo ( $R^2=0,91$ ,  $\text{EEE}=2,3$ ). La línea punteada gruesa indica la evolución de la temperatura del aire ( $R^2=0,71$ ,  $\text{EEE}=2,93$ ). La línea punteada horizontal señala el límite del percentil 90, los puntos de asimilación de  $\text{CO}_2$  situados por sobre esta línea son los que definen el periodo de “máximo transitorio”.

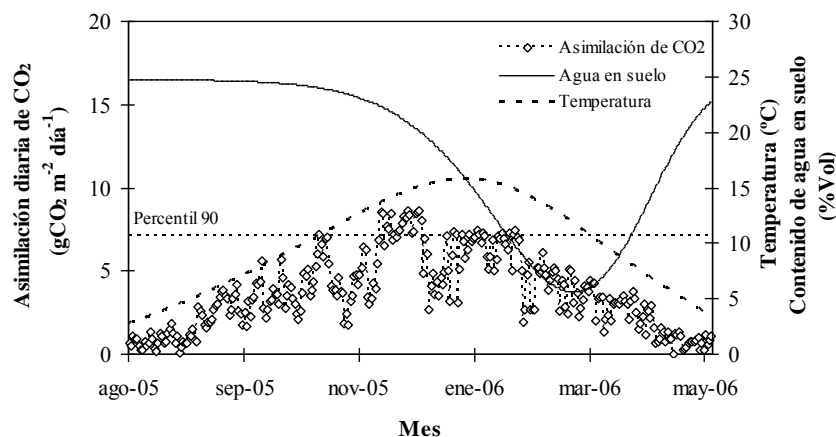


Figura 5.8. Simulación de la asimilación diaria de  $\text{CO}_2$  ( $\text{gCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) de hojas de *F. palleescens* en el tratamiento  $500 \text{ árboles ha}^{-1}$  ( $\diamond$ ). La línea continua representa la evolución del contenido volumétrico de agua en suelo ajustado a un modelo no lineal asimétrico LogNormal ( $R^2=0,92$ ,  $\text{EEE}=1,9$ ). La línea punteada gruesa indica la evolución de la temperatura del aire ajustada a un modelo no lineal Pearson IV ( $R^2=0,68$ ,  $\text{EEE}=2,68$ ). La línea punteada horizontal señala el límite del percentil 90, los puntos de asimilación de  $\text{CO}_2$  situados por sobre esta línea son los que definen el periodo de “máximo transitorio”.

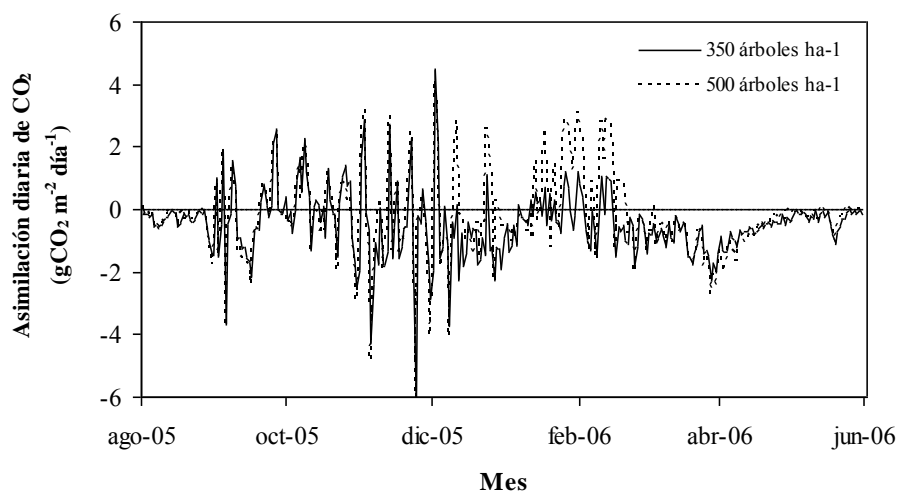


Figura 5.9. Asimilación diaria de  $\text{CO}_2$  simulada en hojas de *F. palleescens* del testigo a pleno sol con condiciones ambientales bajo cobertura de  $350$  (línea continua) y  $500 \text{ árboles ha}^{-1}$  (línea punteada) en relación a la asimilación de  $\text{CO}_2$  de hojas del testigo a pleno sol en condiciones ambientales del testigo a pleno sol (línea horizontal en 0).

## 5.6 Discusión

Las simulaciones realizadas en el presente capítulo, asumiendo que el periodo de máximo transitorio corresponde a los valores de asimilación diaria de  $\text{CO}_2$  por sobre el percentil 90, sugieren que la cobertura arbórea no tendría efecto sobre la duración o ampliación del “máximo transitorio”, rechazándose la hipótesis planteada inicialmente. En acuerdo con el modelo de máximo transitorio, la máxima asimilación diaria se dio en

el periodo de transición entre las limitaciones por temperatura a la salida del invierno y por agua durante el verano, con una ocurrencia en tiempo y número de días similar en el pastizal y bajo la menor cobertura arbórea. Sin embargo, en el caso de coberturas arbóreas próximas al 80% (500 árboles ha<sup>-1</sup>) se pudo comprobar un corrimiento temporal del periodo de “máximo transitorio” debido al efecto facilitador de los árboles sobre el contenido de agua en suelo al comienzo del verano. El efecto amortiguador de la cobertura arbórea sobre la temperatura del aire no alcanzaría para que las plantas bajo dosel arbóreo adelanten su periodo de crecimiento. Posiblemente en inviernos más fríos que el simulado se pueda obtener mayor efecto. Asimismo, hacia el final de la temporada de crecimiento ocurriría algo similar, los efectos facilitadores de la cobertura arbórea sobre el contenido de agua en suelo y la demanda atmosférica producirían mejores condiciones para la asimilación de CO<sub>2</sub> pero tampoco alcanzarían para ampliar el periodo de crecimiento bajo cobertura. Las primeras lluvias del otoño junto a las temperaturas moderadas de esta estación permitirían que las plantas de zonas abiertas continúen asimilando mayor cantidad de CO<sub>2</sub>.

El modelo desarrollado para la simulación de la asimilación de CO<sub>2</sub> a nivel de hoja fue simple y estuvo basado en variables ambientales sencillas de medir y numerosos supuestos. No obstante, los valores máximos de asimilación diaria de CO<sub>2</sub> obtenidos en el testigo a pleno sol cercanos a 15 gCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>, estuvieron en el mismo rango de valores (12 gCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>) hallados por Fernández (2003) aplicando otro modelo de simulación de la fijación de C a nivel de planta entera para la misma especie y sistema de producción. Por el contrario, los valores máximos de asimilación obtenidos en el presente estudio bajo cobertura arbórea fueron superiores en un 50% a los citados por Fernández (2003). En condiciones no limitantes de estado hídrico y temperatura bajo cobertura arbórea cercanas al 50% el modelo desarrollado indicaría asimilaciones diarias en el orden de 10 gCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup> mientras que el modelo anterior (Fernández 2003) asignaría valores próximos a 6 gCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>. Las diferencias se deben principalmente a la consideración de los episodios de radiación directa en la simulación del presente estudio, que no fueron introducidos en el modelo anterior. Al parecer podrían llegar a sumar hasta un 50% de la asimilación diaria de las plantas bajo cobertura arbórea. Valores similares del aporte de los episodios de radiación directa sobre la asimilación diaria (30-60%) fueron citados para especies del sotobosque de bosque tropicales y algo inferior (10-20%) para especies de bosques templados deciduos (Percy, 1987, Pfitsch and Percy 1989).

El modelo desarrollado, si bien arrojó valores coherentes de asimilación de CO<sub>2</sub> diaria a nivel de hoja, debería ser mejorado incluyendo al menos una función que relacione de manera precisa la temperatura de la hoja con la temperatura del aire (efecto de la sombra y de la transpiración e interacción con el estrés ambiental), una función que contemple la concentración foliar de N y su efecto sobre la tasa de fotosíntesis e idealmente una función que tenga en cuenta el periodo de rebrote y la fotosíntesis compensatoria post-defoliación. Asimismo, se debería establecer la partición de fotoasimilados entre la biomasa aérea y la biomasa subterránea. Una vez confeccionadas las mejoras mencionadas, sería deseable también escalar el modelo de asimilación de CO<sub>2</sub> a nivel de planta entera para lo cual se debería modelar los cambios arquitecturales y morfológicos que produce *F. pallescens* en respuesta al ambiente lumínico de crecimiento y establecer los coeficientes de extinción de la luz y de autosombreo.

## 5.5 Conclusión

Si bien existen efectos positivos de la cobertura arbórea sobre factores o recursos que afectan la asimilación de CO<sub>2</sub> y consecuentemente, las posibilidades de crecimiento de las plantas de *F. pallescens* del sotobosque, éstos se manifiestan a niveles de cobertura donde la competencia por radiación supera los potenciales beneficios. Es por ello, que no existiría una ampliación del periodo de crecimiento bajo cobertura, sino la ocurrencia de algunos días dentro de la temporada de crecimiento con condiciones relativamente favorables que permiten mantener un crecimiento significativo a pesar de la disminución marcada en la disponibilidad de luz.





# CAPITULO 6

Discusión general y conclusiones



En este capítulo final se sintetizan y discuten los principales aportes realizados por esta tesis. Si bien cada capítulo de resultados presenta individualmente una sección de discusión, se mencionan y discuten aquí los hallazgos más relevantes en el marco general planteado en el capítulo introductorio. También se introduce en este capítulo una sección referida a posibles aplicaciones prácticas de los sistemas silvopastoriles en la Patagonia andina. Finalmente, se plantean algunos interrogantes que surgen a lo largo de esta tesis y se proponen futuras líneas de investigación.

### **6.1 Interacciones de competencia y facilitación entre el estrato arbóreo y el estrato herbáceo**

La principal hipótesis planteada en este trabajo de tesis proponía que los cambios morfofisiológicos provocados por la defoliación del estrato herbáceo son capaces de incrementar los efectos positivos y disminuir los efectos negativos provocados por el estrato arbóreo en sistemas silvopastoriles. La confirmación de esta hipótesis demandaba en primera instancia verificar la existencia de efectos positivos y negativos provocados por el estrato arbóreo sobre el estrato herbáceo para luego probar que la defoliación aumentaba los primeros y disminuía los últimos. El principal sustento de esta hipótesis se vincula a la tesis de Kho (2000), quien sostiene que el resultado de la aplicación de una determinada tecnología agroforestal puede ser predicha 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 un sitio en particular. De acuerdo a 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 déficit hídricos y/o nutricionales. En el N.O. de Patagonia, donde se proponen las tecnologías silvopastoriles estudiadas, el clima es templado con marcado déficit hídrico durante el periodo de crecimiento. Por esta razón, es una región con posibilidades para el desarrollo de sistemas mixtos de producción.

Los antecedentes previos al presente trabajo de tesis indicaban a *Festuca pallescens* como una especie promisoriosa del pastizal natural patagónico para el desarrollo de sistemas silvopastoriles en el ecotono estepa-bosque con plantaciones ralas de *Pinus ponderosa* (Fernández 2003). Esta gramínea de buena aptitud forrajera ocupa sitios con balances hídricos favorables y mostró aclimatarse a los bajos niveles de radiación provocados por la cobertura arbórea de mejor manera que otras especies más adaptadas al estrés hídrico como *Pappostipa speciosa* ex *Stipa speciosa* (Fernández 2003). La aclimatación se produce a partir de modificaciones a nivel de hoja y planta entera que le permiten minimizar la competencia por radiación aumentando la superficie fotosintética (Fernández et al. 2004). Asimismo, los antecedentes indicaban que la presencia de los árboles afectaba positivamente el estado hídrico de las plantas de *F. pallescens* bajo cobertura principalmente por la disminución de la demanda atmosférica (Fernández et al. 2006a). A diferencia del mencionado estudio, que en general no encontró diferencias en el contenido de agua en suelo superficial entre tratamientos con y sin cobertura arbórea, el presente trabajo sí detectó patrones diferenciales de acuerdo a las condiciones pluviométricas de la temporada analizada. Así, se observaron potenciales efecto netos de competencia por agua en suelo en el horizonte superficial entre los árboles y los pastos en temporadas secas (estimados por una menor disponibilidad de agua bajo dosel arbóreo) y un potencial efecto facilitador de

coberturas arbóreas superiores al 50% en temporadas húmedas con precipitaciones por sobre el promedio histórico (Cap.2). El balance entre la disminución de la demanda atmosférica y el contenido de agua en suelo determinó un efecto neutro de la cobertura arbórea sobre el estado hídrico de *F. palleescens* en temporadas secas y un efecto positivo (facilitación) en temporadas húmedas (Cap. 3). Se pudieron probar además, efectos positivos sobre la temperatura del aire en invierno, atemperando las marcas mínimas y en verano, por disminución de las máximas (Cap. 2). Los resultados generados permiten probar que los potenciales efectos positivos de los árboles sobre los pastos por agua, un recurso de crecimiento crítico en Patagonia, se logran bajo niveles elevados de competencia por radiación impidiendo que se reflejen plenamente sobre el crecimiento de las plantas bajo cobertura arbórea.

La preponderancia de la facilitación por sobre la competencia en temporadas húmedas y no en secas permite discutir y aportar evidencia en contra de la hipótesis ampliamente aceptada que postula que la facilitación va a ser más marcada en sitios con estrés ambiental, y dentro de ellos, en los años más secos (Bertness y Callaway 1994, Callaway y Walker 1997, Holmgren et al. 1997). En este sentido, el estado hídrico (Cap. 3) y los patrones de crecimiento medidos en *F. palleescens* (Cap. 2) son contrarios a lo propuesto por estos autores. En la temporada más húmeda 2005-06, las plantas bajo cobertura arbórea superior al 50% presentaron mejor estado hídrico que las plantas del testigo a pleno sol. En la temporada seca 2004-05, el estado hídrico de las plantas bajo cobertura no presentó diferencias con las plantas del pastizal a cielo abierto. El crecimiento relativo acumulado a lo largo de la temporada de crecimiento (generación de área foliar), medida que sintetiza el efecto neto de las interacciones de facilitación y competencia (Pugnaire y Luque 2001), fue afectado negativamente por coberturas arbóreas superiores al 50% en la temporada seca y presentó un efecto neutro en las temporadas húmedas. Estos resultados concuerdan con lo propuesto por Ong y Leakey (1999) que indican que los sistemas agroforestales se comportan de manera diferente a las sabanas o arbustales naturales de donde surgieron los postulados de aumento de la facilitación en sitios con marcado estrés abiótico. 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 relación al follaje. De esta manera, la cantidad de agua ahorrada es mayor que el agua perdida a través de la transpiración de los árboles. En los sistemas agroforestales en general, y en particular en el sistema silvopastoril propuesto en este estudio, el número de árboles por unidad de superficie al igual que la proporción de follaje, son superiores respecto a las sabanas naturales. Por ello, cualquier beneficio de los mismos sobre el microclima es contrarrestado por la reducción en la disponibilidad de agua debida a pérdidas por interceptación de las precipitaciones y/o la transpiración de los mismos árboles.

## **6.2 Efecto interactivo de la cobertura y la defoliación**

Probados los efectos positivos y negativos producidos por la cobertura arbórea sobre las plantas del estrato herbáceo, la hipótesis sugería que las plantas defoliadas podían aprovechar de mejor manera respecto a las plantas sin defoliación los efectos positivos y evitar los negativos. Este supuesto se sustentaba en algunos antecedentes que indicaban que la defoliación promovía, a partir de la disminución de la superficie transpirante y la no afectación del sistema radical, un mejor estado hídrico de las plantas defoliadas respecto a las plantas sin defoliación (Leriche et al. 2001, Ferraro y

Oeterheld 2002). Así, las plantas defoliadas bajo cobertura arbórea, por encontrarse mejor hídricamente, podrían aprovechar de mejor manera la escasa radiación que alcanza el sotobosque (Valladares 2001) y crecer más que las plantas sin defoliación. Sin embargo, estos supuestos estaban en contra de lo sugerido por el “modelo del recurso limitante” propuesto por Wise y Abrahamson (2005). Este modelo plantea considerar el recurso de crecimiento que limita en cada ambiente (recurso focal) y el efecto de la defoliación sobre la captación de ese recurso. Siguiendo este modelo, bajo cobertura arbórea el recurso limitante sería la radiación y la defoliación, al eliminar área foliar, disminuiría la captación del recurso focal. No obstante, debido a las condiciones ambientales propias del N.O. de Patagonia, con marcado estrés hídrico durante el verano y al efecto potencial de facilitación producido por la cobertura arbórea, cabía la posibilidad de considerar al agua como recurso focal y en este caso la defoliación no tendría efecto directo sobre la captación de agua (Wise y Abrahamson 2007). Siguiendo con este razonamiento, el cumplimiento de la hipótesis planteada dependería del peso relativo de cada uno de estos recursos focales.

Los resultados obtenidos a partir del sistema biológico estudiado indican efectos positivos de los árboles sobre el estrato herbáceo y aportan evidencia para la confirmación de la hipótesis planteada, al menos dentro de determinados rangos de condiciones climáticas de la temporada de crecimiento, nivel de cobertura arbórea, frecuencia de defoliación, y la variable de respuesta considerada. Así, las plantas defoliadas con baja frecuencia bajo cobertura arbórea del 40-50% presentaron crecimiento relativo aéreo acumulado (variable referida al área foliar) y tasa de crecimiento relativo aéreo (variable referida a la biomasa) igual o superior a las plantas defoliadas a pleno sol. Sin embargo, aumentos de cobertura arbórea a niveles próximos al 80%, provocaron una reducción en la producción de materia seca aérea y en la tasa de crecimiento relativo de plantas defoliadas bajo cobertura respecto a las de pleno sol (Cap. 2). La escasez de radiación en este nivel de cobertura arbórea comprometería la ganancia de carbono y la generación de reservas suficientes para promocionar el inmediato rebrote post-defoliación esencial en el proceso de recuperación del área foliar perdida (Schnyder y De Visser 1999, Leriche et al. 2001). Las plantas sin defoliación bajo cobertura arbórea mostraron menor crecimiento relativo acumulado en área foliar, igual tasa de crecimiento relativo en biomasa, y menor o igual producción de materia seca que las plantas sin defoliación a pleno sol. Es decir, bajo cobertura arbórea el resultado neto de las interacciones de competencia y facilitación para las plantas sin defoliación fue neutro o negativo, mientras que en base al crecimiento relativo acumulado, las plantas defoliadas con baja frecuencia presentaron un resultado neto de las interacciones neutro o positivo. Asimismo, el crecimiento relativo acumulado en área foliar de las plantas defoliadas bajo cobertura arbórea fue superior al de las plantas sin defoliación. Considerando esta variable de respuesta, los resultados obtenidos ante defoliaciones de baja frecuencia estarían apoyando la hipótesis planteada; la defoliación logró incrementar los efectos positivos y/o disminuir los efectos negativos producidos por el estrato arbóreo. Sin embargo, si se contempla la tasa de crecimiento relativo en biomasa o la producción de biomasa aérea (en valor absoluto) como variables, se debería rechazar la hipótesis; los cambios morfofisiológicos producidos por la defoliación no fueron suficientes para que predominen los efectos positivos por sobre los negativos producidos por el dosel arbóreo sobre el crecimiento de *F. pallescens*. Además, algunos resultados encontrados comparando el estado hídrico de plantas con y sin defoliación sugieren que el sistema radical de *F. pallescens* fue negativamente afectado por la defoliación. Si se probara este efecto negativo de la defoliación sobre la

producción y/o crecimiento de la biomasa subterránea la hipótesis seguramente debería ser rechazada.

El enfoque desde las interacciones ecológicas aplicado a la respuesta a la defoliación, caracterizado por evaluar los efectos positivos y negativos generados sobre los recursos y factores de crecimiento (agua, temperatura y luz) entre los componentes de un sistema constituyen un avance en el conocimiento. La mayoría de los estudios previos en este campo están basados en trabajos donde se evalúa el efecto puntual de un recurso sobre la respuesta a la defoliación. Los resultados alcanzados en el presente trabajo de tesis indican un cambio en el recurso focal al considerar el crecimiento post-defoliación bajo cobertura arbórea. Contrariamente a lo esperado aplicando el “modelo del recurso limitante” (Wise y Abrahamson 2005), la luz no sería exclusivamente el recurso focal. En ambientes con climas mediterráneos o semiáridos el efecto amortiguador de la cobertura arbórea sobre el marcado estrés abiótico durante la temporada de crecimiento demostró ser relevante. De esta manera, corresponde considerar también al agua y la temperatura como recursos focales. La respuesta final dependerá de la frecuencia de defoliación aplicada y del efecto interactivo del nivel de cobertura del estrato arbóreo y las características ambientales de la temporada de crecimiento que definen la disponibilidad de los recursos y factores de crecimiento.

### **6.3 Avances en el conocimiento ecofisiológico de *F. pallescens***

El presente estudio significa un avance en el conocimiento y la modelización del comportamiento fotosintético de la principal especie forrajera del Distrito Subandino de la provincia Fitogeográfica Patagónica. Esta unidad fisonómica-florística recorre más de 1500 km en una delgada franja de medio grado de longitud entre el norte de la provincia de Neuquén y el sur de la provincia de Santa Cruz (León et al. 1998). Se avanzó particularmente respecto al efecto de la temperatura, el estrés hídrico y un amplio rango de ambientes lumínicos sobre la tasa de fotosíntesis. Estudios anteriores (Fernández et al. 2006b) no encontraron respuesta de la tasa de fotosíntesis frente a ambientes con bajos niveles de irradiancia propios de zonas boscosas o sistemas silvopastoriles. Los resultados obtenidos en el presente trabajo de tesis, por el contrario, indican cierta plasticidad fisiológica y anatómica a bajos niveles de irradiancia. Las hojas de *F. pallescens* de los tratamientos forestados presentaron disminución de la tasa de fotosíntesis a saturación, aumento del rendimiento cuántico aparente, disminución de la tasa de respiración y cambios en la densidad estomática, características propias de hojas de sombra (Lambers et al. 1998). Esta información, junto a los ajustes morfológicos a nivel de hoja y planta entera que maximizan la captación de radiación (Fernández et al. 2004) refuerzan la idea de que es viable el desarrollo e implementación de sistemas silvopastoriles basados en esta gramínea. Sin embargo, la determinación de los máximos niveles de cobertura arbórea compatibles con el desarrollo de *F. pallescens* debe tomar en cuenta también los resultados relacionados con la respuesta a la defoliación bajo cobertura (Cap. 2 y 3).

Los resultados que se desprenden del presente trabajo de tesis señalan que la defoliación en sí misma no tendría efecto sobre la tasa de fotosíntesis neta a saturación en *F. pallescens*. Sin embargo, en términos relativos y contemplando los días de rebrote post-defoliación, las hojas de las plantas defoliadas alcanzaron tasas de fotosíntesis neta superiores a las plantas sin defoliación evidenciando lo que se conoce como fotosíntesis

compensatoria (Nowak y Caldwell 1984). La compensación se desarrolló luego de varios días de ocurrida la defoliación y fue afectada negativamente por el ambiente lumínico bajo cobertura arbórea. Las diferencias porcentuales de compensación entre las hojas a pleno sol y las hojas bajo cobertura arbórea, indicarían que en *F. pallescens* al menos en parte, el proceso fue luz dependiente y no mediado exclusivamente por cambios hormonales y/o en la relación fuente-destino. Los antecedentes bibliográficos en este sentido son prácticamente inexistentes motivo por el cual no fue posible tener mayores certezas al respecto. Debido seguramente a que las grandes superficies de pastoreo son a cielo abierto, el efecto del ambiente lumínico sobre la respuesta post-defoliación no se ha estudiado en detalle.

#### **6.4 Implicancias para el manejo de los sistemas silvopastoriles en la Patagonia Andina**

El desarrollo de sistemas silvopastoriles como los propuestos en esta tesis forma parte de las innovaciones tecnológicas plausibles de ser aplicadas para lograr la complementación de la actividad ganadera y forestal en la Patagonia Andina. En términos biológico-productivos, los sistemas silvopastoriles conformados por *Pinus ponderosa* y *Festuca pallescens* serían viables evitando superar el 50% de cobertura arbórea mediante un correcto manejo silvícola. Esto implica la utilización -al menos preferentemente- de árboles seleccionados (para poder disminuir el número inicial de plantas), podas frecuentes y raleos sucesivos. Estas prácticas tendientes al mantenimiento de condiciones lumínicas e hídricas adecuadas para las plantas del sotobosque, son conducentes a su vez a la producción de madera de calidad para usos sólidos. El menor número de árboles por unidad de superficie y su poda frecuente permiten la concentración del crecimiento en pocos árboles con una parte importante del fuste libre de nudos. Bajo este esquema de manejo, si bien la producción maderera es menor (en volumen  $\text{ha}^{-1}$ ) que en sistemas forestales puros, es de esperar que la madera producida sea de mayor calidad. Por supuesto, al componente maderero se le suma los aportes anuales de la producción ganadera asociada. Otro aspecto importante a destacar como ventaja de este tipo de manejo forestal es su mayor resistencia a ataques de plagas debido a que, al crecer con baja competencia intraespecífica, los árboles pueden atravesar los períodos secos con menores niveles de estrés hídrico (Fernández et al. 2012, Gyenge et al. 2012). Asimismo, las mismas condiciones determinan un uso más eficiente del agua, de la radiación y del nitrógeno (Fernández y Gyenge 2009, Gyenge y Fernández 2012, Fernández y Gyenge 2012), lo que significa que la producción de un metro cúbico de madera en sistemas silvopastoriles es más económica en términos de recursos ambientales que su producción en sistemas de alta densidad. Si bien son pocos los estudios al respecto, hasta el momento no se ha detectado que las mayores tasas de crecimiento de estos árboles impliquen una disminución en la densidad de su madera (Fernández et al. 2012), factor clave de su calidad para distintos usos.

Considerando el componente de manejo ganadero y teniendo en cuenta que los resultados obtenidos surgen de experimentos manipulativos y no del pastoreo animal, la frecuencia de pastoreo debería ser baja y siempre menor a la aplicada en pastizales a cielo abierto. Los sistemas silvopastoriles exigirían manejo rotativo, posiblemente con cargas instantáneas altas, combinados con potreros de pastoreo a cielo abierto. Siendo el momento de parición de bovinos, caprinos y ovinos entre agosto y noviembre en la Patagonia Andina, sería oportuno utilizar este tipo de sistemas en esta etapa del ciclo de



producción ganadera. Los animales bajo cobertura arbórea encontrarían un sitio de mayor confort, contarían con pasto de calidad sobre todo en inviernos fríos, motivo por el cual se podría esperar un aumento en los porcentajes de parición y destete. Si luego de la parición los animales se destinaran a pastoreo a campo abierto se estaría cumpliendo con la necesidad de baja frecuencia de defoliación asegurando la recuperación del pastizal bajo cobertura arbórea.

## 6.5 Futuras líneas de investigación

Los resultados de esta tesis han permitido alcanzar un nivel de conocimiento adecuado para poder desarrollar las primeras recomendaciones para la instalación y manejo de sistemas silvopastoriles en la Patagonia Andina. Sin embargo, tanto para el desarrollo del conocimiento básico de las interacciones entre especies como del conocimiento aplicado a tecnologías específicas, existen interrogantes abiertos que podrían guiar futuras investigaciones. A continuación se realiza un punteo de algunos de ellos.

- La respuesta post-defoliación, especialmente cuando la pérdida de área foliar es completa como en los tratamientos aplicados en la presente tesis, demanda a la planta la reasignación de reservas. La misma demanda exige el crecimiento bajo cobertura arbórea. Futuras líneas de investigación relacionadas con la dinámica de reservas en respuesta a la defoliación bajo cobertura arbórea permitirían mejorar el manejo de los sistemas silvopastoriles propuestos
- El análisis del estado hídrico de las plantas de *F. pallescens* arrojó indicios respecto a posibles efectos negativos de la defoliación sobre la estructura y/o funcionalidad del sistema radical. Estudios conducentes a evaluar la dinámica de raíces asociada a la respuesta interactiva de la cobertura arbórea y la defoliación serían de mucha utilidad para el manejo de los sistemas de producción propuestos.
- Los experimentos llevados a cabo en la presente tesis evaluaron la respuesta en producción de biomasa o área foliar a nivel de planta. Estudios de la dinámica de ocupación del espacio (ecología) de *F. pallescens* bajo dosel arbóreo y de otras especies del pastizal natural en respuesta a la introducción de un nuevo componente en el sistema (el componente arbóreo) permitirían escalar los resultados encontrados a otros niveles. Se proponen líneas de investigación que evalúen la dinámica de floración-fructificación, la viabilidad de semillas o las tasas de reclutamiento de las especies forrajeras en interacción con el microclima generado por la cobertura arbórea.
- Los avances en el conocimiento y modelación de los procesos fisiológicos en *F. pallescens* alcanzados en el presente trabajo de tesis fueron a nivel de hoja. Escalar la información a nivel de planta entera es clave para el desarrollo de modelos de producción basados en procesos.
- La respuesta de *F. pallescens* al efecto interactivo de la cobertura y la defoliación se evaluó en esta tesis mediante el corte manual de la biomasa aérea de las plantas. Son imprescindibles para asegurar la viabilidad biológica de estos sistemas, estudios que consideren la interacción planta-animal. No sólo por el efecto del pastoreo que seguramente será distinto al aplicado, sino también por la interacción con el componente arbóreo. En este sentido, a partir del año 2007 se han implementado algunas líneas de investigación estudiando la interacción planta-animal trabajando en

sistema silvopastoriles conformados por *Pinus ponderosa* y cabras criollas en zonas de veranada de la ganadería transhumante en el norte neuquino (Caballé et al. 2009, 2011, 2012).

- Dentro de la línea de investigación de la interacción planta-animal sería oportuno estudiar el efecto sobre el bienestar animal del microclima generado por la cobertura arbórea, particularmente teniendo en cuenta la rigurosidad climática de la Patagonia Andina.
- Esta tesis se centró en la evaluación de una especie nativa con valor forrajero, de la que existían antecedentes acerca de su buen desempeño bajo sombra. Sin embargo, debería explorarse la posibilidad de enriquecer los pastizales con otras especies forrajeras nativas y/o exóticas de mayor valor forrajero que *F. pallescens*. Las experiencias de siembra con pasturas en la estepa patagónica, fuera de mallines, en general han sido poco promisorias. Sin embargo, la generación de nuevos micrositios por parte de los árboles podría ampliar la disponibilidad de sitios aptos para el establecimiento de plántulas.
- El uso de los pastizales naturales se ha realizado históricamente sobre la base de los materiales genéticos existentes, sin ningún tipo de selección o mejora. La selección genética de los mejores individuos de *F. pallescens*, así como de otras especies naturales del pastizal patagónico, brinda una oportunidad inmejorable para el aumento de la productividad en combinación con tolerancia a la sequía, la defoliación y la sombra.
- Se requiere desarrollar conocimiento sobre la calidad y usos potenciales de la madera de los sistemas silvopastoriles respecto a la proveniente de forestaciones puras. Este es un cuello de botella para la adopción de la actividad forestal en general en lugares en los que la misma se encuentra en una fase incipiente de desarrollo industrial, como es el caso del N.O. de Patagonia.
- El presente estudio se llevó a cabo en rodales con diseño espacial regular, que generan determinados patrones en la distribución de los recursos y factores de crecimiento. Se requiere la evaluación de distintos diseños espaciales (regular vs. en callejones) que optimicen las interacciones ecológicas entre pastos y árboles de acuerdo a las condiciones de sitio.
- El estudio de la respuesta de pastos y árboles a la fertilización abre una perspectiva de incremento de la productividad muy interesante a explorar. En particular, se sugiere analizar las posibles interacciones negativas fertilización-sequía que han sido documentadas para algunas especies forestales. En este sentido, la adición de nitrógeno aumenta el crecimiento por aumento del área foliar, pero puede constituir una estructura penalizante en condiciones de sequía.
- El manejo del rodeo debe ajustarse a los efectos de la cobertura arbórea. Esto determina un planteo adecuado de las rotaciones.
- La adopción de estas nuevas tecnologías requiere de ejercicios de optimización que no sólo tengan en cuenta parámetros biológico-productivos, sino también la evaluación económica de distintos esquemas productivos asociados a alternativas de manejo ganadero y silvícola.

## Bibliografía

- Anten, N.P.R. y Ackerly, D.D. 2002. Canopy-level photosynthetic compensation after defoliation in a tropical understorey palm. *Functional Ecology* 15: 252-262.
- Anten, N.P.R., Martínez-Ramos, M., Ackerly, D.D. 2003. Defoliation and growth in an understory palm: quantifying the contributions of compensatory responses. *Ecology*, 84: 2905-2918.
- Archer, S. y Detling, J.K. 1986. Evaluation of potential herbivore mediation of plant water status in a North American mixed-grass prairie. *Oikos*, 47: 287-291.
- Atkin, O.A., Holly, C., Ball, M.C. 2000. Acclimation of snow gum (*Eucalyptus pauciflora*) leaf respiration to seasonal and diurnal variations in temperature: the importance of changes in the capacity and temperature sensitivity of respiration. *Plant, Cell and Environment*, 23:15-26.
- Aussenac, G. 2000. Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science*, 57: 287-301.
- Austin, A.T. y Sala, O.E. 2002. Carbon and nitrogen dynamics across a natural precipitation gradient in Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 13: 351-360.
- Azcón-Bieto, J. y Osmond, C.B. 1983. Relationship between photosynthesis and respiration. The effect of carbohydrate status on the rate of CO<sub>2</sub> production by respiration in darkened and illuminated wheat leaves. *Plant Physiology*, 71: 574-581.
- Barnes, B.B., Zak, D.R., Denton, S.R. & Spurr, S.H. 1998. *Forest Ecology*. Fourth edition. John Wiley & Sons Inc., p. 687. Nueva York.
- Benavides, R., Douglas, G.B. Osoro, K. 2009. Silvopastoralism in New Zealand: review of effects of evergreen and deciduous trees on pasture dynamics. *Agroforestry Systems* 76: 327–350.
- Berry, J. y Björkman, O. 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 31: 491-543.
- Bertiller, M. y Defossé, G.E. 1990. Grazing and plant growth interactions in a semiarid *Festuca pallescens* grassland (Patagonia). *Journal of Range Management*, 43(4): 300-303.
- Bertness, M.D. y Callaway, R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 191-193.
- Boardman, N.K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 28: 355-377.
- Bonino, N., Bonvissuto, G., Pelliza de Sbriller, A., Somlo, R. 1986. Hábitos alimentarios de los herbívoros en la zona central del área ecológica sierras y mesetas occidentales de Patagonia. *Revista Argentina de Producción Animal*, 6 (5-6): 275-287.
- 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. *International Journal of Plant Science*, 159: 1010-1017.
- Briske, D.D. 1996. Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. Pp. 37-67 en Hodgson, J. y Illius, A.W. (eds.). *The Ecology and Management of Grazed Systems*. CAB International, Wallingford, UK.
- Briske D.D. y Richards J.H. 1995. Plant response to defoliation: A physiological, morphological and demographic evaluation. Pp. 635-710 en Bedunah, D.J. y

- Sosebee, R.E. (eds.). *Wildland Plants: Physiological Ecology and Developmental Morphology*. Society for Range Management, Denver, Colorado, USA.
- Brouwer, R. 1962. Nutritive influences on the distribution of dry matter in the plant. *Netherlands Journal of Agricultural Sciences*, 10: 361-376.
- Bunce, J.A. 2000. Acclimation of photosynthesis to temperature in eight cool and warm climate herbaceous C3 species: temperature dependence of parameters of a biochemical photosynthesis model. *Photosynthesis Research*, 63: 59-67.
- Busso, C.A, Mueller, R.J., Richards, J.H. 1989. Effects of drought and defoliation on bud viability in two caespitose grasses. *Annals of Botany*, 63: 477-485.
- Busso, C.A. y Richards, J.H. 1990. Nonstructural carbohydrates and spring regrowth of two cool-season grasses: interaction of drought and clipping. *Journal of Range Management*, 43(4): 336-343.
- Bustos, C. 2010. Estadística climática de la EEA Bariloche. Periodo 1986-2009. Comunicación técnica N° 28. Área Recursos Naturales, INTA EEA Bariloche. 30 pp.
- Caballé, G., Dezzotti, A., Sbrancia, R., Stecher, G., Reising, C., Bonvissuto, G., Fernández, M.E., Gyenge, J., Schlichter, T. 2009. Estudio de caso: Interacción entre el pastizal natural, la plantación de pino y el ganado caprino en el sistema silvopastoril experimental de Mallín Verde (Neuquén). Pp. 1-7 *Actas Primer Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles*, Posadas, Misiones.
- Caballé, G., Reising, C., Cohen, L. 2011. Valor nutritivo y disponibilidad de materia seca de pino ponderosa en sistemas silvopastoriles. Pp. 1-10, *Actas I Congreso Internacional Agroforestal Patagónico*, Coyhaique, Chile.
- Caballé, G., Borrelli, L., Ávila, M., Castañeda, S., Inostroza, L., Muñoz, O., Reising, C. 2012. Interacción planta-animal: la cabra criolla y su preferencia por el pino ponderosa. Pp. 305-310 en *Actas 2do Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles*, Santiago del Estero.
- Caldwell, M.M., Richards, J.H., Johnson, D.A., Nowak, R.S., Dzurec, R.S. 1981. Coping with herbivory: photosynthetic capacity and resource allocation in two semiarid *Agropyron* bunchgrasses. *Oecologia*, 50: 14-24.
- Callaway, R.M. y Walker, L.R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78: 1958-1965.
- Cannell, M.G.R. y Thornley, J.H.M. 1998. Temperature and CO<sub>2</sub> responses of leaf and canopy photosynthesis: a clarification using non-rectangular hyperbola model of photosynthesis. *Annals of Botany*, 82: 883-892.
- Charles-Edwards, D.A., Charles-Edwards, J., Cooper, J.P. 1971. The influence of temperature on photosynthesis and transpiration in ten temperate grass varieties grown in four different environments. *Journal of Experimental Botany*, 22(72): 650-662.
- Charles-Edwards, D.A., Charles-Edwards, J., Sant, F.I. 1974. Leaf photosynthesis activity in six temperate grass varieties grown in contrasting light and temperature environments. *Journal of Experimental Botany*, 25: 715-724.
- Chaves, M.M. 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany*, 42: 1-16.
- Chaves, M.M., Pereira, S., Maroco, J., Rodrigues, M.L., Ricardo, C.P.P., Osório, M.L., Carvalho, I., Faria, T., Pinheiro, C. 2002. How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. *Annals of Botany*, 89(7): 907-916.
- Chazdon, R.L. y Pearcy, R.W. 1991. The importance of sunflecks for forest understory plants. *BioScience*, 41(11): 760-766.

- Cornic, G. 2000. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture not by affecting ATP synthesis. *Trends in Plant Sciences*, 5: 187-188.
- Cornic, G. y Massacci, A. 1996. Leaf photosynthesis under drought stress. Pp. 347-366 en Baker, N.R. (ed). *Photosynthesis and the Environment*. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht.
- Coughenour, M.B., Detling, J.K., Bamberg, I.E., Mugambi, M.M. 1990. Production and nitrogen responses of the African dwarf shrub *Indigofera spinosa* to defoliation and water limitation. *Oecologia*, 83: 546-552.
- Crawley, M.J. 1983. *Herbivory, the dynamics of animal-plant interactions*. University of California Press, Berkeley, USA.
- Criddle, R.S., Hopkin, M.S., McArthur, E.D., Hansen, L.D. 1994. Plant distribution and the temperature coefficient of metabolism. *Plant, Cell and Environment*, 17: 233-243.
- D'Ambrogio de Argüeso, A. 1986. *Técnica de Metcalfe. Manual de técnicas en histología vegetal*. Editorial Hemisferio Sur S.A, Buenos Aires, Argentina.
- Danklmaier, C. 2004. Análisis de los factores socioculturales que influyen la performance de los programas de promoción forestal en Chubut, Argentina. *Proyectos Federales de Innovación Productiva PFIP 2004-1. Modelos de desarrollo forestal para la diversificación de los sistemas agrarios del Noroeste del Chubut. Diagnóstico social*. 37 pp.
- Dawson, L.A., Grayston, S., Paterson, E. 2000. Effects of grazing on the roots and rhizosphere of grasses. Pp. 61-84 en Lemaire, G., Hodgson, J., de Moraes, A., Nabinger, C., and de F. Carvalho C.F. (eds). *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*. CAB International, New York, USA.
- Devkota, N.R., Kemp, P.D., Valentine, I., Hodgson, J. 2000. Shade tolerance of pasture species in relation to deciduous tree, temperate silvopastoral systems. *Proceedings Agronomy Society of New Zealand*, 30: 101-107.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M., Robledo, C.W. 2008. *InfoStat, versión 2008*, Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Downton, W.J.S, Berry, J.A., Seemann, J.R. 1984. Tolerance of photosynthesis to high temperature in desert plants. *Plant Physiology*, 74: 786-790.
- Draper, N.R. y Smith, H. 1998. *Applied regression analysis*, 3rd edn. Wiley, New York, USA.
- Duek, J.J. 1979. *La teoría de sistemas generales y su aplicación para resolver problemas ambientales*. CIDIAT. Mérida, Venezuela. 82 pp.
- Evans, J. R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia*, 78: 9-19.
- Evans, J.R. 1996. Developmental constraints on photosynthesis: Effects of light and nutrition. Pp. 281-304 en Baker N.R. (ed.). *Photosynthesis and the environment*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Evans, J.R. y 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.
- Falk, S., Maxwell, D.P., Laudenbach, D.E., Huner, N.P.A. 1996. Photosynthetic adjustment to temperature. Pp. 367-385 en Baker, N.R. (ed) *Photosynthesis and the environment*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Farquhar, G.D., von Caemmerer, S., Berry, J. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C3 species. *Planta*, 149(1): 78-90.



- Farquhar, G.D. y Sharkey, D. T. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33: 317-345.
- Farquhar, G.D. y von Caemmerer, S. 1982. Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. Pp. 459-487 en Lange, L.O., Nobel, P.S., Osmond C. B. y Ziegler, H. (eds.). *Encyclopedia of Plant Physiology*. Springer-Verlag, Heidelberg, Germany.
- Fernández, M.E. 2003. Influencia del componente arbóreo sobre aspectos fisiológicos determinantes de la productividad herbácea en sistemas silvopastoriles de la Patagonia Argentina. Tesis doctoral, Universidad Nacional del Comahue. 240 pp.
- Fernández, M.E., Gyenge, J., Dalla Salda, G., Schlichter, T. 2002. Silvopastoral systems in northwestern Patagonia. I: growth and photosynthesis of *Stipa speciosa* under different levels of *Pinus ponderosa* cover. *Agroforestry Systems*, 55(1): 27-35.
- Fernández, M.E., Gyenge, J.E., Schlichter, T. 2004. Shade acclimation in the forage grass *Festuca pallescens*: biomass allocation and foliage orientation. *Agroforestry Systems*, 60(2): 159-166.
- Fernández, M.E., Gyenge, J.E., Schlichter, T. 2006a. Growth of *Festuca pallescens* in silvopastoral systems in Patagonia, Part 1: positive balance between competition and facilitation. *Agroforestry Systems*, 66: 259-269.
- Fernández, M.E., Gyenge, J.E., Schlichter, T. 2006b. Growth of *Festuca pallescens* in silvopastoral systems in Patagonia, Part 2: parameterization of models of stomatal conductance and leaf photosynthesis. *Agroforestry Systems*, 66: 271-280.
- Fernández, M.E., Gyenge, J., Schlichter, T. 2007. Balance of competitive and facilitative effects of exotic trees on a native Patagonian grass. *Plant Ecology*, 188: 67-76.
- Fernández, M.E., Gyenge, J.E., Licata, J., Schlichter, T., Bond, B.J. 2008. Belowground interactions for water between trees and grasses in a temperate semiarid agroforestry system. *Agroforestry Systems*, 72(2): 185-197.
- Fernández, M.E. y Gyenge, J.E. 2009. Testing Binkley's hypothesis about the interaction of individual tree water use efficiency and growth efficiency with dominance patterns in open and close canopy stands. *Forest Ecology and Management*, 257: 1859-1865.
- Fernández, M.E. y Gyenge, J.E. 2012. Análisis del paradigma de los cambios en la eficiencia en el uso de los recursos en relación al cierre de la canopia y la calidad de sitio. 2.- Patrones a nivel individual. Poster y resúmenes de la XXIX Reunión Argentina de Fisiología Vegetal. Mar del Plata, 17 al 20 de septiembre de 2012.
- Fernández, M.E., Gyenge, J.E., de Urquiza, M.M., Varela, S. 2012. Adaptability to climate change in forestry species: drought effects on growth and wood anatomy of *ponderosa* pines growing at different competition levels. *Forest Systems*, 21: 162-173.
- Ferraro, D.O. y Oesterheld, M. 2002. Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos*, 98: 125-133.
- Ferrer, J.A., Irisarri, J.A., Mendia, J.M. 1990. Estudio regional de suelos de la provincia del Neuquén. Inédito. Volumen 5. Tomo I. Consejo Federal de Inversiones. Buenos Aires, Argentina. 244p.
- Field, C. 1983. Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: Leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia*, 56: 341-347.
- Flexas, J. y Medrano, H. 2002. Drought-Inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitation revisited. *Annals of Botany*, 89: 183-189.

- Flexas, J., Bota, J., Escalona, J. M., Sampol, B., Medrano, H. 2002a. Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions: an evaluation of stomatal and mesophyll limitations. *Functional Plant Biology*, 29: 461-471.
- Flexas, J., Escalona, J. M., Evain, S., Gulías, J., Moya, I., Osmond, C. B., Medrano H. 2002b. Steady-state chlorophyll fluorescence (Fs) measurements as a tool to follow variations of net CO<sub>2</sub> assimilation and stomatal conductance during water-stress in C3 plants. *Physiologia Plantarum*, 114: 231-240.
- Flexas, J., Galmes, J., Ribas-Carbo, M., Medrano H. 2005. The effects of drought in plant respiration. Pp. 85-94 en Lambers, H. y Ribas-Carbo, M. (eds.) *Advances in Photosynthesis and Respiration*, Vol.18, Plant Respiration: from Cell to Ecosystem. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Germany.
- Frazer, G.W., Canham, C.D., Lertzman, K.P. 1999. Claro Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and claro light transmission indices from true-color fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York, USA.
- García-Barrios, L. y Ong, C.K. 2004. Ecological interactions, management lesson and design tools in tropical agroforestry systems. *Agroforestry Systems*, 61: 221-236.
- Garnier, E. y Roy, J. 1988. Modular and demographic analysis of plant leaf area in sward and woodland populations of *Dactylis glomerata* and *Bromus erectus*. *Journal of Ecology*, 76: 729-743.
- Gifford, R.M. y Marshall, C. 1973. Photosynthesis and assimilate distribution in *Lolium multiflorum* Lam. following differential tiller defoliation. *Australian Journal of Biological Science*, 26: 517-526.
- Givnish, T.J. 1988. Adaptation to sun and shade: A whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, 15: 63-92.
- Gordon A. M., Newman S. M. and Williams P. A. 1997. Temperate Agroforestry: An Overview. Pp. 1-8 en Gordon M.A. y Newman S.M. (eds). *Temperate Agroforestry Systems*. CAB Internacional, New York, USA.
- Gyenge, J.E., Fernández, M.E., Dalla Salda, G. Schlichter, T. 2002. Silvopastoral systems in NW Patagonia: II. Water balance and water relations in a stand of *Pinus ponderosa* and native grassland. *Agroforestry Systems*, 55: 47-55.
- Gyenge, J.E., Fernández, M.E. and Schlichter T. 2003. Water relations of *ponderosa* pines in Patagonia Argentina: implications on local water resources and individual growth. *Trees: Structure and Functions*, 17(5):417-423.
- Gyenge, J.E., Fernández, M.E., Varela, S. 2012. Short and long-term responses to seasonal drought in *ponderosa* pines growing at different plantation densities in Patagonia, South America. *Trees Structure and Function*, en prensa. (DOI 10.1007/s00468-012-0759-7).
- Gyenge, J.E. y Fernández, M.E. 2012. Análisis del paradigma de los cambios en la eficiencia en el uso de los recursos en relación al cierre de la canopia y la calidad de sitio. 1.- Patrones a nivel de rodal. Poster y resúmenes de la XXIX Reunión Argentina de Fisiología Vegetal. Mar del Plata, 17 al 20 de septiembre de 2012.
- Harper, J.L. 1990. *Population biology of plants*. Academic Press, London, UK.
- Hawkes, C.V. y Sullivan J.J. 2001. The impact of herbivory on plants in different resource conditions: A meta-analysis. *Ecology*, 82 (7): 2045-2058.
- Hay, R.K.M. y Walker, A.J. 1989. *An introduction to the physiology of crop yield*. Longman Scientific and Technical, New York.



- 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.
- Herrero, M., Thornton, P.K., Notenbaert, A.M., Wood, S., Msangi, S., Freeman, H.A., Bossio, D., Dixon, J., Peters, M., Van de Steeg, J., Lynam, J., Parthasarathy Rao, P., Macmillan, S., Gerard, B., McDermott, J., Seré, C., Rosegrant, M. 2010. Smart Investments in Sustainable Food Production: Revisiting Mixed Crop-Livestock Systems. *Science*, 327: 822- 825.
- Hikosaka, K. y Terashima, I. 1996. Nitrogen partitioning among photosynthetic components and its consequence in sun and shade plants. *Functional Ecology*, 10(3): 335-343.
- Hikosaka, K., Ishikawa, K., Borjigidai, A., Muller, O., Onoda, Y. 2006. Temperature acclimation of photosynthesis: mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate. *Journal of Experimental Botany*, 57: 291-302.
- Hilbert, D., Swift, D.M., Detling, J.K., Dyer, M.I. 1981. Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia*, 51(1):14-18.
- Hodgkinson, K.C., Smith, N.G., Miles, G.E. 1972. The photosynthetic capacity of stubble leaves and their contribution to growth of the lucerne plant after low level cutting. *Australian Journal of Agricultural Research*, 23: 225-238.
- Hoffmann, W.A. y Poorter, H. 2002. Avoiding bias in calculations of Relative Growth Rate. *Annals of Botany*, 80: 37-42.
- Holmes, M.G. 1981. Spectral distribution of radiation within plant canopies. Pp. 147-158 en Smith H. (ed). *Plants and the daylight spectrum*. London, Academic Press, UK.
- Holmgren, M., Scheffer, M., Huston, M. A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, 78(7): 1966-1975.
- Huber, A.W. y Oyarzun, C.E. 1990. Variaciones anuales en precipitación, escurrimiento e intercepción en un bosque adulto de *Pinus radiata*. *Turrialba*, 40(4): 503-508.
- IBIN. 2009. Inventario de Bosque Implantado de Neuquén. Responsable Técnico: Héctor Gonda. Consejo Federal de Inversiones y Ministerio de Desarrollo Territorial de Neuquén. 65 pp.
- IPCC. 2007. Summary for Policy Makers. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Parry ML, Canziani OF, Palutikof JP, van der Linden PJ y Hanson CE (eds). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Irisarri, J.A. y Mendía, J.M. 1991. Reconocimiento de suelos y evaluación de la aptitud forestal de la región precordillerana de la provincia de Río Negro. Consejo Federal de Inversiones, Argentina. 61 pp.
- Jobbágy, E.G. y Sala, O.E. 2000. Controls of grass and shrub aboveground production in the patagonian steppe. *Ecological Applications*, 10(2): 541-549.
- Joffre, R. y Rambal, S. 1988. Soil water improvement by trees in the rangelands of southern Spain. *Oecologia Plantarum*, 9: 405-422.
- Johnson, I.R., Riha, S.J., Wilks, D.S. 1996. Modelling daily net canopy photosynthesis and its adaptation to irradiance and atmospheric CO<sub>2</sub> concentration. *Agricultural Systems*, 50(1): 1-35.
- Jones, M.B., Leafé, E.L., Stiles, W. 1980. Water stress in field-grown perennial ryegrass. I. Its effect on leaf water status, stomatal resistance and leaf morphology. *Annals of Applied Botany*, 96: 103-110.

- Jones, J.W., Barfield, C.S., Boote, K.J., Smerage, G.H., Mangold, J. 1982. Photosynthetic recovery of peanuts to defoliation at various growth stages. *Crop Science*, 22: 741-746.
- Jose, S., Gillespie, A.R., Seifert, J.R., Biehle D.J. 2000. Defining competition vectors in a temperate alley cropping system in the mid-western USA. II. Competition for water. *Agroforestry Systems*, 48:41-59.
- Kajimoto, T. 1990. Photosynthesis and respiration of *Pinus pumila* needles in relation to needle age and season. *Ecological Research*, 5: 333-340.
- Kho, R.M. 2000. A general tree-environment-crop interaction equation for predictive understanding in agrforestry systems. *Agriculture Ecosystem Environment*, 80: 87-100.
- Laclau, P. 1997. Los ecosistemas forestales y el hombre en el sur de Chile y Argentina. *Boletín Técnico N° 37*. Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Laclau, P., Pozo, L.M., Huerta, G., Andenmatten, E., Letourneau, F. 2002. Rentabilidad de las forestaciones con pino ponderosa (*Pinus ponderosa* (Dougl.) Laws) en el noroeste de la Patagonia, Argentina. *Revista Bosques*, 23(1): 21-36.
- Laclau, P. y Andenmatten, E. 2005. Noroeste de la Patagonia: La calidad de sitio y el negocio forestal. Pp. 230-233 IDIA XXI, Forestales. Ediciones INTA, Buenos Aires, Argentina.
- Lambers, H., Chapin III, F.S., Pons, T.L. 1998. Chapter 2: photosynthesis, respiration and long-distance transport. Pp. 10-153 en Lambers, H., Chapin III, F.S. y Pons, T.L. (eds.). *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag, New York, USA.
- Lambers, H., Robinson, S.A., Ribas-Carbo, M. 2005. Regulation of respiration in vivo. Pp. 1-15 en Lambers, H. y Ribas-Carbo, M. (eds.) *Advances in Photosynthesis and Respiration*, Vol.18, *Plant Respiration: from Cell to Ecosystem*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Germany.
- Lantschner, M.V., Rusch, V., Peyrou, C. 2008. Bird assemblages in pine plantations replacing native ecosystems in NW Patagonia. *Biodiversity and Conservation*, 17: 969-989.
- Larcher, W. 2003. *Physiological Plant Ecology*, 4th ed. Springer, Berlin, Germany.
- Lawlor, D.W. 2002. Limitations to photosynthesis in water stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Annals of Botany*, 89: 871-885.
- Le Roux, X. y Bariac, T. 1998. Seasonal variations in soil, grass and shrub water status in a West African humid savanna. *Oecologia*, 113: 456-466.
- Lefroy, E.C., Hobbs, R.J., O'Connor, M.H., Pate, J.S. 1999. *Agriculture as a mimic of natural ecosystems*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Germany.
- Lentz, K.A. y Cipollini, D.F. 1998. Effect of light and simulated herbivory on growth of endangered northeastern bulrush, *Scirpus ancistrochaetus* Schuyler. *Plant Ecology*, 139: 125-131.
- León, R.J.C. y Aguiar, M.R. 1985. Deterioro por uso pastoril en estepa herbácea patagónica. *Phytocoenología*, 13: 181-196.
- León, R.J.C., Bran, D., Collantes, M., Paruelo, J.M., Soriano, A. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral*, 8: 125-144.
- Leriche, H., Le Roux, X., Gignoux, J., Tuzet, A., Fritz, H., Abbadie, L., Loreau, M. 2001. Witch functional processes control the short-term effect of grazing on net primary production in grassland?. *Oecologia*, 129: 114-124.
- Leverenz, J.W. y Öquist, G. 1987. Quantum yields of photosynthesis at temperatures between -2°C and 35°C in a cold-tolerant C3 plant (*Pinus sylvestris*) during the course of one year. *Plant, Cell and Environment*, 10(4): 287-295.

- Licata, J.A., Gyenge, J.E., Fernández, M.E., Schlichter, T., Bond, B.J. 2008. Increased water use by ponderosa pine plantations in northwestern Patagonia, Argentina compared with native forest vegetation. *Forest Ecology and Management*, 255: 753-764.
- Loguercio, G.A. y Deccechis, F. 2006. Forestaciones en la patagonia andina: potencial y desarrollo alcanzado. *Patagonia Forestal*, Año XII N° 1. Revista editada por la Secretaría de Extensión y Divulgación del Centro de Investigación y Extensión Forestal Andino Patagónico (CIEFAP).
- Long, S.P., Postl, W.F., Bolhár Nordenkampf, H.R. 1993. Quantum yields for uptake of carbon dioxide in C3 vascular plants of contrasting habitats and taxonomic groupings. *Planta*, 189: 226-234.
- Markos, N. y Kyparissis, A. 2011. Ecophysiological modelling of leaf level photosynthetic performance for three Mediterranean species with different growth forms. *Functional Plant Biology*, 38: 314-326.
- Marshall, B. y Biscoe, P.V. 1980. A model for C3 leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. I. Derivation. *Journal of Experimental Botany*, 31: 29-39.
- Martín, G.O. y Aguilar, M.G. 1994. Contribución a la metodología de extracción de epidermis vegetales para estudios de hábitos dietarios. *Revista Argentina de Producción Animal*, 14(1): 8.
- Maschinski, J. y Whitham, T.G. 1989. The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. *The American Naturalist*, 134: 1-19.
- Matson, P.A., Parton, W.J., Power, A.G., Swift, M.J. 1997. Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science*, 277: 504-509.
- McNaughton, S.J. 1979. Grazing as an optimization process: grass ungulate relationships in the Serengeti. *The American Naturalist*, 113: 691-703.
- McNaughton, S.J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*, 40: 329-336.
- McNaughton, S.J. 1985. Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecological Monograph*, 55: 259-294.
- McNaughton, S.J., Banyikwa, F.F., McNaughton, M.M. 1998. Root biomass and productivity in a grazing ecosystem: The Serengeti. *Ecology*, 79(2): 587-592.
- Mead, D.J. 2009. Biophysical interactions in silvopastoral systems: a New Zealand perspective. Pp. 1-7 en *Actas del 1° Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles*. Ediciones INTA, Argentina.
- Medrano, H., Escalona, J.M., Bota, J., Gulías, J., Flexas, J. 2002. Regulation of photosynthesis of C3 plants in response to progressive drought: the interest of stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany*, 89: 895-905.
- Meek, D.W., Hatfield, L., Howell, T.A., Idso S.B., Reginato, R.J. 1984. A Generalized relationship between photosynthetically active radiation and solar radiation. *Agronomy Journal*, 76 (6): 939-945.
- Mohanty, R. y Boyer, J.S. 1976. Chloroplast response to low leaf water potentials. IV. Quantum yield is reduced. *Plant Physiology*, 57: 704-709.
- Monteith, J.L. y Unsworth, M. 1990. *Principles of Environmental Physics*, 2nd ed. Arnold, London, UK, pp. 291.
- Moore, R.W. y Bird, P.R. 1997. Agroforestry systems in temperate Australia. Pp. 9-84 en Gordon, M.A. y Newman S.M. (eds). *Temperate Agroforestry Systems*. CAB Internacional, New York, USA.

- Motulsky, H.J. y Christopoulos, A. 2004. Fitting models to biological data using linear and non-linear regression. GraphPad Software Inc., San Diego, USA.
- Murchie, E.H. y Horton, P. 1997. Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: chloroplast content, photosynthetic capacity and habitat preference. *Plant, Cell and Environment*, 20: 438-448.
- Nair, P.K.R. 2007. The coming of age of agroforestry. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 87: 1613-1619.
- Nicora, E.G. 1978. Flora patagónica. Parte III: Gramíneas. Colección Científica del INTA. Buenos Aires, Argentina, 563 pp.
- Nowak, R.S. y Caldwell, M.M. 1984. A test of compensatory photosynthesis in the field: implications for herbivory tolerance. *Oecologia*, 61: 311-318.
- Oesterheld, M. 1992. Effect of defoliation intensity on aboveground and belowground relative growth rates. *Oecologia*, 92: 313-316.
- Oesterheld, M. y McNaughton, S.J. 1988. Intraspecific variation in the response of *Themeda triandra* to defoliation. The effect of time of recovery and growth rates on compensatory growth. *Oecologia*, 77:181-186.
- Oesterheld, M. y McNaughton, S.J. 1991. Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia*, 85: 305-313.
- Ong, C.K. y Leakey, R.R.B. 1999. Why tree-crop interactions in agroforestry appear at odds with tree-grass interactions in tropical savannahs. *Agroforestry Systems*, 45: 109-129.
- Ourry, A., Boucaud, J., Salette, J. 1990. Partitioning and remobilization of nitrogen during regrowth in nitrogen-deficient Ryegrass. *Crop Science*, 30: 1251-1254.
- Paruelo, J.M., Bertiller, M.B., Schlichter, T., Coronato, F.R. 1993. Secuencia de deterioro en distintos ambientes patagónicos: Su caracterización mediante el modelo de estados y transiciones. Convenio Argentino-Alemán, Cooperación técnica INTA-GTZ. Lucha contra la Desertificación en la Patagonia a través de un sistema de monitoreo ecológico (LUDEPA-SME), 110 pp.
- Paruelo, J.M., Jobbagy, E.G., Sala, O.E. 1998. Biozones of Patagonia (Argentina) *Ecologia Austral*, 8: 145-153.
- Pearcy, R.W. 1987. Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, claro and understory micro-environments. *Functional Ecology*, 1: 169-178.
- Pearcy, R.W. 1988. Photosynthetic utilisation of lightflecks by understory plants. *Australian Journal of Plant Physiology*, 15: 223-238.
- Pearcy, R.W., Krall J.P., Sassenrath-Cole, G.F. 1996. Photosynthesis in fluctuating light environments. Pp. 321-346 en Baker N.R. (ed.) *Photosynthesis and the environment*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Pelliza Sbriller, A., Bonino, N.A., Bonvissuto, G., Amaya, J.N. 1984. Composición botánica de la dieta de herbívoros silvestres y domésticos en el área de Pilcaniyeu, Río Negro. Pp. 429-432 *Revista IDIA*, Ediciones INTA, Buenos Aires, Argentina.
- Peri, P.L. 2005. Leaf and canopy photosynthesis models for cocksfoot (*Dactylis glomerata*) grown in a silvopastoral system. A case study of plant physiology and agronomy. Editorial Dunken, Buenos Aires.
- Peri, P.L., Moot, D.J., McNeil, D.L., Varella, A.C., Lucas, R.J. 2002. Modelling net photosynthetic rate of field grown cocksfoot leaves under different nitrogen, water and temperature regimes. *Grass and Forage Science*, 57: 61-71.

- Peri, P., Moot, D.J., McNeil, D.L. 2005. Modeling photosynthetic efficiency ( $\alpha$ ) for the light-response curve of cocksfoot leaves grown under temperate field conditions. *European Journal of Agronomy*, 22: 277-292.
- Peri, P., Monelos, H.L., Bahamonde, H.A. 2006. Evaluación de la continuidad del estrato arbóreo en bosques nativos de *Nothofagus antartica* (G. Forst) Oerst bajo uso silvopastoril con ganado ovino en Patagonia Sur, Argentina. *Actas IV Congreso Latinoamericano de Agroforestería para la Pecuaria Sostenible*. Varadero, Cuba, 6 pp.
- Peri, P.L., Moot, D.J., Jarvis, P., McNeil, D.L., Lucas, R.J. 2007. Morphological, anatomical and physiological changes of Orchardgrass leaves grown under fluctuating light regimes. *Agronomy Journal*, 99: 1502:1513.
- Pfitsch, W.A. y Percy, R.W. 1989. Daily carbon gain by *Adenocaulon bicolor*, a redwood forest understory herb, in relation to its light environment. *Oecologia*, 80: 465-470.
- Pierson, E.A., Mack, R.N., Black, R.A. 1990. The effect of shading on photosynthesis, growth, and regrowth following defoliation for *Bromus tectorum*. *Oecologia*, 84 (4): 534-543.
- Pugnaire, F.I., y Luque, M.T. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos*, 93: 42-49.
- Racine, J. 2006. Gnuplot 4.0: a portable interactive plotting utility. *Journal of Applied Economy*, 21(1): 133-141.
- Rao, M.R., Nair, P.K.R., Ong, C.K. 1998. Biophysical interaction in tropical agroforestry systems. *Agroforestry Systems*, 38: 3-50.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceeding of Natural Academy of Science, USA*, 94: 13730-13734.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S., Vose, J.M., Volin, J.C., Gresham C.Y., Bowman, W.D. 1998. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area, and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. *Oecologia*, 114: 471-482.
- Ribas-Carbo, M., Taylor, N.L., Giles, L., Busquets, S., Finnegan, P.M., Day, D.A., Lambers, H., Medrano, H., Berry, J.A., Flexas, J. 2005. Effects of water stress on respiration in soybean (*Glycine max. L.*) leaves. *Plant Physiology*, 139: 466-473.
- Richards, J.H. 1993. Physiology of plants recovering from defoliation. Pp. 46-54 en Baker N.R. (ed). *Grasslands for our world*. SIR, Wellington.
- Richards, J.H. y Caldwell, M.M. 1985. Soluble carbohydrates, concurrent photosynthesis and efficiency in regrowth following defoliation: a field study with *Agropyron* species. *Journal of Applied Ecology*, 22: 907-920.
- Richards, J.H. y Caldwell, M.M. 1987. Hydraulic lift: Substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia*, 73:486-489.
- Rigueiro-Rodríguez, A., McAdam, J., Mosquera-Losada, M.R. 2009. Agroforestry in Europe: current status and future prospects. A. Rigueiro-Rodríguez, J. McAdam, M. R. Mosquera-Losada (Eds). Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Royal Society. 2009. Reaping the benefits. Science and the sustainable intensification of global agriculture. RS Policy Document 10/09. 86 pp.
- Rusch, V., Sarasola, M., Corley, J.C., Peyrou, C., Schlichter, T. 2003. Sustentabilidad ambiental de las plantaciones introducidas en la región Andinopatagónica: Biodiversidad e Invasión. Informe SAGPyA. 69 pp.



- Sage, R.F. y Kubien, S.D. 2007. The temperature response of C3 and C4 photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, 30: 1086-1106.
- Sala O.E., Golluscio R.A., Lauenroth W.K., Soriano A. 1989. Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecologia*, 81(4): 501-505.
- Sassenrath-Cole, G.F. y Pearcy, R.W. 1994. Regulation of photosynthetic induction state by the magnitude and duration of low light exposure. *Plant Physiology*, 84: 796-802.
- Schnyder, H. y De Visser, R. 1999. Fluxes of reserve-derived and currently assimilated carbon and nitrogen in perennial ryegrass recovering from defoliation. The regrowing tiller and its component functionally distinct zones. *Plant Physiology*, 119: 1423-1435.
- SAyDS. 2005. Primer Inventario Nacional de Bosques Nativos. Proyecto Bosques Nativos y Áreas Protegidas Préstamo BIRF 4085-AR. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable. Informe Nacional. 126 pp.
- Seasted, T.R. y Knapp, A.K. 1993. Consequences of nonequilibrium resource availability across multiple time scales: The transient maxima hypothesis. *The American Naturalist*, 141: 621-633.
- Sharkey, T.D. 1990. Water stress effects on photosynthesis. *Photosynthetica*, 24: 651-656.
- Singsaas, E.L., Ort, D.R., DeLucia, E.H. 2001. Variation in measured values of photosynthetic quantum yield in ecophysiological studies. *Oecologia*, 128: 15-23.
- Somlo, R. 1997. Atlas dietario de herbívoros patagónicos. Prodesar INTA GTZ. 109 pp.
- Somlo, R., Durañona, G., Ortiz, R. 1985. Valor nutritivo de especies forrajeras patagónicas. *Revista de Producción Animal*, 5: 589-605.
- Soriano, O. y Movia, C. 1986. Erosión y desertización en la Patagonia. *Interciencia*, 11: 77-83.
- Steinfeld, H., Gerber, P., Wassenaar, T., Castel, V., Rosales, M., de Haan, C. 2006. *Livestock long shadow: Environmental issues and options*. FAO, Rome.
- Thorne, M.A. y Frank, D.A. 2009. The effects of clipping and soil moisture on leaf and root morphology and root respiration in two temperate and two tropical grasses. *Plant Ecology*, 200: 205-215.
- Thornley, J.H.M. 1998. *Grassland Dynamics: An ecosystem simulation model*. CAB International, Wallingford, UK.
- Thornton, B. y Millard, P. 1996. Effects of severity of defoliation on root functioning in grasses. *Journal of Range Management*, 49: 443-447.
- Tilman, D. 1988. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Tilman, D., Cassman, K., Matson, P., Naylor, R., Polasky, S. 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 418: 671-677.
- Tinoco-Ojanguren, C. y Pearcy, R.W. 1993. Stomatal dynamics and its importance to carbon gain in two rainforest Piper species. *Oecología*, 94: 395-402.
- Valladares, F. 2001. Luz y evolución vegetal. *Investigación y Ciencia*, 303: 73-79.
- Valladares, F. y Pearcy, R.W. 2002. Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photo-inhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Plant, Cell and Environment*, 25: 749-759.
- Valladares, F., Garcia-Plazaola, J.I., Morales F. y Niinemets, U. 2012. Photosynthetic responses to radiation. Pp. 241-260. En: J. Flexas, F. Loreto and H. Medrano (eds.) *Terrestrial photosynthesis in a changing environment: a molecular, physiological, and ecological approach*. Cambridge University Press.

- Veblen, T.T. y Lorenz, D.C., 1988. Recent vegetation changes along the forest/steppe ecotone in northern Patagonia. *Annals of the Association of American Geographers*, 78: 93-111.
- Villacide, J.M. y Corley J.C. 2007. Manejo integrado de la avispa barrenadora de los pinos *Sirex noctilio*. Cuadernillo n°1, Serie Técnica: Manejo Integrado de Plagas Forestales. Villacide J.M. y Corley J.C. (eds). INTA Cambio Rural, ISSN 1851-4103.
- Villar, R., Held, A.A., Merino, J. 1995. Dark leaf respiration in light and darkness of an evergreen and a deciduous plant species. *Plant Physiology*, 107: 421-427.
- Wallace, L.L., McNaughton, S.J., Coughenour, M.B. 1984. Compensatory photosynthetic responses of three African graminoids to different fertilization, watering and clipping regimes. *Botanical Gazette*, 145(2): 151-156.
- Walter, H. 1971. *Ecology of tropical and subtropical vegetation*. Oliver & Boyd, Edimburg, UK.
- Walters, M.B. y Reich, P.B. 1999. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytologist*, 143(1): 143-154.
- Whisler, F.D., Acock, B., Baker, D.N., Fye, R.E., Hodges, H.F., Lambert, J.R., Lemmon, H.E., Reddy, V.R. 1986. Crop simulation models in agronomic systems. *Advances in Agronomy*, 40: 141-208.
- Williams, P.A., Gordon, A.M., Garrett, H.E., Buck, L. 1997. Agroforestry in North America and its role in farming systems. Pp. 9-84 en Gordon M.A. y Newman S. M. (eds). *Temperate Agroforestry Systems*. CAB Internacional, New York, USA.
- Wilson, J.R. y Ludlow, M.M. 1991. The environment and potential growth of herbage under plantations. Pp. 10-24 en Shelton, H.M. y Stur, W.W. (eds). *Forages for plantation crops*. ACIAR Proceedings No. 32, Canberra, Australia.
- Wise, M.J. y Abrahamson, W.G. 2005. Beyond the compensatory continuum: environmental resource levels and plant tolerance of herbivory. *Oikos*, 109: 417-428.
- Wise, M.J. y Abrahamson, W.G. 2007. Effects of resource availability on tolerance of herbivory: A review and assessment of three opposing models. *The American Naturalist*, 169: 443-454.
- Woledge, J. 1977. The effects of shading and cutting treatments on the photosynthetic rate of Ryegrass leaves. *Annals of Botany*, 41(6): 1279-1286.
- Woods, D.B. y Turner, N.C. 1971. Stomatal response to changing light by four species of varying shade tolerance. *New Phytologist*, 70: 77-84.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*, 4th edn. Prentice Hall, New Jersey.



## Apéndice 1

Contenido volumétrico de agua en suelo en los diferentes niveles de cobertura (Testigo, 350 y 500 árboles ha<sup>-1</sup>) a distintas profundidades, 0 a 20 cm, 40 a 60 cm y 100 a 120 cm. Cada punto representa el promedio (n = 5-6) de una medición mensual durante los meses de la temporada de crecimiento (octubre a abril) entre los años 2004 y 2007 en la Ea. Lemu Cuyen (40°30'S, 71°10'W), Valle de Meliquina, provincia de Neuquén. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA, Test de Tukey,  $\alpha = 0,05$ ).

		Temporada 2004-2005 Precipitación: 150,1 mm (ANOVA; Test Tukey; $\alpha = 0,05$ ; gl = 14)			Temporada 2005-2006 Precipitación: 274,6 mm (ANOVA; Test Tukey; $\alpha = 0,05$ ; gl = 12)			Temporada 2006-2007 Precipitación: 218,1 mm (ANOVA; Test Tukey; $\alpha = 0,05$ ; gl = 13)		
		Nivel de cobertura		<i>p</i> -valor	Nivel de cobertura		<i>p</i> -valor	Nivel de cobertura		<i>p</i> -valor
		Media		Media		Media				
Profundidad 0 a 20 cm	Octubre	500 árboles ha-1	15,4 a	<0,01	Testigo	19,9 a	<0,01	350 árboles ha-1	19,1 a	0,01
		350 árboles ha-1	18,4 ab		350 árboles ha-1	22,7 b		Testigo	19,9 ab	
		Testigo	23,1 b		500 árboles ha-1	24,5 b		500 árboles ha-1	23,5 b	
	Noviembre	500 árboles ha-1	10 a	0,79	350 árboles ha-1	15,2 a	0,11	350 árboles ha-1	7,2 a	<0,01
		350 árboles ha-1	10,6 a		Testigo	15,9 a		Testigo	11,2 b	
		Testigo	11,5 a		500 árboles ha-1	17,8 a		500 árboles ha-1	11,8 b	
	Diciembre	500 árboles ha-1	6,3 a	0,15	Testigo	20,8 a	<0,01	Testigo	5,9 a	0,04
		350 árboles ha-1	6,3 a		350 árboles ha-1	26,1 b		350 árboles ha-1	6,7 ab	
		Testigo	9,1 a		500 árboles ha-1	28,8 b		500 árboles ha-1	8,8 b	
	Enero	500 árboles ha-1	6,6 a	0,02	Testigo	9,4 a	0,04	350 árboles ha-1	6,3 a	0,01
		350 árboles ha-1	8,3 ab		350 árboles ha-1	11,1 ab		Testigo	6,9 ab	
		Testigo	9,6 b		500 árboles ha-1	12,6 b		500 árboles ha-1	9,3 b	
Febrero				350 árboles ha-1	9,5 a	0,65	Testigo	11,2 a	0,01	
				500 árboles ha-1	10,9 a		350 árboles ha-1	14,7 ab		
				Testigo	10,9 a		500 árboles ha-1	16,7 b		
Marzo	Testigo	4,2 a	0,4	350 árboles ha-1	6,1 a	0,17	350 árboles ha-1	6,5 a	0,44	
	350 árboles ha-1	4,4 a		500 árboles ha-1	7,1 a		500 árboles ha-1	7,5 a		
	500 árboles ha-1	4,9 a		Testigo	7,4 a		Testigo	8,1 a		
Abril	500 árboles ha-1	5,2 a	<0,01	350 árboles ha-1	5,6 a	<0,01	Testigo	22,5 a	0,47	
	350 árboles ha-1	8,5 b		500 árboles ha-1	5,7 a		350 árboles ha-1	22,8 a		
	Testigo	12,4 c		Testigo	8,5 b		500 árboles ha-1	24,3 a		
Profundidad 40 a 60 cm	Octubre	500 árboles ha-1	15,8 a	0,47	Testigo	23,6 a	<0,01	Testigo	22,4 a	<0,01
		350 árboles ha-1	17,6 a		350 árboles ha-1	25,1 a		350 árboles ha-1	24,1 a	
		Testigo	18,8 a		500 árboles ha-1	30,5 b		500 árboles ha-1	27,2 b	
	Noviembre	500 árboles ha-1	10,5 a	0,22	Testigo	21,4 a	0,15	350 árboles ha-1	16,1 a	0,01
		350 árboles ha-1	12,5 a		350 árboles ha-1	22,2 a		Testigo	18,8 ab	
		Testigo	15,2 a		500 árboles ha-1	23,5 a		500 árboles ha-1	19,7 b	
	Diciembre	500 árboles ha-1	6,1 a	0,69	Testigo	27,2 a	<0,01	350 árboles ha-1	11,5 a	0,01
		350 árboles ha-1	6,4 a		350 árboles ha-1	30,9 b		Testigo	14,1 ab	
		Testigo	7,3 a		500 árboles ha-1	32,8 b		500 árboles ha-1	14,4 b	
	Enero	500 árboles ha-1	8,2 a	0,27	350 árboles ha-1	17,4 a	0,65	350 árboles ha-1	10,4 a	0,1
		350 árboles ha-1	8,6 a		500 árboles ha-1	17,7 a		Testigo	12,3 a	
		Testigo	8,9 a		Testigo	18,3 a		500 árboles ha-1	13,4 a	
Febrero				350 árboles ha-1	11,8 a	<0,01	Testigo	9,8 a	0,3	
				500 árboles ha-1	13,2 a		350 árboles ha-1	11,4 a		
				Testigo	16,3 b		500 árboles ha-1	12,8 a		
Marzo	Testigo	6,8 a	0,23	350 árboles ha-1	8,7 a	<0,01	350 árboles ha-1	7,9 a	0,02	
	350 árboles ha-1	7,1 a		500 árboles ha-1	10,1 a		500 árboles ha-1	10,7 ab		
	500 árboles ha-1	8,1 a		Testigo	12,7 b		Testigo	11,7 b		
Abril	500 árboles ha-1	7,5 a	<0,01				350 árboles ha-1	19,7 a	0,35	
	350 árboles ha-1	7,6 a					500 árboles ha-1	22,6 a		
	Testigo	13,2 b					Testigo	24,8 a		
Profundidad 100 a 120 cm	Octubre	500 árboles ha-1	19,7 a	0,49	Testigo	29,5 a	<0,01	Testigo	26,2 a	<0,01
		350 árboles ha-1	21,1 a		350 árboles ha-1	37,6 b		350 árboles ha-1	33,4 a	
		Testigo	21,7 a		500 árboles ha-1	43,5 b		500 árboles ha-1	39,8 b	
	Noviembre	500 árboles ha-1	15 a	0,01	Testigo	26,1 a	0,04	Testigo	21,9 a	<0,01
		350 árboles ha-1	18,7 ab		350 árboles ha-1	30,5 ab		350 árboles ha-1	26,2 a	
		Testigo	21,1 b		500 árboles ha-1	32,1 b		500 árboles ha-1	32,7 b	
	Diciembre	500 árboles ha-1	9,3 a	<0,01	Testigo	30,8 a	0,02	Testigo	18,3 a	0,08
		350 árboles ha-1	13,1 a		500 árboles ha-1	36,9 ab		350 árboles ha-1	21,1 a	
		Testigo	17,9 b		350 árboles ha-1	39,3 b		500 árboles ha-1	24,3 a	
	Enero	500 árboles ha-1	10,6 a	0,28	350 árboles ha-1	22,1 a	0,9	350 árboles ha-1	15,2 a	0,02
		350 árboles ha-1	14,3 a		Testigo	22,4 a		Testigo	18,4 ab	
		Testigo	14,5 a		500 árboles ha-1	23,1 a		500 árboles ha-1	20,8 b	
Febrero				350 árboles ha-1	16,1 a	0,08	350 árboles ha-1	14,7 a	0,05	
				500 árboles ha-1	18,8 a		Testigo	15,8 a		
				Testigo	20,2 a		500 árboles ha-1	17,9 a		
Marzo	350 árboles ha-1	11,1 a	0,1	350 árboles ha-1	12,8 a	<0,01	350 árboles ha-1	10,6 a	<0,01	
	500 árboles ha-1	11,2 a		500 árboles ha-1	14,6 a		500 árboles ha-1	15,6 a		
	Testigo	14,3 a		Testigo	19,5 b		Testigo	16,7 b		
Abril	500 árboles ha-1	7,7 a	<0,01				350 árboles ha-1	14,2 a	0,02	
	350 árboles ha-1	8,3 a					500 árboles ha-1	18,1 ab		
	Testigo	11,3 b					Testigo	20,7 b		

