

Producción y calidad de gramíneas en un gradiente de calidades de sitio y coberturas en bosques de *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oerst. en Patagonia

HÉCTOR A. BAHAMONDE^{1,2,✉}; PABLO L PERI^{1,2,3}; ROBERTO ÁLVAREZ⁴ & ATILIO BARNEIX⁴

1. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). Río Gallegos, Santa Cruz, Argentina.

2. Universidad Nacional de la Patagonia Austral (UNPA). Río Gallegos, Argentina.

3. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina.

4. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

RESUMEN. El presente estudio tuvo como objetivo cuantificar la producción y calidad de forraje de las gramíneas que conforman el sotobosque de bosques de *Nothofagus antarctica* (ñire) sometidos a aprovechamiento silvopastoril, que crecen bajo distinta disponibilidad de radiación. Se realizaron cortes mensuales de biomasa aérea durante dos estaciones de crecimiento en cinco rodales de ñire de calidad de sitio variable y en tres posiciones distintas (niveles de radiación): bajo las copas, entre copas y sin árboles. Además se evaluaron la radiación fotosintéticamente activa, las temperaturas del aire y del suelo, la humedad relativa del aire y la humedad del suelo. La producción de gramíneas varió entre sitios y niveles de radiación, con valores desde 135 a 1800 kg/ha, y se correlacionó de manera positiva con la calidad de sitio del rodal. La incidencia de las variables ambientales sobre la producción de materia seca dependió del sitio y el año, aunque en la mayoría de los casos la producción de forraje dentro del bosque igualó o superó a la de las posiciones adyacentes sin árboles. La concentración de proteína de las gramíneas fue mayor dentro del bosque en los sitios de mejor calidad forestal, disminuyó a medida que avanzaba la estación de crecimiento y se asoció positivamente a la humedad del suelo en todos los sitios. Los resultados sugieren que el uso silvopastoril de bosques de ñire con coberturas intermedias puede ser conveniente desde el punto de vista de la cantidad y calidad forrajera.

[Palabras clave: sistemas silvopastoriles en ñire, bosque patagónico, producción de forraje, calidad de forraje]

ABSTRACT. **Production and quality of grasses in a gradient of sites quality and crown covers in *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oerst. forests in Patagonia:** The aim of the present study was to quantify the dry matter and crude protein concentration of grasses in different radiation levels and its variation over time, in *Nothofagus antarctica* (ñire) forests under silvopastoral use growing in contrasting environmental conditions in Southern Patagonia (Argentina). Biomass was clipped monthly for two growing seasons in five ñire stands corresponding to different site quality in three positions (radiation level) beneath crown, in between crown and in an adjacent area without trees. We additionally quantified photosynthetic active radiation, air and soil temperature, relative air humidity and soil moisture. Forage production varied between 135 to 1800 kg/ha, and was positively correlated with site quality. The effect of environmental variables over forage production depended on each site and year; however in most cases the aboveground biomass inside the forest was equal or higher than that of the adjacent areas without trees. The protein content of grasses was higher inside the forest, in the higher site quality stands, decreased throughout the growing season and was positively associated with soil moisture at all sites. The results suggest that silvopastoral use of ñire forests at intermediate crown covers may be desirable from the standpoint of forage production and quality.

[Keywords: silvopastoral systems in ñire, Patagonian forest, forage production, forage quality]

INTRODUCCIÓN

Los sistemas silvopastoriles combinan pasturas, árboles y animales en una misma unidad de superficie. Al crecer, los árboles dominan al estrato herbáceo, por lo que las prácticas de raleo de árboles permiten un mayor ingreso de radiación al estrato herbáceo que conforma el sotobosque y aumenta

su producción. A su vez, esto permite un aprovechamiento pastoril mayor con respecto a los pastizales abiertos (Mead 2009). El balance entre las interacciones de tales componentes podría generar efectos positivos (facilitación), negativos (competencia) o neutros, que determinarían la cantidad y calidad del componente forrajero y -en consecuencia- la producción ganadera.

✉ Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). (9400) Río Gallegos, Santa Cruz, Argentina. CC 332, tel./ fax: 54-2966-442014. bahamonde@correo.inta.gov.ar

Recibido: 23 de septiembre de 2011; Fin de arbitraje: 19 de diciembre de 2011; Revisión recibida: 18 de enero de 2012; Aceptado: 31 de enero de 2012

La producción forrajera de los sistemas silvopastoriles está regulada por las interacciones antes mencionadas entre el estrato arbóreo y herbáceo. La fracción de luz incidente sobre el sotobosque depende de la radiación reflejada y la transmitida por el canopeo de los árboles (Monteith & Unsworth 1990), lo cual genera un efecto neto de competencia entre estratos. De esta manera, cuanto mayor es la masa forestal mayor es el impacto negativo (por competencia) del estrato arbóreo sobre el estrato herbáceo. El efecto de disminución de la velocidad de los vientos fuertes que ocurren en lugares sin árboles (Bahamonde et al. 2009) generaría menores pérdidas de humedad por evaporación del suelo dentro del bosque, lo cual sería ventajoso en lugares sometidos a estrés hídrico. Según su capacidad de exploración, las raíces de los árboles pueden llegar a mayores profundidades que las de los pastos y realizar una redistribución vertical del agua (Thevathasan & Gordon 2004). Es decir, a pesar de la competencia por el agua del suelo que puede existir entre los componentes de un sistema silvopastoril, el balance hídrico de los pastos podría ser positivo al compararlo con un área adyacente sin árboles debido a que los árboles absorberían agua a mayores profundidades. Peri et al. (2005) encontraron interacciones significativas entre el nivel de radiación y la humedad del suelo sobre la producción de forraje en ñirantales de Patagonia Sur, Argentina. El sentido y la magnitud de estas interacciones estarán determinados por otros procesos subyacentes que pueden verse modificados por la intensidad del raleo en el componente arbóreo, tales como la cantidad y el régimen de luz, las variaciones microclimáticas y la dinámica de los nutrientes.

La calidad de un sitio forestal estará definida por la suma de todos los factores ambientales que interactúan y determinan su capacidad productiva (Daniel et al. 1982) [los sitios más productivos serán aquellos que combinen las mejores condiciones de clima, topografía y suelo (Skovsgaard & Vanclay 2008)]. En la región patagónica existe un gradiente marcado de precipitaciones desde el oeste hacia el este y una distribución de temperaturas con isotermas que tienen un sentido noroeste-sudeste (Puelo et al. 1998). Esto determinaría distintas productividades de los bosques de ñire según su ubicación

geográfica. En este sentido, Lencinas et al. (2002) establecieron categorías de calidades de sitio para bosques de ñire basados en la altura de árboles dominantes, en Santa Cruz y Tierra del Fuego.

La calidad del forraje producido por la vegetación del sotobosque es otro componente importante para la producción animal. El contenido de nitrógeno en las plantas tiene una relación directa con su concentración de proteína bruta (McDonald et al. 1986), cuya importancia para la producción animal radica en que las necesidades de los tejidos de los rumiantes son cubiertas por los aminoácidos, constituyentes básicos de las proteínas. Estos requerimientos de aminoácidos son suministrados de forma parcial por la proteína microbiana sintetizada en el rumen y por la proteína de la dieta no degradable en el rumen (McDonald et al. 1986), cuya concentración puede verse afectada por los mismos factores ambientales que inciden en su producción de materia seca (i.e., luz, agua y nutrientes) (Jensen et al. 2003; Peri et al. 2007).

Si bien existe información sobre la cantidad y calidad de forraje del estrato herbáceo en sistemas silvopastoriles en bosques de ñire en Patagonia (Peri et al. 2005; Fertig et al. 2009; Schmidt et al. 2009), hasta el presente se desconoce la variación de la producción de materia seca y calidad de gramíneas bajo condiciones ambientales contrastantes y su variación en el tiempo. El objetivo de este estudio fue cuantificar la producción de materia seca aérea y calidad de gramíneas y graminoides forrajeras en distintos niveles de radiación y su variación a través del tiempo en bosques de ñire bajo uso silvopastoril en sitios con distinta calidad.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitios de estudio

Los sitios de estudio fueron cinco rodales de ñire bajo uso silvopastoril ubicados en las provincias de Santa Cruz (3) y Tierra del Fuego (2), Argentina. En Santa Cruz se seleccionaron los siguientes sitios: Estancia Nibepo Aike (50°33'17" S - 72°50'33" O), Estancia Tres Marías (51°19'05" S - 72°10'47" O), Estancia Cancha Carrera (51°13'21" S - 72°15'34" O). En Tierra del Fuego se seleccionaron la Estancia Indiana (54°21'47" S - 67°27'05" O) y la Estancia

Catalana (54°10'50" S - 67°16'02" O). Según la altura de los árboles dominantes se estableció la clase de sitio (CS) en la que se desarrolla cada rodal de acuerdo a la clasificación de Lencinas et al. (2002). La altura de los árboles es indicador de la calidad forestal de los sitios. En cada sitio se seleccionaron áreas adyacentes sin árboles que representan una situación sin limitación de luz (100% de transmisividad) y que corresponden a zonas abiertas donde el bosque ha sido talado o está ausente naturalmente. En Santa Cruz, el sitio Nibepo Aike se ubica en una zona cuyo clima es templado frío húmedo andino y se caracteriza por temperaturas medias anuales que no superan los 5 °C y precipitaciones (pluviales y nivales) que pueden superar los 700 mm/año (Soto 2004). Los sitios Cancha Carrera y Tres Marías se encuentran en una zona con clima templado frío semiárido de meseta, con temperatura media anual ~5 °C y precipitación entre 200 y 400 mm/año. En Tierra del Fuego los sitios Indiana y Catalana se encuentran en un clima húmedo, con 540 mm/año de precipitación y con temperatura media anual de 5.4 °C [la media del mes más frío es 0.9 °C (julio) y del mes más cálido (enero) de 9.5 °C (Oliva et al. 2001)]. De acuerdo a Del Valle (1998), los suelos de los rodales de Santa Cruz y Tierra del Fuego son Molisoles, en su mayoría de textura franco-arenosa, con pH ligeramente ácido y -en ocasiones- con ceniza volcánica.

Estructura de la vegetación

En cada sitio se caracterizó el estrato arbóreo a partir de tres parcelas circulares de 500 m² distribuidas al azar, en las cuales se midieron el diámetro a 1.3 m (DAP), la altura total (medida con clinómetro y cinta), la cobertura de copas (medida con copímetro de espejo cóncavo; Lemmon 1957) y la cobertura del sotobosque (medida en parcelas de 1 m² con una red de 25 puntos). A partir de los datos de las parcelas se calculó el área basal y la densidad de los rodales. Para calcular el volumen de los árboles se usaron las ecuaciones propuestas por Lencinas et al. (2002) para distintas clases de sitio de bosques de ñire. Para identificar las especies de gramíneas existentes en cada sitio se realizaron censos de vegetación dentro y fuera del bosque a través del método fitosociológico (Braun-Blanquet 1950).

Variables ambientales

Para evaluar el efecto de distintas estructuras del bosque sobre las intensidades de radiación solar que llega al suelo se realizaron estimaciones de apertura de canopy, radiación solar fotosintéticamente activa total transmitida (directa más difusa) en dos situaciones contrastantes de cobertura de copa (bajo y entre copas) en cada sitio. Para ello se tomaron fotos hemisféricas del canopy forestal a 1 m de altura desde el suelo durante la temporada de crecimiento correspondiente a la máxima expansión foliar y durante el periodo sin hojas. Se tomaron tres fotos para cada situación de cobertura de copas en cada rodal. Las fotos fueron obtenidas mediante un lente ojo de pescado (Nikon Sigma EX DG, Japón) 8 mm montado en un cuerpo de cámara digital de 35 mm (Nikon D70, Japón) con un trípode nivelado para asegurar la posición horizontal del lente y la altura. Cada foto fue tomada de modo que la misma estuviera orientada al norte magnético. Las fotos fueron tomadas evitando la influencia directa del sol, bajo un cielo cubierto de nubes, temprano en la mañana o durante la tarde luego de la caída del sol (Roxburgh & Kelly 1995). Se analizaron las fotos con el software Gap Light Analyzer v2.0 (Frazer et al. 2001) obteniendo los siguientes parámetros: cobertura de copas (CC) como el porcentaje de canopy forestal en la foto; radiación global (RG) al nivel del sotobosque como el total de radiación directa y difusa que es transmitida a través del canopy. El programa fue suplementado con las siguientes variables: a) una proyección de la distorsión provistas por el fabricante del lente; b) una grilla de división del cielo compuesta por 20 azimuts y 4 regiones de cenit; c) una constante de 1367 W/m² para la radiación solar que llega a la Tierra (Hardy et al. 2004), y un coeficiente de transmisión de claridad del cielo de 0.6; d) un índice de nubosidad, fracción espectral y una relación entre la radiación directa y global obtenidos a partir de serie de datos de radiación (años 2004-2005) de la Universidad de Magallanes (Punta Arenas, Chile) (Santana et al. 2006) y la Estación VAG-Ushuaia (Global Atmospheric Watch Station). Las temperaturas del aire y del suelo y la humedad relativa del aire se midieron en forma continua cada dos horas con un sistema datalogging (HOBO H8 Family, Onset Computer Corporation, USA), utilizando un sensor dentro (bajo copa) y

otro fuera del bosque en todos los sitios. Los sensores de temperatura del aire y humedad relativa se colocaron a 1 m del nivel del suelo, dentro de una caseta de capas de telgopor que permite circulación de aire y tiene función de protección. La temperatura del suelo se midió en sus primeros 3 cm mediante termómetros de suelo (HOBO TMC50-HA, USA). Cada 30 días se midió la humedad gravimétrica del suelo en los primeros 30 cm ($n=5$) en cada situación de estudio. Las muestras de suelo de cada situación fueron enviadas al laboratorio para determinar sus valores de humedad en el rango teórico de agua útil para las plantas (0.3 a 15 atm).

Diseño experimental y estimaciones de productividad y calidad

En cada sitio de estudio se implementó un diseño factorial con las fechas de muestreo (6 ó 7 niveles según cada sitio y año) y coberturas de copa (3 niveles) como factores principales. Para cuantificar la materia seca aérea acumulada y el contenido de proteína bruta de gramíneas y graminoides se utilizaron clausuras de 1.5 x 1.2 x 0.6 m en todos los sitios. Si tenemos en cuenta la aparición relativamente baja de graminoides en estos sistemas, y a fin de simplificar, de aquí en adelante nos referiremos a los dos grupos de plantas como gramíneas. En cada sitio se instalaron 3 clausuras (repeticiones) por cada cobertura de copas en el bosque (bajo y entre copas) y 3 jaulas en un sector aledaño sin árboles para evaluar la materia seca de gramíneas durante la temporadas de crecimiento (septiembre-abril) por dos años. En todos los sitios las clausuras fueron instaladas en septiembre de 2003, excepto en Nibepo Aike, donde fueron instaladas en septiembre de 2004. Para estimar la materia seca de gramíneas se realizaron cortes mensuales (un corte por clausura) utilizando cuadros de 0.1 m² y rotando la posición del corte dentro de la clausura cada mes para estimar la materia seca acumulada. Para homogeneizar las mediciones, a principios de cada temporada de crecimiento (septiembre) se realizaron cortes de emparejamiento en cada clausura de medición a un remanente de 2 cm de altura. Excepcionalmente en el año 2004, en los sitios Cancha Carrera y Tres Marías los cortes de pasto comenzaron a fines de noviembre. Las muestras de hojas no senescentes de gramíneas obtenidas en cada

corte fueron secadas en estufa a 65 °C hasta peso constante. Una vez secadas y pesadas para cuantificar su peso fueron molidas y enviadas al laboratorio para la determinación de nitrógeno por el método semi micro Kjeldhal y la correspondiente estimación de la concentración de proteína bruta (McDonald et al. 1986).

Análisis de los datos

Los parámetros estructurales del estrato arbóreo y del sotobosque fueron analizados con un ANOVA entre sitios. Los datos de radiación fotosintéticamente activa total transmitida (% de radiación referidos a sitios abiertos aledaños) obtenidos a través de fotografías hemisféricas fueron analizados por medio de un ANOVA que tuvo como factor la cobertura de copas (bajo copa vs. entre copas); cada sitio y periodo (con hojas y sin hojas) fue analizado por separado. Los datos de MS y %PB de gramíneas fueron analizados con un ANOVA de medidas repetidas en el tiempo, con la cobertura de copas como factor inter-sujetos y cada fecha de muestreo el factor intra-sujetos. Este tipo de análisis ha mostrado ser apropiado para estos casos (Gurevitch & Chester 1986) dado que los valores de biomasa y proteína para una misma situación no son independientes en el tiempo. Los datos de biomasa y proteína fueron analizados por separado para cada sitio. Las comparaciones de medias se hicieron por medio de una prueba de Tukey ($P<0.05$) cuando hubo diferencias significativas entre tratamientos para todas las variables de los análisis precedentes. Mensualmente, en cada sitio evaluado y durante cada temporada de crecimiento, se realizaron análisis de regresión lineal simple entre las distintas variables ambientales (i.e., radiación, temperaturas de aire y suelo, humedad de aire y suelo) y la biomasa y la proteína. A través de regresiones no lineales se obtuvieron modelos de la relación entre la clase de sitio de los bosques estudiados y su biomasa de gramíneas.

RESULTADOS

Estructura de la vegetación

Los sitios Nibepo Aike (Santa Cruz), Indiana y Catalana (Tierra del Fuego) presentaron árboles dominantes de mayor altura; esto

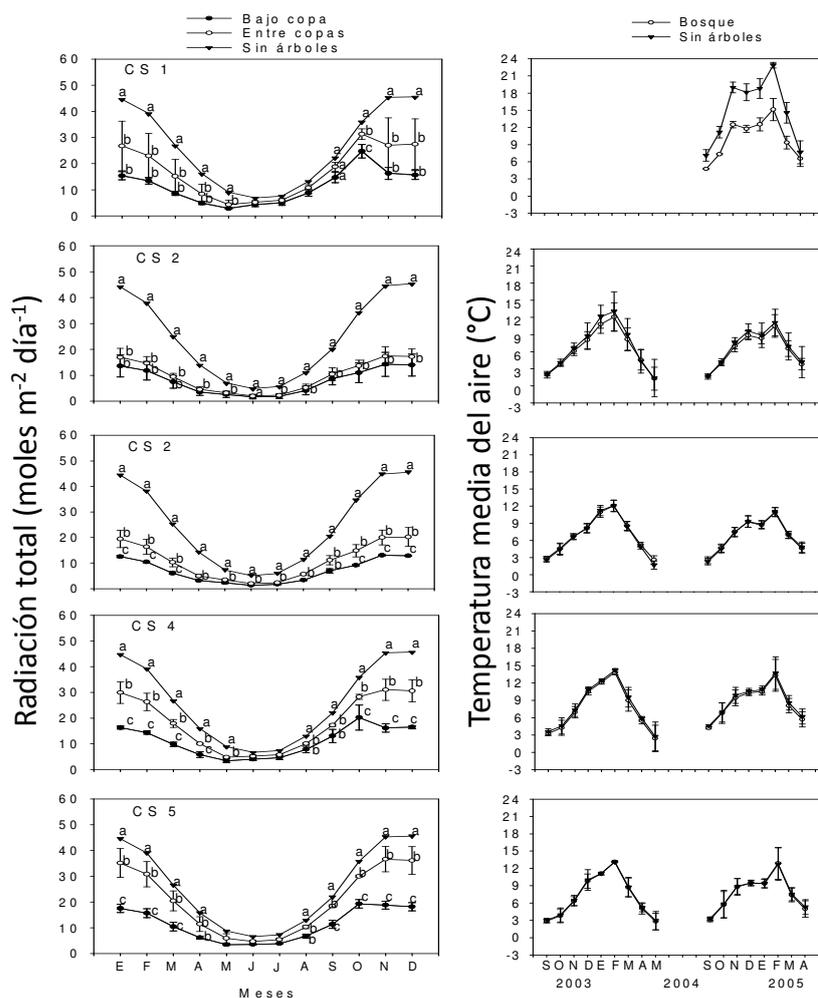


Figura 1. Radiación fotosintéticamente activa total y temperatura del aire de los bosque de ñire evaluados. Las barras indican el desvío estándar de las medias. Letras distintas para un mismo mes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre coberturas de copa en la radiación fotosintéticamente activa total.

Figure 1. Photosynthetically active radiation, and air temperature of the *N. antarctica* studied forests. Vertical bars indicate the standard deviation of the mean. Different letters in a same month indicate significant differences ($P < 0.05$) between crown covers.

evidenció las diferencias en calidad forestal entre estos sitios y los dos restantes. Asimismo, los sitios de Tierra del Fuego presentaron mayor volumen de madera por unidad de superficie producto de la mejor combinación entre la densidad de árboles y la altura y el diámetro de los individuos. En este sentido, resulta contrastante el sitio Tres Marías, con

una densidad menor de árboles que -a su vez- presentaban menor altura y diámetro (Tabla 1). En función de estos resultados, de aquí en adelante nos referiremos a los sitios en función de su clase de sitio (CS) en el orden en que aparecen en la Tabla 1. En los sitios de Santa Cruz fueron identificadas las siguientes especies de gramíneas y gramínoideas:

Tabla 1. Parámetros estructurales de los rodales de bosque de ñire (*Nothofagus antarctica*) bajo uso silvopastoril de los sitios estudiados. HD: altura media de los árboles dominantes, CS: clase de sitio (Lencinas et al. 2002), Cob arb: cobertura del estrato arbóreo, Cob sotob: cobertura sotobosque, N: número de árboles por hectárea, Dap: diámetro a la altura del pecho, AB: área basal, Vol: volumen. Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre sitios.

Table 1. Main dasometric parameters of *N. antarctica* stands grown under silvopastoral use on the evaluated sites. HD: average height dominant trees, CS: Site Class (Lencinas et al. 2002), Cob arb: crown closure, Cob sotob: understory cover, N: tree density, DAP: diameter at breast height, AB: basal area, Vol: volume. Different letters in the same column indicate significant difference among sites ($P < 0.05$).

Sitio	HD (m)	CS	Cob arb (%)	Cob sotob (%)	N (n/ha)	Dap (cm)	AB (m ² /ha)	Vol (m ³ /ha)
Nibepo Aike	16.6 a	1	66 ab	80 a	237 de	35.0 ab	28.0 b	217 b
Indiana	11.7 b	2	70 a	83 a	582 b	38.6 a	51.0 a	352 a
Catalana	10.9 b	2	58 ab	82 a	858 a	34.2 ab	53.0 a	339 a
Cancha Carrera	8.0 c	4	52 b	85 a	418 c	28.3 bc	47.0 a	218 b
Tres Marías	4.7 d	5	50 b	74 a	357 cd	25.7 c	19.8 b	78 c

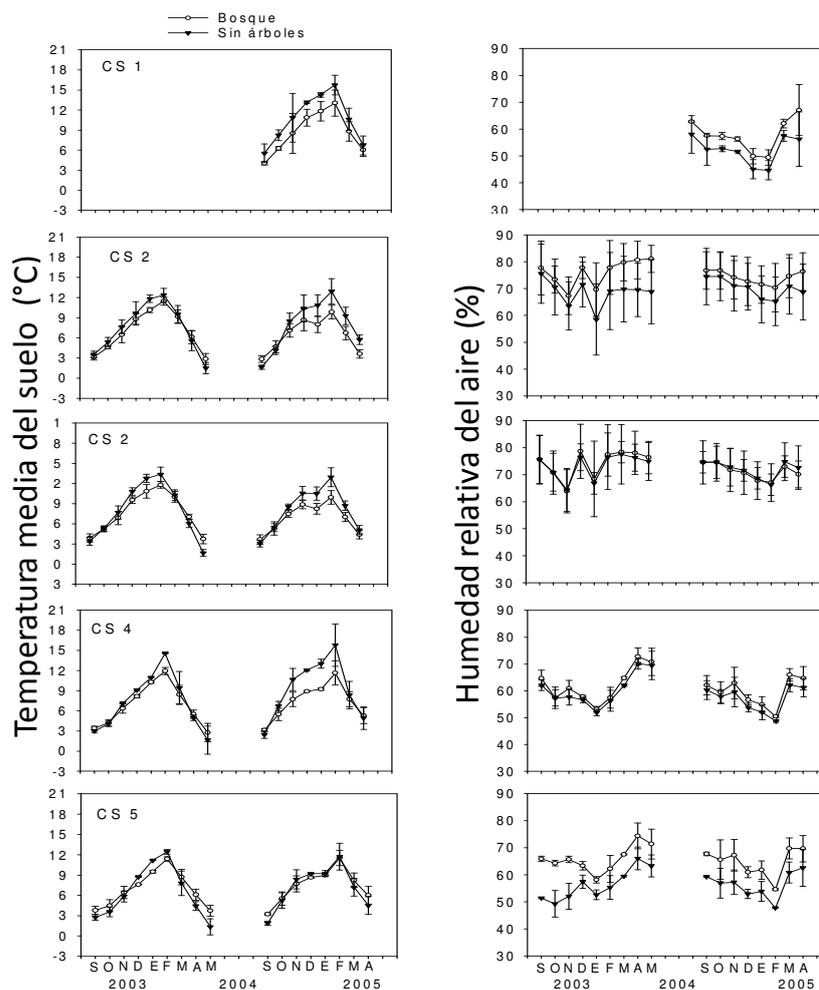


Figura 2. Temperatura media de suelo y humedad relativa del aire en los bosques de ñire evaluados. Las barras indican el desvío estándar de las medias.

Figure 2. Monthly values of soil temperature and air relative humidity in the *N. antarctica* studied forests. Vertical bars indicate the standard deviation of the mean.

Agrostis perennans, *Bromus setifolius*, *Bromus catharticus*, *Carex argentina*, *Carex macloviana*, *Dactylis glomerata*, *Deschampsia flexuosa*, *Festuca gracillima*, *Festuca pallescens*, *Holcus*

lanatus, *Phleum alpinum* y *Rytidosperma virescens*, encontrándose 40 % de las especies tanto dentro como fuera del bosque. Mientras tanto, en los sitios de Tierra del Fuego fueron halladas las siguientes especies: *Elymus magellanicus*, *Deschampsia antarctica*, *Elymus angulatus*, *Festuca magellanica*, *Phleum alpinum*, *Poa pratensis* y *Poa yaganica*, de las cuales, 70% se encontraban dentro y fuera del bosque.

Tabla 2. Valores de transmisividad de luz en relación a lugares sin árboles (que representan el 100%) en dos coberturas de copa (bajo y entre copas) en los sitios estudiados en periodos con y sin hojas. Letras distintas entre coberturas de copa para un mismo sitio indican diferencias significativas ($P < 0.05$). Los análisis corresponden a cada sitio y período.

Table 2. Light transmissivity values compared to open sites (100% light transmissivity) under two crown covers (under and between crowns) in the evaluated sites during period with and without leaves. Different letters in the same site indicates significant difference among crown covers ($P < 0.05$).

Clase de sitio	Con hojas		Sin hojas	
	Bajo copas	Entre copas	Bajo copas	Entre copas
1	26.2 b	44.4 a	58.8 b	76.5 a
2	20.3 a	27.2 a	34.7 a	41.9 a
2	18.4 b	30.1 a	28.0 b	43.9 a
4	30.3 b	49.4 a	47.9 b	69.6 a
5	32.0 b	64.2 a	47.2 b	75.6 a

Variables ambientales

En todos los sitios se observaron diferencias ($P < 0.05$) en la radiación transmitida entre coberturas de copa, principalmente en los meses de primavera-verano (Figura 1). Sin embargo, en las situaciones dentro del bosque se puede apreciar una disminución mayor de la radiación con respecto a los lugares abiertos en los rodales de clase de sitio 2 (CS 2). La transmisividad lumínica varió ($P < 0.05$) entre posiciones (bajo y entre copas) en casi todos

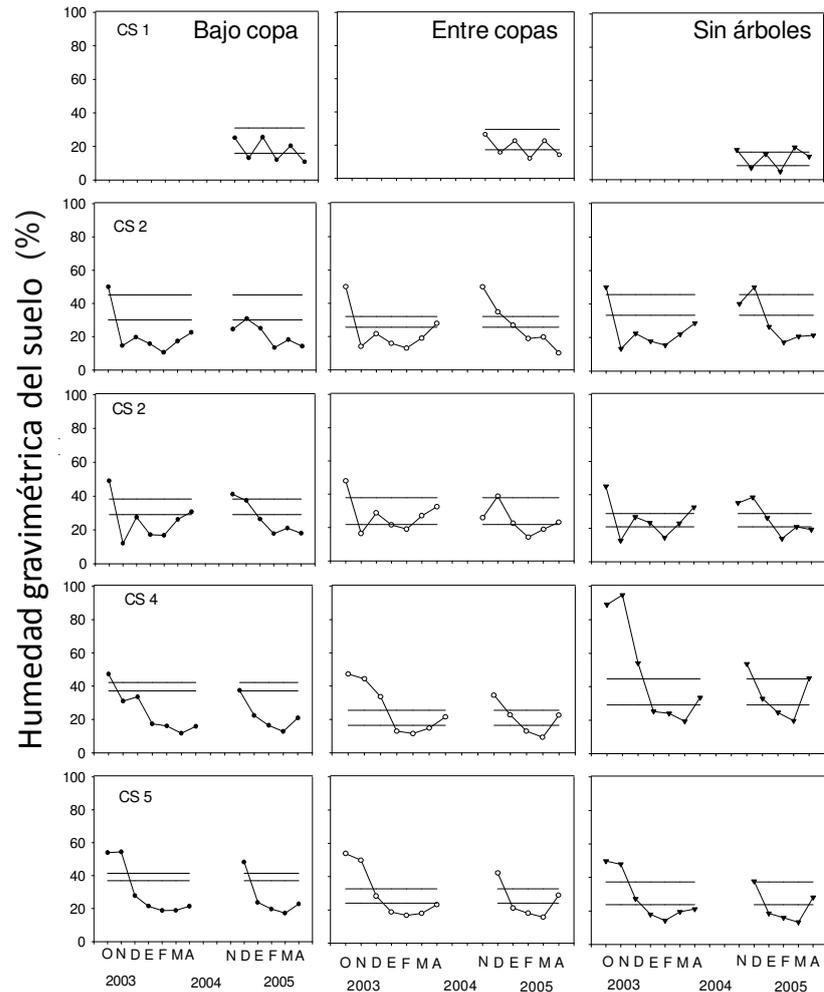


Figura 3. Humedad gravimétrica de suelo para 3 niveles de radiación (bajo copa, entre copas, sin árboles) en los bosques de ñire. Las líneas horizontales representan los valores de humedad superior e inferior del rango de agua útil teórico para las plantas obtenidos a través de las constantes hídricas de los suelos de cada situación.

Figure 3. Gravimetric soil moisture for three radiation levels (under crown, between crowns, without trees) in the *N. antarctica* studied forests. Horizontal lines represent the upper and lower values of the theoretical range.

los sitios (Tabla 2). Durante el periodo con hojas, la transmisividad lumínica varió desde 18.4% (CS 2, bajo copa) a 64.2% (CS 5, entre copas) (Tabla 2). En promedio, teniendo en cuenta todos los sitios, la transmisividad en el periodo sin hojas se incrementó 58% respecto al periodo con hojas.

La temperatura del aire mostró un gradiente entre sitios dado principalmente por su latitud ya que el sitio de menor latitud (CS 1) presentó las temperaturas más altas (Figura 1). En la mayoría de los sitios no se registraron diferencias entre la temperatura del aire del bosque con respecto a los lugares adyacentes sin árboles. La excepción fue el sitio CS 1, que presentó temperaturas mayores en los lugares sin árboles, principalmente en los meses de verano, con diferencias de hasta 8 °C [sin embargo, tales diferencias desaparecieron durante el otoño e invierno (Figura 1)]. La temperatura del suelo mostró un patrón similar

en todos los sitios. Se midieron temperaturas más altas en los lugares sin cobertura arbórea durante la primavera y el verano, y más altas dentro del bosque durante el otoño y el invierno (Figura 2). La humedad relativa del aire fue mayor dentro del bosque en el sitio CS 5 (Figura 2). Sin embargo, se debe tener en cuenta que las diferencias mencionadas en algunos casos no tienen respaldo estadístico ya que no se contaba con repeticiones verdaderas en cada sitio.

La humedad gravimétrica del suelo en relación al rango teórico de agua útil para las plantas varió según los meses y coberturas de copa en cada sitio (Figura 3). El sitio CS 1 mostró similares valores de agua útil para las plantas entre niveles de cobertura arbórea, con valores dentro del rango teórico en la mayoría de los meses (Figura 3). En los rodales en CS 2 hubo comportamientos distintos entre sitios (Figura 3). En el sitio CS 4 los valores de agua

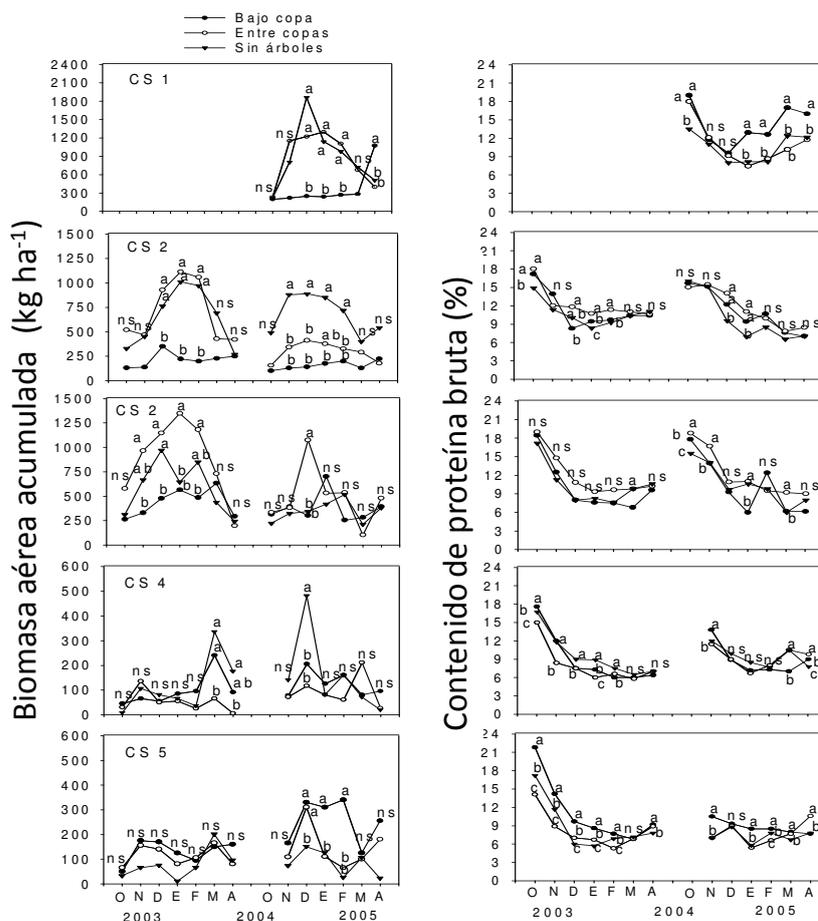


Figura 5. Materia seca aérea acumulada y concentración de proteína bruta de gramíneas creciendo en tres niveles de radiación en los bosques de ñire estudiados. Letras distintas entre coberturas de copa para cada fecha indican diferencias significativas ($P < 0.05$), ns: sin diferencias significativas.

Figure 5. Dry matter production and crude protein concentration of grasses growing under three radiation levels in the *N. antarctica* studied forests. Different letters in a same month indicate significant differences ($P < 0.05$) among crown covers.

útil mostraron variaciones según los niveles de radiación, presentando el nivel de menor radiación (bajo copas) valores por debajo del rango teórico mencionado en la mayoría de las fechas evaluadas. El sitio de menor calidad (CS 5) mostró un patrón similar de agua disponible entre niveles de radiación, con valores bajo el rango teórico en la mayoría de los meses de verano.

copas y sin árboles). En CS 4, los valores máximos, cuando hubo diferencias, fueron encontrados en los lugares sin árboles y bajo copas, mientras que en CS 5 los valores más altos fueron medidos bajo copas. Por otro lado, el mes de máxima acumulación de

Cantidad y calidad de forraje

Las diferencias de materia seca entre sitios, independientemente de la cobertura de copas, estuvieron relacionadas a la calidad forestal (clase de sitio) en la que se desarrollaban los rodales estudiados a través de una relación logarítmica (Figura 4).

Las diferencias en cantidad de forraje entre coberturas de copa dependieron de cada sitio (Figura 5). Por ejemplo, en los rodales CS 1 y CS 2 las máximas cantidades fueron registradas en los lugares más abiertos (entre

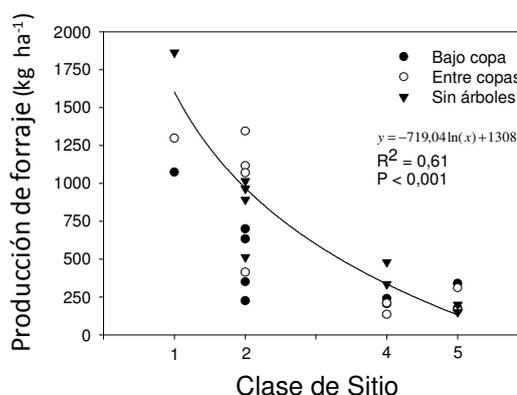


Figura 4. Relación entre la clase de sitio de bosques de ñire y su productividad de materia seca en el mes de máxima producción, de gramíneas creciendo en distintos niveles de coberturas de copa.

Figure 4. Relation among grass dry matter production and site class of *N. antarctica* forests.

materia seca difirió entre situaciones de nivel de radiación, sitios y entre años de medición (Figura 5). No obstante, en los sitios de mejor calidad (1 y 2) hubo una tendencia a que en los lugares más abiertos (entre copas y sin árboles) la máxima acumulación de forraje ocurriera en diciembre y/o enero, en tanto que en el lugar más sombreado (bajo copas) la máxima acumulación se observó en distintos momentos dependiendo del año. En los rodales 4 y 5 no hubo una tendencia marcada en cuanto al mes de máxima acumulación de materia seca para ninguna cobertura de copas.

En general, los valores más altos de concentración de proteína bruta fueron similares en todas las clases de sitio evaluadas, y en ningún caso superaron el 22% (Figura 5). En las clases de sitio 1 y 2 se encontraron valores más altos dentro del bosque, ya sea bajo o entre copas dependiendo del año y rodal. En CS 4 no hubo predominancia de valores más altos en algún nivel de radiación, mientras que en CS 5 los mayores valores de proteína se registraron, fundamentalmente, bajo copas. Por otro lado, en todos los sitios los mayores valores de PB se obtuvieron en los primeros cortes de cada temporada, decreciendo de manera significativa con el avance de la estación de crecimiento.

Relación vegetación-ambiente

La relación entre variables ambientales y la producción de forraje fue diferente dependiendo de las clases de sitio. En general, en los sitios de mejor calidad (CS 1 y 2) se encontró una relación positiva ($P < 0.05$) con la radiación fotosintéticamente activa, temperaturas de aire y/o suelo. En el rodal 4 no se documentaron relaciones significativas con ninguna variable ambiental, mientras que en CS 5 se registró una asociación negativa con la radiación fotosintéticamente activa ($P < 0.05$).

En todos los sitios, la concentración de proteína se asoció de forma negativa ($P < 0.05$) a las temperaturas de aire y suelo, y de manera positiva a la humedad gravimétrica del suelo. Esta última variable explicó la mayor variación (R^2 CS 1 = 0.39 y R^2 CS 5 = 0.61). Finalmente, en los rodales CS 2 el contenido de proteína se asoció negativamente ($P < 0.05$) con la radiación fotosintéticamente activa.

DISCUSIÓN

Variables ambientales

La disminución de la radiación transmitida bajo el canopeo forestal respecto a sitios abiertos ha sido ampliamente documentada (Morecroft et al. 1998). En este caso, las diferencias en las magnitudes entre coberturas de copas entre sitios estarían dados por una combinación de efectos de latitud y de estructura de los rodales (Promis et al. 2009), con una mayor densidad de árboles, área basal y volumen en los rodales CS 2. La variación de la transmisividad lumínica entre coberturas de copa y entre los periodos con y sin hojas presentó el patrón esperable por la intercepción física de la radiación (Gómez Sanz 2004).

Las temperaturas de aire y de suelo estuvieron en el rango informado por otros trabajos (Caldentey et al. 1999; Bahamonde et al. 2009). La amortiguación de las temperaturas extremas (máximas y mínimas) por la acción de la cobertura arbórea ha sido documentada en Patagonia por Caldentey et al. (1999) y Bahamonde et al. (2009). En el invierno, dicha amortiguación estaría dada por la intercepción de la radiación producida por el canopeo, que generaría una capa de aire cálido (Gómez Sanz 2004). En el verano, en los lugares sin cobertura arbórea las temperaturas más altas se correlacionarían con la mayor radiación incidente (Morecroft et al. 1998). El hecho de que las temperaturas del aire respondieran de distinta manera en los diferentes sitios indica, además, la interacción existente entre los distintos niveles de radiación incidentes y la estructura de los bosques. La mayor humedad relativa del aire dentro del bosque CS 5 estaría dada por una disminución en la velocidad del viento ya que este rodal se encuentra en el límite con la estepa, y el viento se convierte en un factor limitante importante (Bahamonde et al. 2009). El hecho de que los valores de agua disponible hayan sido similares entre coberturas de copa en CS 1 sugiere que la intercepción de las lluvias por el canopeo no generó una disminución en la humedad del suelo, probablemente porque este sitio se encuentra en una zona más lluviosa (Soto 2004). En cambio, las menores precipitaciones en los rodales 2 y 4 permitirían detectar el efecto del canopeo sobre la humedad del suelo

bajo las distintas coberturas de copa (Schroth & Sinclair 2003), lo que se acentuaría en los lugares bajo copa por la mayor absorción de agua debido a una más alta densidad de raíces de árboles en esta ubicación (Gyenge et al. 2002). En el rodal con peor calidad de sitio (CS 5), el efecto de la intercepción de las precipitaciones por el canopy y competencia por raíces de los árboles dentro del bosque se vería compensado por que este sitio recibiría menos precipitaciones y estaría expuesto a vientos más intensos (Bahamonde et al. 2009), con una consecuente evapotranspiración mayor que borraría las diferencias entre coberturas de copa.

Cantidad y calidad de forraje

Los valores de acumulación de forraje encontrados están en el rango de los documentados para bosques de ñire de Patagonia tanto en Argentina (Fertig et al. 2009) como en Chile (Schmidt et al. 2009). Asimismo, las cantidades más altas de los sitios de mejor calidad forestal han sido documentados para Patagonia Sur (Peri 2009). Esto sugiere que los factores ambientales que interactúan y determinan la capacidad productiva del bosque a escalas temporales de años (i.e., clima, suelo) (Daniel et al. 1982) también incidieron en la capacidad de producción forrajera del sotobosque a escala de estaciones de crecimiento. La mayor cantidad de materia seca en los lugares más abiertos en los sitios de mejor calidad sugiere que en estos lugares la luz tiene una incidencia importante, mientras que en los sitios de menor calidad (CS 4 y 5) hay otros factores que influyen de mayor manera. En este sentido, Peri et al. (2005) indicaron que en sitios de baja calidad forestal donde el estrés hídrico puede ser severo comparado con bosques de mejor calidad, la producción de forraje fue mayor dentro del bosque. La variación temporal de la máxima acumulación de materia seca coincidió con lo propuesto por Maestre & Cortina (2004) respecto a que los efectos "beneficiosos o perjudiciales" de un estrato sobre otro son dinámicos en el tiempo.

El contenido de proteína encontrado resultó superior a los informados por otros trabajos para gramíneas en Patagonia, tanto en ecosistemas de estepa (Somlo et al. 1985) como en bosques de ñire (Fertig et al. 2009).

No obstante, los mayores valores de los lugares más sombreados coinciden con lo documentado por otros autores (Durr & Rangel 2000; Peri et al. 2007). La disminución de la concentración de proteína en los tejidos a medida que la pastura crece ha sido documentada ampliamente (Jensen et al. 2003; Peri et al. 2007) y se debería principalmente a la creciente proporción de otros constituyentes celulares tales como la pared celular y la concentración de lignina (Stone 1994).

Relación vegetación-ambiente

La relación positiva entre la radiación y la acumulación de materia seca encontrada en los sitios de mejor calidad ha sido también informada para *Stipa speciosa* en plantaciones de *Pinus ponderosa* (Fernández et al. 2002), lo cual reafirma la idea que en estos sitios el factor luz tiene una incidencia importante para la productividad del estrato herbáceo. Por otro lado, si bien puede resultar paradójica la relación negativa que encontramos en el rodal de peor calidad de sitio (CS 5), ella podría deberse a que en sitios de calidad forestal baja la condición de régimen hídrico desfavorable en los lugares sin árboles es el principal factor ambiental limitante (Peri et al. 2005; Peri 2009). En cambio, el efecto del bosque al disminuir la velocidad del viento y aumentar la humedad relativa del aire proporcionaría un régimen hídrico más favorable para el sotobosque. Por otro lado, en coincidencia con nuestros datos, algunos estudios han mostrado un efecto similar de las temperaturas del aire y suelo sobre la productividad de otras especies vegetales (Sharratt 1996), lo cual -a su vez- explicaría su variación en el tiempo. Esta influencia de la radiación y la temperatura en el crecimiento de gramíneas se atribuye a que un aumento de la temperatura se traduce en un incremento en el número y tamaño de las células con una consecuente mayor tasa de crecimiento de las láminas (Duru & Ducrocq 2000), así como también un aumento en la tasa de fotosíntesis (Peri et al. 2003).

Evidencias previas muestran que, entre un determinado rango de temperaturas, la concentración de nitrógeno en gramíneas tiene una relación positiva con la temperatura del suelo; por encima de esas temperaturas, la relación se torna inversa (Eriksen & Whitney 1981; De Lucía et al. 1992). Si bien una relación

inversa entre la temperatura del suelo y la concentración de nitrógeno en hojas podría parecer contradictoria a lo esperado desde el punto de vista fisiológico (ya que mayores temperaturas implicarían un aumento en la velocidad de absorción de nutrientes), en nuestro caso los resultados obtenidos serían más bien una consecuencia indirecta de la variación temporal de la temperatura (aire y suelo) y su efecto sobre el crecimiento de la vegetación y la consecuente dilución en la concentración de proteína por reemplazo de otros constituyentes celulares (Stone 1994). Con respecto a la humedad del suelo, Peri et al. (2007) encontraron que la concentración de proteína en *Dactylis glomerata* disminuyó cuando los contenidos de humedad volumétrica descendieron. En contraste, Jensen et al. (2003) encontraron una relación inversa. En nuestro caso, esta asociación significativa entre humedad gravimétrica del suelo y la concentración de proteína podría estar dada porque a mayores niveles de humedad mejora la absorción de nitrógeno y porque se favorecería la mineralización de nitrógeno del suelo (Al-Ismaily & Walworth 2008). Asimismo, este efecto de la humedad del suelo podría ayudar a explicar la disminución de la concentración a través del tiempo, como se mencionó anteriormente, ya que en la mayoría de las situaciones evaluadas en este trabajo la humedad del suelo comienza a disminuir en los meses de verano.

La relación inversa entre niveles de radiación y concentración de proteína encontrada en los rodales CS 2 ha sido documentada previamente (Durr & Rangel 2000; Peri et al. 2007). Las posibles causas de estas mayores concentraciones en los lugares que reciben menos luz podrían estar ligadas a los procesos de los suelos (e.g., descomposición de materia orgánica y mineralización de nitrógeno) en los lugares con cobertura arbórea, principalmente en suelos con mayor disponibilidad de agua. Esto ocurre especialmente en aquellos bosques de ñire creciendo en sitios de mejor calidad, que -además- producirían más hojarasca (Peri et al. 2008), con su consecuente incremento del contenido de materia orgánica. En este sentido, si bien en el sitio de mejor calidad (CS 1) la relación entre nivel de radiación y la cantidad de proteína no fue significativa, durante algunos meses la concentración fue significativamente mayor en las gramíneas creciendo bajo copas. En concordancia,

Gargaglione (2011) informó que la absorción de nitrógeno por parte de gramíneas se vio favorecida dentro de bosques de ñire en comparación con lugares adyacentes sin árboles.

BIBLIOGRAFÍA

- AL-ISMAILY, SS & JL WALWORTH. 2008. Effects of osmotic and matric potentials on nitrogen mineralization in unamended and manure-amended soils. *Soil Science* 173:203-213.
- BAHAMONDE, HA; PL PERI; G MARTÍNEZ PASTUR & V LENCINAS. 2009. Variaciones microclimáticas en bosques primarios y bajo uso silvopastoril de *Nothofagus antarctica* en dos Clases de Sitio en Patagonia Sur. *Primer congreso silvopastoril, Posadas, Misiones, Argentina*. Pp. 289-296.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1950. *Sociología vegetal. Estudio de las comunidades vegetales*. Acme Agency, Buenos Aires, Argentina. Pp. 134.
- CALDENTEY, J; A PROMIS; H SCHMIDT & M IBARRA. 1999. Variación microclimática causada por una corta de protección en un bosque de Lengua (*Nothofagus pumilio*). *Ciencias Forestales* 14:51-59.
- DANIEL, PW; VE HELMS & FS BAKER. 1982. *Principios de silvicultura*. 2da ed. México D.F., México. McGraw Hill. Pp. 492.
- DE LUCÍA, EH; SA HECKATHOM & TA DAY. 1992. Effects of soil temperature on growth, biomass allocation and resource acquisition of *Andropogon gerardii* Vitman. *New Phytologist* 120:543-549.
- DEL VALLE, HF. 1998. Patagonian soils: a regional synthesis. *Ecología Austral* 8:103-123.
- DURR, PA & J RANGEL. 2000. The response of *Panicum maximum* to a simulated subcanopy environment. Soil x shade interaction. *Tropical grasslands* 34:110-117.
- DURU, M & H DUCROCO. 2000. Growth and Senescence of the Successive Grass Leaves on a Tiller. Ontogenic Development and Effect of Temperature. *Annals of Botany* 85:635-643.
- ERIKSEN, FI & AS WHITNEY. 1981. Effects of Light Intensity on Growth of Some Tropical Forage Species. I. Interaction of Light Intensity and Nitrogen Fertilization on Six Forage Grasses. *Agronomy Journal* 73:427-433.
- FERNÁNDEZ, M; J GYENGE; G DALLA SALDA & T SCHLICHTER. 2002. Silvopastoral systems in northwestern Patagonia. I: growth and photosynthesis of *Stipa speciosa* under different levels of *Pinus ponderosa* cover. *Agroforestry Systems* 55:27-35.
- FERTIG, M; N HANSEN & L TEJERA. 2009. Productividad y calidad forrajera en raleos de bosques de ñire (*Nothofagus antarctica*). *Primer congreso silvopastoril, Posadas, Misiones, Argentina*. Pp. 358-363.
- FRAZER, GW; RA FOURNIER; JA TROFYMOW & RJ GALL. 2001. A comparison of digital and film fisheye photography for analysis of forest canopy structure and gap light transmission. *Agricultural and forest meteorology* 109: 249-263.
- GARGAGLIONE, V. 2011. *Dinámica de macronutrientes en bosques de Nothofagus antarctica de Patagonia Sur*. Tesis Doctorado en Ciencias Agrarias Universidad de Buenos Aires (UBA). Pp. 132.
- GÓMEZ SANZ, V. 2004. Cubiertas forestales y respuesta microclimática. *Forest Systems* 13:84-100.
- GUREVITCH, J & ST CHESTER JR. 1986. Analysis of repeated

- measures experiments. *Ecology* **67**:251-255.
- GYENGE, JE; ME FERNÁNDEZ; G SALDA DALLA & TM SCHLICHTER. 2002. Silvopastoral systems in northwestern Patagonia II: water balance and water potential in a stand of *Pinus ponderosa* and native grassland. *Agroforestry Systems* **55**:47-55.
- HARDYA, J; R MELLOHA; G KOENIGA; D MARKSB; A WINSTRALB; ET AL. 2004. Solar radiation transmission through conifer canopies. *Agricultural and forest meteorology* **126**:257-270.
- JENSEN, KB; BL WALDRON; KH ASAY; DA JOHNSON & TA MÓNACO. 2003. Forage nutritional characteristics of Orchardgrass and Perennial Ryegrass at five irrigation levels. *Agronomy Journal* **95**:668-675.
- LEMMON, P. 1957. A new instrument for measuring forest overstory density. *J For* **55**:667-668.
- LENCINAS, MV; G MARTÍNEZ PASTUR; JM CELLINI; R VUKASOVIC; PL PERI; ET AL. 2002. Incorporación de la altura dominante y clase de sitio a ecuaciones estándar de volumen para *Nothofagus antarctica*. (Forster F.) Oersted. *Bosque* **23**: 5-17.
- MAESTRE, FT & J CORTINA. 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from the semiarid steppe. *Proc Roy Soc Lond B* **271**:S331-S333.
- MCDONALD, P; RA EDWARDS & JFD GREENHALGH. 1986. *Nutrición Animal*. Ed. Acribia, Zaragoza, España. Pp. 518.
- MEAD, DJ. 2009. Biophysical interactions in silvopastoral systems: a New Zealand perspective. Pp. 3-9 en: *Actas del 1º Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles*, 14-16 mayo, Misiones, Argentina.
- MONTEITH, JL & MH UNSWORTH. 1990. Principles of environmental physics. Edward Arnold, London, England. Pp. 291.
- MORECROFT, MD; ME TAYLOR & HR OLIVER. 1998. Air and Soil microclimates of deciduous woodland compared to an open site. *Agricultural and Forest Meteorology* **90**: 141-156.
- OLIVA, G; L GONZÁLEZ; P RIAL & E LIVRAGHI. 2001. El ambiente en la Patagonia Austral. Pp. 272 en: Borrelli, P & G Oliva (eds.). *Ganadería Ovina Sustentable en la Patagonia Austral*. INTA Reg. Pat. Sur. Argentina.
- PARUELO, JM; A BELTRÁN; E JOBBÁGY; OE SALA & RA GOLLUSCIO. 1998. El clima de la Patagonia: patrones generales y controles sobre los procesos bióticos. *Ecología Austral* **8**:85-101.
- PERI, PL; MV STURZENBAUM; L MONELOS; E LIVRAGHI; R CHRISTIANSEN; ET AL. 2005. Productividad de sistemas silvopastoriles en bosques nativos de ñire (*Nothofagus antarctica*) de Patagonia Austral. *Actas III Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano. Corrientes, Argentina*. Pp. 10.
- PERI, PL; DJ MOOT & DL McNEIL. 2003. A Canopy photosynthesis model to predict the dry matter production of cocksfoot pastures under varying temperature, nitrogen and water regimes. *Grass and Forage Science* **58**:416-430.
- PERI, PL; RJ LUCAS & DJ MOOT. 2007. Dry matter production, morphology and nutritive value of *Dactylis glomerata* growing under different light regimes. *Agroforestry Systems* **70**:63-79.
- PERI, PL; HA BAHAMONDE; LH MONELOS & G MARTÍNEZ PASTUR. 2008. Producción de hojarasca en bosques primarios y bajo manejo silvopastoril de *Nothofagus antarctica* en la provincia de Santa Cruz, Argentina. Pp. 149-155 en: *Actas de Eco Nothofagus 2008*. 22-24 abril, Esquel, Argentina.
- PERI, P. 2009. Evaluación de Pastizales en bosques de *Nothofagus antarctica* - Método Ñirantal Sur. *Actas Primer Congreso Nacional Sistemas Silvopastoriles. Posadas, Misiones, Argentina*. Pp. 335-342.
- PROMIS, A; D SCHINDLER; A REIF & G CRUZ. 2009. Solar radiation transmission in and around canopy gaps in an uneven-aged *Nothofagus betuloides* forest. *International Journal of Biometeorology* **53**:355-367.
- ROXBURGH, JR & D KELLY. 1995. Uses and limitations of hemispherical photography for estimating forest light environments. *NZ J Ecol* **19**:213-217.
- SANTANA, A; C PORTER; N BUTOROVIC & C OLAVE. 2006. Primeros antecedentes climatológicos de estaciones automáticas (AWS) en el Canal Beagle, Magallanes, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia* **34**:5-20.
- SCHMIDT, H; A OLIVARES; C SILVA; JP FUENTES & A SCHMIDT. 2009. Mejoramiento de la producción ganadera a través del manejo silvopastoril en los bosques de ñire en Magallanes, Chile. *Primer congreso silvopastoril, Posadas, Misiones, Argentina*. Pp. 251-258.
- SCHROTH, G & FL SINCLAIR. 2003. Soil Nutrient Availability and Acidity. En: *Trees, crops and soil fertility*. Ed. CABI Publishing, Wallingford, UK. Pp. 93-130.
- SHARRATT, BS. 1996. Soil temperature, water content, and barley development of level vs. ridged subarctic seedbeds. *Soil Sci Soc Am J* **60**:258-263.
- SKOVSGAARD, JP & JK VANKLAY. 2008. Forest site productivity: a review of the evolution of dendrometric concepts for even-aged stands. *Forestry* **81**:13-31.
- SOMLO, R; C DURANAONA & R ORTIZ. 1985. Valor nutritivo de especies forrajeras patagónicas. *Revista Argentina de Producción animal* **5**:589-605.
- SOTO, J. 2004. Clima. Pp. 25-28 en: González, L & P Rial (eds.). *Guía Geográfica Interactiva de Santa Cruz*. Editorial INTA, Buenos Aires, Argentina.
- STONE, BA. 1994. Prospects for improving the nutritive value of temperate, perennial pasture grasses. *New Zealand Journal of Agricultural Research* **37**:349-363.
- THEVATHASAN, NV & AM GORDON. 2004. Ecology of tree intercropping systems in the North temperate region: Experiences from southern Ontario, Canada. *Agroforestry Systems* **61**:257-268.